

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 119, вып. 5 **2014** Сентябрь – Октябрь
Выходит 6 раз в год

BULLETIN
OF MOSCOW SOCIETY
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 119, part 5 **2014** September – October
There are six issues a year

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Дубровский В.Ю.</i> Речные системы гумидных зон и аналогичные им образования в аридных зонах как фактор формирования видового богатства фаун природных зон Палеарктики (на примере мелких млекопитающих)	3
<i>Жиренко Н.Г.</i> Вспышка численности <i>Neuroterus numismalis</i> (Fourc.) и <i>Neuroterus albipes</i> (Schenck) в Теллермановском лесном массиве	13
<i>Захарова Е.Ю., Золотарева Н.В., Чибиряк М.В.</i> Распространение и ландшафтно-биотопическая приуроченность локальных популяций сеницы <i>Coenonympha amaryllis</i> (Stoll, 1782) (Lepidoptera: Satyridae) на северо-западной границе ареала	20
<i>Полтаруха О.П.</i> К фауне глубоководных усоногих раков (Cirripedia, Thoracica) южной части Тихого океана	28
<i>Матвеев А.В., Гмошинский В.И., Прохоров В.П.</i> Использование метода влажных камер для выявления видового разнообразия миксомицетов	36
<i>Копылов-Гуськов Ю.О., Крамина Т.Е.</i> Изучение <i>Stipa ucrainica</i> и <i>Stipa zalesskii</i> (Poaceae) из Ростовской области с использованием морфологического и ISSR-анализов	46
<i>Маракаев О.А., Богомолов Ю.В., Сидоров А.В., Загоскина Н.В.</i> Разработка нетравмирующего метода определения морфофизиологических параметров листьев орхидных (на примере <i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soó)	54
<i>Научные сообщения</i>	
<i>Онишко В.В.</i> Виды стрекоз (Odonata), новые для различных регионов России	66
<i>Алексеев Ю.Е.</i> Биология и внутривидовая изменчивость вайды ребристой (<i>Isatis costata</i> С.А. Мей.) (Cruciferae)	69
<i>Костина М.В., Насимович Ю.А.</i> К систематике рода <i>Populus</i> L. II. Значение признаков коробочек для определения систематического статуса тополей, культивируемых и дичающих в Московском регионе	74
<i>Потери науки</i>	
<i>Савинов И.А., Тимонин А.К., Барыкина Р.П., Чубатова Н.В., Дмитриева Т.А.</i> Светлой памяти Марии Андреевны Гуленковой	80

УДК 599.-19

РЕЧНЫЕ СИСТЕМЫ ГУМИДНЫХ ЗОН И АНАЛОГИЧНЫЕ ИМ ОБРАЗОВАНИЯ В АРИДНЫХ ЗОНАХ КАК ФАКТОР ФОРМИРОВАНИЯ ВИДОВОГО БОГАТСТВА ФАУН ПРИРОДНЫХ ЗОН ПАЛЕАРКТИКИ (НА ПРИМЕРЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ)

В.Ю. Дубровский

В результате анализа литературных фактологических материалов и собственных данных определена степень влияния биотопов речных долин, речных систем и других линейно-вытянутых понижений рельефа гидроморфного происхождения (овражно-балочная сеть, сухие русла, ложбины стока и т.п.) на загущение кружева ареалов мелких млекопитающих и формирование видového богатства зональных фаун Палеарктики. Показано, что чем выше густота речной сети той или иной природной зоны, тем больше в ее составе видов, обитающих за пределами оптимумов своих ареалов в биотопах долинного комплекса. Там они находят приемлемые условия существования, что позволяет формировать устойчивые поселения вне доминирующих по площади плакоров, занятых зональной растительностью и не отвечающих требованиям этих видов.

Ключевые слова: природная зональность, речные долины, речные системы, мелкие млекопитающие.

Механизм формирования видového богатства фаун природных зон – важный вопрос биогеографии. В предыдущих статьях (Дубровский В.Ю., 1994; 1998; 2002; и др.) было показано, что для отдельных видов речные системы могут выполнять функцию экологических русел расселения. Долины рек, в первую очередь малых, образующих густую сеть, способствуют загущению кружева ареалов мелких млекопитающих. По речным долинам в глубь обширных лесных массивов проникают и формируют устойчивые поселения луговые, околородные виды и виды, предпочитающие влажные местообитания. Сходные функции в аридных зонах выполняют аналогичные по генезису протяженные и разветвленные формы рельефа флювиального происхождения – овражно-балочная сеть, ложбины стока, сухие русла, вадии и т.п. (Дубровский В.Ю., Дубровский Ю.А., 2007; Дубровский В.Ю., 2010а, 2010б).

Считаем полезным подробное (в зональном плане) рассмотрение особенностей этого процесса ввиду его важного биогеографического значения. Известно, что животное население той или иной природной зоны складывается как из зональных видов, успешно существующих на плакорах, занятых зональными биотопами, так и из представителей иных фаун – видов, имеющих оптимум ареала в других подзонах или соседних зонах (Кучерук, 1959; Кулик 1972; и др.). Под оптимумом ареала мы понимаем территорию, в ме-

стообитаниях которой вид способен достигать максимальной численности. Виды, обитающие далеко за пределами оптимумов своих ареалов, как правило, предпочитают интразональные местообитания (т.е. встречаются только в них, заметно повышают здесь численность, или имеют станции переживания). По соотношению числа видов, успешно существующих в зональных сообществах, и видов, предпочитающих линейно-вытянутые понижения рельефа флювиального происхождения, можно оценить вклад долинных местообитаний в процесс формирования животного населения природной зоны.

Зона тундр

В зоне тундр население мелких млекопитающих на плакорах представлено небольшим числом видов. На Кольском полуострове обитает норвежский лемминг (*Lemmus lemmus*), а восточнее от устья Северной Двины до устья р. Лены присутствуют три зональных вида – лемминги обский (*L. sibiricus*), копытный (*Dicrostonyx torquatus*) и полевка Миддендорфа (*Microtus middendorffi*). Восточнее от п-ова Таймыр вплоть до устья р. Колыма обитает северосибирская полевка (*M. hyperboreus*). В тундрах Чукотского полуострова – берингийский суслик (*Spermophilus parryi*) и трансарктическая бурузубка (*Sorex cinereus*). Зональное население мелких млекопитающих тундр Палеарктики весьма скудно и насчитывает в раз-

ных регионах от 1 до 3–4 видов. При этом полевка Миддендорфа населяет кочковатые осоковые болота (в том числе и в речных долинах), северосибирская – склоны речных террас (Мейер и др., 1996). Беренгийский суслик наиболее плотные поселения образует по речным долинам (Кищинский, 1972; Чернявский, 1972; Ревы, 2005), трансарктическая бурозубка приурочена преимущественно к долинным лесам и кустарникам (Юдин, 1971). По закустаренным, а порой и облесенным долинам в глубь тундры проникают представители таежной фауны: полевки (красная (*Clethrionomys rutilus*), красно-серая (*Cl. rufocanus*), экономка (*Microtus oeconomus*), узкочерепная (*M. gregalis*)) и бурозубки (обыкновенная (*Sorex araneus*), бурая (*S. roboratus*), средняя (*S. caecutiens*), крупнозубая, (*S. daphaenodon*) тундряная (*S. tundrensis*), крошечная (*S. minutissimus*) (Юдин, 1989)). По речным долинам эти животные встречаются севернее на 250–300 км и более, нежели на водоразделах (Телегин, 1963).

В гористых тундрах Кольского полуострова наиболее плотные зимние поселения норвежского лемминга образуются в долинах ручьев по склонам коренного берега в вороничниковой (шикшевой), морошко-моховой и сфагновых тундрах. В годы низкой численности зверьков их отмечали летом вдоль ручьев, но уже по пойме, в сильно увлажненных понижениях, занятых осоково-пушицевой тундрой (Флинт, 1977). В горной тундре, где отсутствуют постоянные водотоки, стадии переживания вида приурочены к понижениям рельефа со злаково-пушицевыми растительными ассоциациями (Насимович и др., 1948). В лесном поясе такие местообитания встречаются в долинах рек и ручьев.

По материалам Е.В. Карасевой с соавторами (1976), на п-ове Ямал (бассейны рек Танловая и Щучья) полевка-экономка встречается только по долинам рек, полностью отсутствуя на плакорах, а обский

лемминг в пойменных местообитаниях увеличивает свою численность в 4 раза по сравнению с таковой в окружающих тундрах. В пределах лесотундры п-ова Ямал из 10 обитающих здесь видов грызунов 7 видов обитают исключительно по долинам рек. К этим видам относятся полевки (красная, красно-серая, узкочерепная, экономка), а также белка (*Sciurus vulgaris*), бурундук (*Tamias sibiricus*) и летяга (*Pteromys volans*) (Калякин, 1980). Обыкновенная бурозубка по ивово-ерниковым зарослям в поймах рек и ручьев проникает в лесотундру и Большеземельскую тундру (Большаков и др., 1996).

На о. Врангеля обский и копытный лемминги, по материалам В.Е. Флинта (1977), имеют сезонную смену местообитаний. Это отмечено как для прибрежных равнинных тундр, так и для центральной части острова с холмистым рельефом. Летом оба вида достаточно равномерно распределены по территории, а зимой образуют поселения на склонах коренного берега речных долин и прирусловых валов, где зимой скапливаются наиболее значительные запасы снега. На возвышенностях и ровных местах его сдувает. Под толстым слоем снега зимовка проходит успешнее. Это характерно и для холмистых тундр Северного Таймыра, равнинной тундры низовьев Индигирки (Флинт, 1977).

Таким образом, зональные виды тундр используют речные долины в первую очередь как формы рельефа, способные к накоплению больших запасов снега и обладающие хорошо дренированными склонами. Это явление хорошо известно. Важную роль «бровки коренных берегов» в жизни животных Арктики отмечал еще В. М. Сдобников (1937). Характер использования долинных местообитаний разными видами и их соотношение показано в табл. 1.

Фауна мелких млекопитающих зоны тундр насчитывает 17 видов. Из них 10 успешно существуют только в речных долинах. В зональных местообитаниях обитают 7 видов, но из них 4 вида достига-

Т а б л и ц а 1

Роль речных систем в формировании фауны мелких млекопитающих зоны тундр

Характер использования долины	Фаунистическая принадлежность	Число видов	Доля видов, %	
Обитают только в долинах	таежные виды	10	58	82
Повышают численность	тундровые виды	4	24	
Используют временно		3	18	18
Всего видов	–	17	100	

ют высокой численности только в речных долинах. Лишь 3 вида леммингов используют речные долины как временные зимовочные станции. Таким образом, 82% (4/5) всего населения мелких млекопитающих тундры в своем существовании тесно связаны с речными долинами, из которых заселяют зональные местообитания.

Кроме мелких млекопитающих в тундру по речным долинам проникают сугубо таежные звери – лоси (*Alces alces*), здесь они держатся по ивняковым зарослям. Такие миграции обычны в летнее время, но бывают встречи лосей по тундровым речкам и зимой. Это наблюдали в Малоземельской тундре, на Ямале, Гыданском полуострове, Таймыре и в Восточной Сибири (Успенский, 1960).

Лесная зона

Видовой состав мелких млекопитающих лесной зоны значительно шире, нежели в тундре – 50 видов. Обширная зона лесов включает две крупные подзоны – широколиственных лесов и тайги, которые в свою очередь подразделяют на более дробные категории по типу растительности (темнохвойные таежные леса, лиственнично-таежные, сосновые, смешанные хвойно-широколиственные и т.п.). В зависимости от характера растительности (типа леса) изменяется и видовой состав животного населения. Но собственно «лесных» видов (обитателей плакоров) не так много. В широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с высокой численностью обитают четыре вида мышей: лесная (*Apodemus sylvaticus*) и малая лесная (*A. uralensis*), желтогорлая (*A. flavicollis*), восточно-азиатская (*A. peninsulae*), южная мышовка (*Sicista strandi*) и рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*) (Кулик, 1972). Далеко в тайгу проникает рыжая полевка, где она находит оптимальные местообитания в речных долинах. За пределами широколиственных лесов обитают малая лесная и желтогорлая мыши. Первую привлекают в речные долины злаковые разнотравья, вторую – пойменные дубравы. В долинных местообитаниях выше численность сибирского (*Talpa altaica*) и европейского крота (*T. europea*), большой (*Mogera robusta*) и средней мегеры (*M. wogura*) (Юдин, 1971).

Четыре таежных вида (полевки (красная и красносерая), амурский (*Lemmus amurensis*) и лесной лемминги (*Myopus schisticolor*)) повышают свою численность в долинных местообитаниях.

Все 11 видов бурозубок, чьи ареалы лежат в пределах лесной зоны, имеют более высокую численность в долинах рек, нежели на плакорах. Это крупнозубая, обыкновенная, тундряная, когтистая (*Sorex*

unguiculatus), равнозубая (*S. isodon*), бурая, средняя, дальневосточная (*S. gracilimus*), крошечная, малая (*S. minutus*) и беренгийская (*S. beringianus*) бурозубки (Юдин, 1971). Всего 25 видов.

Нет данных о повышении численности в долинных местообитаниях видов, ведущих древесно-лазающий образ жизни. К ним относятся четыре вида сонь (полчок (*Glis glis*), садовая (*Eliomys guercinus*), лесная (*Dryomys nitedula*) и орешниковая (*Muscardinus avellanarius*)), а также белка, бурундук и летяга (всего 7 видов).

Ряд видов, чей ареал расположен на территории лесной зоны, избегают сплошных лесных массивов и обитают в открытых разнотравных местообитаниях – заливных лугах, по опушкам и в агроценозах. Это мышь-малютка (*Micromys minutus*), лесная мышовка (*Sicista betulina*), все виды серых полевок – обыкновенная (*Microtus arvalis*), восточноевропейская (*M. rossiaemeridionalis*), экономка, пашенная (*M. agrestis*), дальневосточная (*M. fortis*) и подземная (*M. subterraneus*) (Мейер и др., 1996). Избегает сплошных лесных массивов обыкновенный еж (*Erinaceus europaeus*), по речным долинам вид проникает в тайгу и полупустыню (9 видов).

По долинам рек в лесной зоне обитают четыре вида, оптимум ареала которых находится в степной или лесостепной зонах. Это полевая мышь (*Apodemus agrarius*), обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*), узкочерепная полевка, малая белозубка. И пять околородных видов: ондатра (*Ondatra zibethicus*), водяная полевка (*Arvicola terrestris*), речной бобр (*Castor fiber*), водяная кутора (*Neomys fodiens*) и выхухоль (*Desmana moschata*).

В лесной зоне только (или преимущественно) по долинам рек обитают, загущая кружево своих ареалов, 18 видов (36% всех видов) грызунов и насекомоядных лесной фауны (табл. 2). Это и типично околородные виды (5), виды открытых пространств и разнотравных биоценозов (9), степные виды (4), популяции которых успешно существуют в речных долинах среди обширных лесных массивов.

Грызуны и насекомоядные (транспалеаркты), успешно существующие на облесенных плакорах, имеют в долинах лесных речек более высокую численность и сохраняются здесь при депрессиях численности и быстрее ее восстанавливают (15 видов). Виды широколиственных лесов, проникая в тайгу, находят оптимальные условия в долинных сообществах (10 видов). Отсутствуют данные по этому вопросу для грызунов, ведущих древесный образ жизни (7 видов). Вероятно, только им свойственно индифферент-

Т а б л и ц а 2

Роль речных систем в формировании фауны мелких млекопитающих лесной зоны

Характер использования долины	Фаунистическая и ценогическая принадлежность, экологическая специализация	Число видов	Доля видов, %	
Обитают только или преимущественно в долинах	Виды разнотравий, околородные, степные	18	36	86
Повышают численность, станции переживания	Виды широколиственных лесов, транспалеаркты	25	50	
Нет данных	Древесно-лазающие виды	7	14	14
Всего видов	–	50	100	

ное отношение к речным долинам. Таким образом, из 50 видов грызунов и насекомоядных, обитающих на территории лесной зоны, 36% в своем существовании тесно связаны с речными долинами. А половина (50%), используя их наряду с зональными, повышают здесь численность.

Расширение границ ареалов по долинам рек в лесной зоне – достаточно обычное явление. Нами это отмечено для равнозубой бурозубки (Дубровский В.Ю., 2000), которую обнаружили на юге Брянской обл. (заповедник Брянский лес) в 400 км к югу от ранее известной южной границы ареала этого вида. Интересно, что все наши находки за прежней границей ареала вида приурочены к долинам малых рек. Многие исследователи (Шефтель, 1983; Долгов, 1985; Юдин, 1989; Куприянова, 1994) отмечали тяготение равнозубой бурозубки к влажным, особенно к приречным и приручьевым местообитаниям. Вполне возможно, что большое количество поимок этих бурозубок в весьма короткий промежуток времени в местах, где зверьков ранее не регистрировали, можно объяснить тем, что мы, кроме зональных местообитаний на плакоре, целенаправленно облавливали различные пойменные станции малых рек и ручьев. На территориях, близких к оптимуму ареала (Северо-Восток Европейской России), равнозубая бурозубка встречается не только в приречных и приручьевых местообитаниях, которым отдает предпочтение, но и на плакорных (Колоскова, 1981; Куприянова, 1994).

В связи с тем, что «сплошной» ареал равнозубой бурозубки в пределах Европейской России расположен в основном на территории Волжского речного бассейна, а заповедник Брянский лес – это территория Днепровского бассейна, могут возникнуть сомнения в возможности расселения зверьков по речным долинам. Дело в том, что роль экологических русел здесь выполняют, в первую очередь, долины малых

рек и ручьев, покрывающих всю территорию густой сетью водотоков и составляющих верховья речных систем. Водораздельные пространства между ручьями, как правило, очень узки (не превышают нескольких километров) и не представляют для зверьков непреодолимой преграды. Известно, что даже такой гидрофильный вид, как водяная кутора, в период расселения молодняка достаточно часто встречается на пространствах междуречий (Максимов, 1974).

Поимки красно-серой полевки на 100 км южнее известной границы ареала в Костромской обл. также приурочены к долинам лесных рек (Дубровский В.Ю., Румянцев, 2000).

Случаи проникновения млекопитающих за пределы сплошного ареала по каким-либо линейным формам ландшафта лесной зоны (долины рек, транспортные пути) известны для черного хорька (*Mustela putorius*), продвинувшегося на север на 300 км по рекам Онега, Северная Двина и вдоль Северной железной дороги (Паровщиков, 1959). Широко известен факт расселения рыжей полевки на север по долине р. Енисей после зарегулирования его стока (Шефтель, 1980).

Роль речных долин в жизни крупных млекопитающих также велика. По мнению Л.М. Баскина (2009), коренная станция лося на всем его ареале – это приречные местообитания, богатые веточным кормом и водной растительностью. И лишь после начала интенсивной антропогенной трансформации ландшафтов (образование обширных вырубок и гарей в лесных массивах) вид, привлеченный молодой порослью, в первую очередь осины, стал заселять плакорные пространства. По мере взросления молодняков, когда подросшие деревца «уходят из-под морды», лоси покидают эти местообитания. При смене мест выпаса с пойменных на плакорные происходят изменения и в структуре популяции: уменьшается возраст самок,

вступающих в размножение, увеличивается численность. Широко известен факт использования лосем речных долин как путей передвижения в многоснежные зимы в бассейне р. Печора (Теплов, Теплова, 1947). При сезонных миграциях лоси перемещаются на значительные расстояния, используя для этого обычно долины рек, особенно в случаях совпадения направлений миграции и течения реки. При этом звери выходят на водоразделы редко – как правило, для сокращения пути (Филонов, 1983).

Пойменные биоценозы малых рек имеют большое значение для кабана (*Sus scrofa*). По мнению Г.И. Ивановой (1982), кабаны из всех типов лесных угодий отдают предпочтение именно долинам малых рек и ручьев как наиболее кормным и ремизным угодьям. Расселение кабана происходит именно вдоль малых рек и ручьев (Фадеев, 1970; 1973; Иванова, 1982).

Степная зона

Подробный анализ степного фаунистического комплекса млекопитающих сделал В.В. Кучерук (1959). Основываясь на выделенных им фаунистических группировках, мы попытались определить соотношение сугубо зональных видов – обитателей плакоров и видов, успешно существующих только в сообществах сети флювиальных понижений рельефа или использующих их у границ своих ареалов.

На территории зоны степей обитают 52 вида грызунов и насекомоядных, из которых к степным относятся 20. Интенсивно используют долины рек, овражно-балочную сеть и сухие русла 11 видов. Из них 6 видов селятся преимущественно в долинах, образуют здесь наиболее плотные поселения – рыжеватый (*Spermophilus major*) и даурский (*S. dauricus*) суслики, большой земляной зайчик (*Allactaga major*), тушканчик-прыгун (*A. sibirica*), маньчжурский цокор (*Myospalax psilurus*) и обыкновенный слепыш (*Spalax microphthalmus*); 2 вида используют как станции переживания – байбак (*Marmota bobac*) и тарбаган (*M. sibirica*); 3 вида образуют ленточные поселения на окраинах своих ареалов – крапчатый (*S. suslicus*), малый (*S. pygmaeus*) и краснощекий (*S. erythrogenys*) суслики. Остальные 9 видов используют линейно-вытянутые понижения рельефа наравне с зональными местообитаниями (или данные по этому вопросу отсутствуют). К ним относятся даурский еж (*Erinaceus dauuricus*), степная мышовка (*Sicista subtilius*), обыкновенный хомяк, хомячки Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*), даурский (*Cricetulus barabensis*), длиннохвостый (*C. longicaudatus*), крысovidный (*Tscherskia triton*) и джунгарский

(*Phodopus sungorus*), полевка Брандта (*Lasiopodomys brandti*).

Все транспалеаркты и лесные виды (Кучерук, 1959) в степной зоне тесно связаны с долинами степных рек и овражно-балочной сетью, где находят необходимую им кустарниковую и древесную растительность или непересыхающие русла. Первую группу составляют малая, обыкновенная и средняя бурозубки, водяная кутора и водяная полевка, вторую – обыкновенный еж, выхухоль, мыши (полевая, лесная, малютка) и полевки (обыкновенная, восточная, экономка, рыжая и красная). Всего 15 видов. Распространившись на юг, представители лугового и лесного комплексов мелких млекопитающих осваивают искусственные лесные массивы и на плакорах (Власов, 1996; Коробченко, 2009).

Насчитываются четыре вида пустынь и полупустынь, использующие долинные местообитания. Это обыкновенная белозубка (*Crocidura suaveolens*), желтый суслик (*S. fulvus*), монгольская песчанка (*Meriones unguiculatus*) и серый хомячок (*Cricetulus migratorius*). Не обнаруживают тяготения к речным долинам три вида: ушастый еж (*Hemiechinus auritus*), общественная полевка (*M. socialis*) и обыкновенная слепушонка (*Elobius talpinus*).

Пять видов горных степей и тундр обитают преимущественно в линейно-вытянутых депрессиях рельефа. К ним относятся длиннохвостый (*Spermophilus undulatus*) и тянь-шаньский (*S. relictus*) суслики, гималайский сурок (*Marmota himalayana*), алтайская мышовка (*Sicista napaea*) и узкочерепная полевка. Вне долин обитают пять видов: горный белозубый слепыш (*Spalax leocodon*), закавказский хомячок (*Colomyscus urartensis*), алтайский цокор (*Myospalax myospalax*), серебристая (*Alticola argentatus*) и плоскочерепная (*A. strelzowi*) полевки.

Таким образом, 35 видов (67%) грызунов и насекомоядных успешно существуют в степной зоне благодаря наличию сети флювиальных форм рельефа, причем 15 из них (29%) проникают сюда исключительно по долинам (табл. 3).

Степная пищуха (*Ohotona pusilla*), некогда имевшая широкое распространение почти по всей степной зоне, в Актюбинских степях населяет густые заросли кустарников по речным долинам и ложбинам стока, в которых всегда имеется обильная мезофильная растительность. Здесь зверьки посещают до 80–100% имеющихся нор. В то же время в кустарниковой степи на водоразделах и среди камней на вершинах сопков, где в зарослях спиреи или караганы господствуют узколистные злаки, менее привлекательные для пищух,

Т а б л и ц а 3

Роль речных систем в формировании фауны мелких млекопитающих зоны степей

Характер использования долин	Фаунистическая принадлежность	Число видов	Доля видов, %	
Обитают только в долинах	Лесные виды, транспалеаркты	15	29	68
Повышают численность, станции переживания	Виды степей, пустынь, горных степей и тундр	20	39	
Наравне с зональными	Степные виды	9	17	32
Не используют	Виды пустынь, горных степей и тундр	8	15	
Всего видов	–	52	100	

норы обычно необитаемы (Дубровский Ю.А., 1959; 1963). Наличие плотных поселений степной пищухи в закустаренных оврагах и балках отмечают и другие авторы (Лукьянов, 2001; Рощина, 2005).

По уремам рек Урал, Илек и Карган А.Н. Формозов (1987) отмечает норку (*Mustela lutreola*), в высокоствольной уреме р. Урал – лесную куницу (*Martes martes*).

Отмечены заходы лосей по пойменным лесам в лесостепь, степь, и даже в северную часть полупустыни (Филонов, 1983). В позапрошлом веке и ранее в степной и лесостепной зонах по долинам рек обитали такие лесные виды, как белка, заяц-беляк (*Lepus timidus*), бобр, лось, благородный олень (*Cervus elaphus*) (Кириков, 1952; 1959).

Зона пустынь

На территории равнинной части зоны пустынь обитают 90 видов грызунов и насекомоядных, для которых имеются данные по рассматриваемому вопросу. Наиболее ярко влияние речных долин на формирование животного населения в пустыне видно на примере тугаев и тростниковых зарослей, подробно описанных А.Н. Формозовым (1987). Здесь в речных долинах, непосредственно примыкающих к типично пустынным ландшафтам (глинистым пустыням и пескам с такырами), формируется чрезвычайно мозаичный комплекс биотопов – сочетание водоемов, древесных насаждений и тростниковых зарослей с участками луговой травянистой растительности. Но тугаи присутствуют в долинах водотоков только с постоянным течением, а их в пустынях немного: Амударья, Сырдарья, Мургаб, Теджен, Сары-су, Чу, Или. Значительно чаще встречаются сухие русла, долины давно исчезнувших рек, временные водотоки. В пустыне и полупустыне по таким линейным формам ландшафта расселяются и загущают кружево своих

ареалов многие фоновые виды этих зон. Оба вида сусликов, обитающих в пустынях (желтый и рыжеватый), так же как и в степной части своих ареалов, предпочитают селиться и расселяться по долинам рек, сухим руслам, оврагам.

Тесно связаны с реками пластинчатозубая крыса (*Nesokia indica*), закаспийская полевка (*Microtus transcaspicus*) и акклиматизированные виды – нутрия (*Myocastor coypus*) и ондатра.

Представители многочисленного семейства песчанок интенсивно используют сухие русла, долины давно исчезнувших рек, ложбины стока. Это наиболее ярко проявляется в Северной Африке и на всей азиатской части ареала семейства. Здесь 34 вида из 42, обеспеченных данными, формируют поселения по ложбинам стока в периферических частях ареалов, они же обеспечивают существование видов в пессимальных местообитаниях внутри их ареалов (Дубровский В.Ю., Дубровский Ю.А., 2007).

Расширение границ ареала по интразональным биотопам особенно наглядно у тамарисковой песчанки (*Meriones tamariscinus*) в Волго-Уральских песках, где оно идет на север в виде нескольких «языков», протянувшихся примерно на 150 км по рекам Урал, Кушум, Большой и Малый Узень (Мокроусов, 1978) и вдоль линии Приволжской железной дороги (Дубровский В.Ю., Быков, 1990).

В глинистой полупустыне Северного Прикаспия по долинам рек и закустаренным балкам на юг проникают лесная и полевая мыши (Быков, 1984)

По сравнению с другими природными зонами Палеарктики в пустыне обитает большее число сугубо плакорных видов. Это малая белозубка, ушастый и длинноиглый (*Hemiechinus hypomelas*) ежи, обыкновенная и афганская (*Ellobius fuscocapillus*) слепушонки, все 42 вида представителей семейства тушканчиков (кроме мышовок) (Пантелеев, 1998) и тон-

копальный суслик (*Spermophilopsis lepodactylus*). Нам не удалось найти каких бы то ни было упоминаний о повышении численности этих видов в сухих руслах и других линейно-вытянутых понижениях рельефа. В своем распределении по территории совершенно индифферентен к рельефу пегий путорак (*Diplomesodon pulchellum*), экологию которого мы в течение трех лет изучали в Волго-Уральских песках (Дубровский В.Ю. и др., 2009; 2011). Нет данных по селевинии (*Selevinia betpaddalensis*), копетдагскому хомячку (*Calomyscus mistax*) и мышевидной соне (*Myomimus personatus*).

Из рассмотренных нами 90 видов мелких млекопитающих, обитающих в зоне пустынь, лишь 4 вида не встречаются вне долин, а 38 видов используют их как станции переживания, пути расселения и образуют там более плотные поселения. В сумме 42 вида (47%) в той или иной степени связаны с долинными и овражно-балочными местообитаниями, а не используют их 48 видов (табл. 4).

Общие закономерности

Итак, зональные виды мелких млекопитающих в различных типах тундр используют речные долины как места постоянного обитания (берингийский суслик), иногда наравне с плакорами (полевки Миддендорфа и северосибирская), как станции переживания (норвежский лемминг) и при сезонной смене местообитаний, как места зимних поселений (обский и копытный лемминги). По долинам тундровых рек происходит проникновение таежных видов на север, в этом случае долинные местообитания представляют собой лесные и кустарниковые сообщества.

В лесной зоне по долинам рек обитает, загущая кружево своих ареалов, половина всех видов грызунов и насекомоядных лесной фауны. Это и типично

околоводные виды, и виды открытых пространств и разнотравных биоценозов, популяции которых успешно существуют в речных долинах среди обширных лесных массивов. Грызуны и насекомоядные, успешно существующие на облесенных плакорах, сохраняются в долинах лесных речек при депрессиях численности и быстрее ее восстанавливают. Крупные млекопитающие (лось, кабан) тесно связаны с долинами лесных рек и речек (как кормовыми станциями), используя их в качестве путей расселения и при миграциях.

Южнее, в степной зоне, станции переживания и пути расселения после депрессий численности у зональных степных видов сурков и сусликов приурочены к долинам рек и овражно-балочной сети. Как и в тундре, линейно-вытянутые депрессии мезорельефа – это часто облесенные или закустаренные сообщества: байрачные и пойменные леса, по которым лесные виды проникают в глубь степных пространств. Но и степные виды по лугам высокой поймы и берегам балок расширяют границы своих ареалов на север.

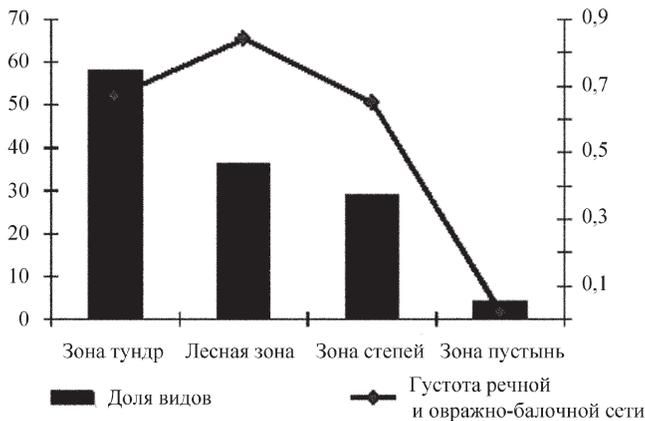
В пустыне к речным долинам, к сухим руслам давно исчезнувших рек и к временным водотокам приурочены станции переживания зональных видов сусликов и песчанок. Линейно-вытянутые гидроморфные формы ландшафта служат экологическими руслами расселения для зональных видов при загущении ими кружева своих ареалов. Реже вдоль них происходит проникновение на север в полупустыню.

Выполняя функции экологических русел расселения и влияя на расширение видового состава, речные системы и аналогичные им образования во всех рассмотренных природных зонах Палеарктики несомненно участвуют (в разной степени) в формировании

Т а б л и ц а 4

Роль речных систем в формировании фауны зоны пустынь

Характер использования долин	Фаунистическая принадлежность	Число видов	Доля видов, %	
Обитают только в долинах	Степные, акклиматизированные	4	5	47
Ленточные поселения, станции переживания, пути расселения	Виды пустынь, степей	38	42	
Индифферентны	Виды пустынь	48	53	53
Всего видов	–	90	100	



Зональное изменение густоты речной и овражно-балочной сети (км/км²) (Рохмистров, 2004) и доли видов мелких млекопитающих, обитающих только или преимущественно в долинах (от числа видов в каждой природной зоне)

нии зональных фаун. Густота речной и овражно-балочной сети уменьшается в направлении с севера на юг от гумидных зон к аридным. Та же тенденция прослеживается в изменении доли, которую занимают в зональных фаунах виды, способные успешно существовать только в долинных местообитаниях, проникающие по ним из других природных зон и подзон (рисунок).

Таким образом, чем гуще сеть речных долин и других линейно-вытянутых флювиальных форм рельефа, тем больше в зональной фауне видов, обитающих за пределами оптимумов своих ареалов.

Причина этого явления, на наш взгляд, заключается в том, что строение речных долин в различных природных зонах сходно. Сходны и условия способствующие формированию здесь широкой мозаики растительных сообществ. Долинным местообитаниям свойствен чрезвычайно широкий спектр условий, часто находящихся в дефиците на плакорных (отсутствующих на водоразделах или встречающихся там редко), но жизненно необходимых для существования видов с различной экологической специализацией. В лесной зоне — это заливные луга, в открытых ландшафтах — древесная и кустарниковая растительность. Такое разнообразие обеспечивает возможность видам с различной ценотической и фаунистической принадлежностью, используя густую сеть биотопов речных

долин, широко заселять и достаточно успешно существовать здесь, среди значительных по площади водоразделов, где зональные условия не отвечают их требованиям.

Наиболее заметна роль речных долин в формировании структуры населения и в распределении наземных позвоночных в природных зонах с густой речной сетью — в тундре, лесной зоне и в степях, а также в горах всех рассмотренных зон. В пустынях линейно-вытянутые понижения рельефа интенсивно используют многие зональные виды, но вместе с тем возрастает число сугубо плакорных видов, которые не заселяют такие биотопы даже временно, в отдельные сезоны или периоды их жизни. Вероятно, в пустынях, где речная сеть заметно менее густа, нежели в более северных зонах, особенно многочисленны виды, адаптированные к успешному обитанию в сугубо зональных условиях и совершенно индифферентные к депрессиям рельефа.

Речные долины всех природных зон Палеарктики имеют общие характерные свойства — понижение рельефа и, как следствие, хорошую дренированность склонов, наличие сильно увлажненных участков в пойме, а также присутствие склонов противоположных экспозиций. В связи с этим растительные ассоциации в долине отличны от плакорных, что расширяет ассортимент кормов. В разных зонах и для разных видов ведущими становятся разные факторы.

В тундре для зональных видов наиболее важен дренаж склонов, зимние запасы снега, для лесных видов — наличие в пойме сочетания лесной и луговой растительности. В лесной зоне для околводных видов важно наличие самого водного потока, для зеленоядных и семеноядных видов — обильного осокозлакового разнотравья заливных лугов. В тайге важно присутствие неморальных типов леса. В зонах степей и пустынь особенно важны удобные условия норения на склонах, более растянутые сроки вегетации кормовых растений (для зональных видов) и наличие древесной и кустарниковой растительности для лесных видов. В горных районах этих зон для видов норников особенно важна возможность успешного проведения зимней спячки — наличие толстого слоя мелкозема по берегам рек.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баскин Л.М. Проблема соседства // Воспоминания о Е.Н. Матюшкине. М., 2009. С. 120–127.

Большаков В.Н., Васильев А.Г., Шарова Л.П. Фауна и популяционная экология землероек Урала (Mammalia, Soricidae). Екатеринбург, 1996. 267 с.

- Быков А.В. Распространение и экология мышей в глинистой полупустыне Заволжья // Экология. 1984. № 2. С. 85–88.
- Власов А.А. Изменение населения мелких млекопитающих лесостепных экосистем Центральнoчерноземного заповедника за последние 40 лет // Экология. 1996. № 1. С. 72–76.
- Долгов В.А. Бурозубки Старого Света. М., 1985. С. 218.
- Дубровский В.Ю. Особенности формирования структуры населения наземных позвоночных в долинах малых рек лесной зоны // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 4. С. 3–14.
- Дубровский В.Ю. Мелкие млекопитающие долин малых рек лесной зоны Европейской России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 5. С. 8–13.
- Дубровский В.Ю. Новые находки равнозубой бурозубки (*Sorex isodon*, Insectivora, Sorexidae) в европейской части России // Зоол. журн. 2000. Т. 73. № 11. С. 1367–1368.
- Дубровский В.Ю. Многолетняя динамика структуры населения мелких млекопитающих в зональных и интразональных лесных сообществах Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 4. С. 13–21.
- Дубровский В.Ю. Влияние линейно-вытянутых понижений рельефа на распределение поселений сурков в Палеарктике // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2010а. Т. 115. Вып. 1. С. 3–9.
- Дубровский В.Ю. Влияние линейно-вытянутых понижений рельефа на распределение поселений сусликов в Палеарктике. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2010б. Т. 115. Вып. 6. С. 25–31.
- Дубровский В.Ю., Быков А.В. Изменение фауны грызунов глинистых полупустынь Заволжья вдоль транспортных путей // Биол. науки. 1990. № 11. С. 52–60.
- Дубровский В.Ю., Румянцев С.П. Новые находки красносерой полевки (*Clethrionomys rufocanus*, Rodentia, Cricetidae) в европейской части России. // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 10. С. 1247–1248
- Дубровский В.Ю., Дубровский Ю.А. Значение линейно-вытянутых понижений рельефа аридных ландшафтов в распределении песчанок (*Gerbillidae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112. Вып. 3. С. 7–12.
- Дубровский В.Ю., Брагин М.А., Булычев В.П., Лазовский А.Р., Лазовская М.В., Осипов В.П., Федорович В.В. Биотопическое распределение пегого путорака (*Diplothesodon pulchellum* Licht. 1823) в Волго-Уральских песках. // Мат-лы конф. Сохранение биоразнообразия животных и охотничье хозяйство России. М., 2009. С. 349–351.
- Дубровский В.Ю., Брагин М.А., Булычев В.П., Лазовский А.Р., Лазовская М.В., Мир-Касимова С.А., Осипов В.П., Федорович В.В. Особенности биологии пегого путорака (*Diplothesodon pulchellum* Licht. 1823) в Волго-Уральских песках // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116. Вып. 3. С. 24–31
- Дубровский Ю.А. Зимние запасы степной пищухи в Актюбинских степях // Тр. Ин-та зоологии. Алма-Ата, 1959. Т. 10. С. 254–257.
- Дубровский Ю.А. Распространение степной пищухи и некоторые черты ее экологии на западе Казахстана // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т. 68. Вып. 4. С. 44–49.
- Иванова Г.И. Размещение кабана (*Sus scrofa* L.) в европейской части СССР // Сб. науч. тр. ЦНИЛ главохоты РСФСР. Промысловые звери РСФСР (пространственные и временные изменения населения). М., 1982. С. 9–33.
- Калякин В.Н. Биоценотическая роль мышевидных грызунов лесотундры южного Ямала // Грызуны. Мат-лы V всесоюз. совещ. М., 1980. С. 338–339.
- Карасева Е.В., Чернуха Ю.Г., Телицин Ю.М., Бокиштейн Ф.М., Дервиз Д.Г., Пичуган В.Ю. К изучению биологии обских леммингов и полевки-экономки и их роль в природном очаге лептоспироза на Ямале // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 6. С. 32–39.
- Кириков С.В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала // М., 1952. 412 с.
- Кириков С.В. Изменения животного мира в природных зонах СССР (XIII–XIX) степная зона и лесостепь. М., 1959. 175 с.
- Кищинский А.А. Новые данные о распространении и биологии млекопитающих Колымского нагорья // Териология. Новосибирск, 1972. С. 192–205;
- Колоскова Н.И. Эколого-фаунистический анализ мелких млекопитающих восточно-европейской лесотундры. // Фауна и экология наземных позвоночных животных. М., 1981. С. 81–100.
- Коробченко М.А. Расширение ареала крота европейского (*Talpa europaea*) в долине реки Северный Донец // Зоол. ж. 2009. Т. 88. № 4. С. 465–472.
- Кулик И.Л. Таежный фаунистический комплекс млекопитающих Евразии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. Вып. 4. С. 11–24.
- Куприянова А.В. Равнозубая бурозубка // Фауна Европейского северо-востока России. Млекопитающие. СПб., 1994. Т. 2. Ч. 1. С. 54–62.
- Кучерук В.В. Степной фаунистический комплекс млекопитающих в фауне Палеарктики // География населения наземных животных и методы его изучения. М., 1959. С. 45–87.
- Лукьянов С.Б. История ареала, современное распространение и некоторые черты биологии европейской малой пищухи // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 26 с.
- Максимов А.А. Структура и динамика биоценозов речных долин // Новосибирск, 1974. 260 с.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабали С.И., Саблина О.В. Серые полевки (подрод *Microtus*) фауны России и сопредельных территорий. // Тр. Зоол. ин-та РАН. СПб., 1996. Т. 232. 320 с.
- Мокроусов Н.Я. Подсемейство песчанки – *Gerbillinae* // Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата, 1978. Т. 1. Ч. 1. С. 7–115.
- Насимович А. А., Новиков Г.А., Семенов Тянь-Шанский О.И. Норвежский лемминг (его экология и роль в природном комплексе Лапландского заповедника) // Фауна и экология грызунов. М., 1948. Вып. 3. С. 203–262.
- Пантелеев П.А. Грызуны Палеарктики: состав и ареалы. М., 1998. 117 с.
- Паровицков В.Я. Изменения ареалов млекопитающих Севера европейской части СССР // География населения наземных животных и методы их изучения. М., 1959. С. 54–61.
- Реву Ю.В. Обзор распространения арктического суслика (*Spermophilus parryi* Rich., 1825), в северо-восточной Азии. Суслики Евразии (роды *Spermophilus*, *Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия // Мат-лы Росс. научн. конф. М., 2005. С. 86–89.

- Рохмистров В.Л.* Малые реки Ярославского Поволжья. Ярославль, 2004. 55 с.
- Рощина Е.Е.* Экология степной пищухи (*Ochotona pusilla* Pall., 1768) в государственном природном заповеднике Оренбургский. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 25 с.
- Сдобников В.М.* Распределение млекопитающих и птиц по типам местообитаний в Большеземельской тундре и на Ямале // Тр. Всес. аркт. ин-та. 1937. С. 23–45.
- Телегин В.И.* Долины северных рек как места концентрации и пути проникновения таежных видов животных на крайний север // Природа поймы реки Оби и ее хозяйственное освоение. Тр. Томск. гос. ун-та. Томск., 1963. С. 343–349.
- Теплов В.П., Теплова Е.Н.* Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. М., 1947. Вып. 5. С. 3–84.
- Успенский С.М.* Летние миграции лосей в тундре востока европейской части СССР // Миграции животных. Вып. 2. М., 1960. С. 38–41.
- Фадеев Е.В.* Естественное и искусственное расселение кабана в европейской части РСФСР // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология, почвоведение. 1970. № 1. С. 30–37.
- Фадеев Е.В.* К биологии кабана Центральной России // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология, почвоведение. 1973. № 5. С. 20–28.
- Филонов К.П.* Лось. М., 1983. С. 248.
- Флинт В.Е.* Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М., 1977. 182 с.
- Формозов А.Н.* Животный мир Казахстана. М., 1987. 149 с.
- Чернявский Ф.Б.* О распространении и географической изменчивости американского длиннохвостого суслика (*Citellus parri* Rich., 1827) северо-восточной Сибири // Основные проблемы териологии. М., 1972. С. 199–214.
- Шефтель Б.И.* Особенности населения мелких млекопитающих поймы Енисея подзоны средней тайги // Докл. МОИП, зоол и ботан. Некоторые аспекты изуч. флоры и фауны СССР. М., 1980. С. 19–21.
- Шефтель Б.И.* Зональные особенности населения насекомоядных млекопитающих Енисейской тайги и лесотундры // Животный мир Енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. М., 1983. С. 184–203.
- Юдин Б.С.* Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск, 1971. 170 с.
- Юдин Б.С.* Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск., 1989. 358 с.

Поступила в редакцию 05.03.14

RIVER SYSTEMS OF HUMID ZONES AND SIMILAR FORMATIONS OF ARID REGIONS AS THE FACTOR FORMING SPECIES'DIVERSITY OF PALAEARCTIC NATURAL ZONES FAUNAS (IN TERMS OF SMALL MAMMALS)

V.Yu. Dubrovsky

Basing on the analysis of literary data, influence of biotopes of river valleys, river systems and others linear relief depressions of a hydromorphic origin (ravine networks, dry riverbeds, etc.) on thickening of species areas and formation of species' variety of zonal Palaearctic faunas is defined. It is shown that the higher the density of a river network of one natural zone is, the more species living outside of their optimum the fauna of that zone includes. Such species find conditions of valley complex acceptable and as a result, they form stable settlements at extensive plakors with their zonal communities.

Key words: natural zonality, river valleys, river systems, small mammals.

Сведения об авторе: *Дубровский Владимир Юрьевич* – науч. сотр. отдела научных исследований Московского зоопарка, канд. биол. наук (vdubr@live.ru).

УДК 591.5

ВСПЫШКА ЧИСЛЕННОСТИ *NEUROTERUS NUMISMALIS* (FOURC.) И *NEUROTERUS ALBIPES* (SCHENCK) В ТЕЛЛЕРМАНОВСКОМ ЛЕСНОМ МАССИВЕ

Н.Г. Жиренко

В 2012 г. в Теллермановском лесном массиве зафиксирована вспышка численности нумизматической (*Neuroterus numismalis* (Fourc.), 1785)) и лепешковидной (*Neuroterus albipes* (Schenck), 1863)), орехотворок. Представлены качественные и количественные характеристики инвазий галлами этих орехотворок деревьев дуба. В пойменных дубравах абсолютно сухой вес галлов соответствовал таковому листы дуба. Признаки отмирания листы наблюдались при перекрытии галлами более половины площади листовой поверхности. В сомкнутых насаждениях нагорных дубрав галлы локализуются в верхних частях крон.

Ключевые слова: орехотворки, галлы, дубравы.

Орехотворки (Hymenoptera: Cynipidae) являются одной из широко представленных в лесных экосистемах групп членистоногих вредителей растений. Непосредственное влияние на лесные экосистемы оказывают орехотворки-галлообразователи. Подавляющее большинство этих орехотворок развивается на дубе.

Орехотворки-галлообразователи повреждают листья, почки, побеги и корни растений. В процессе развития они вызывают образование галлов или тератоморф, содержащих большое количество крахмала и других питательных веществ и являющихся средой обитания и источником питания для личинок орехотворок. В связи с оттоком питательных веществ из растения на развитие галлов и тератоморф в растении уменьшается запас питательных веществ, снижаются приросты, происходит преждевременное опадание листьев (Мозолевская и др., 2004; Воронцов, 1982; Вредители леса: справоч., 1955; Тропин и др., 1980). Кроме того, в галлах содержится большое количество танинов, которые обеспечивают защитные функции растений, подавляя рост патогенных микроорганизмов, гифов грибов и пр. Их отток также сказывается на состоянии растения.

Перечень работ, связанных с изучением галлообразователей, достаточно широк (Слепян, 1973; Чехонина, Кузнецова, 2002; Mani, 1964; Pujade-Villar, et al., 2001). Тем не менее считается, что орехотворки могут только ослаблять растения, но не способны привести их к гибели даже в случае массового размножения (Белов, 2008). По этим причинам данной экологической группе членистоногих фитофагов как вредителям, развивающимся в лесных экосистемах, не уделяется должного внимания.

Очевидно, что вспышки численности этих насекомых не могут не сказываться на состоянии лесных экосистем. Однако вследствие того, что какие-либо существенные инвазии этими насекомыми наблюдаются крайне редко (по крайней мере, на территории Теллермановского лесного массива вспышек численности этих насекомых не наблюдалось более 25 лет), вопрос о влиянии орехотворок на дубравы в настоящее время остается открытым.

Материал и методы

Непосредственные наблюдения за численностью нумизматической (*Neuroterus numismalis* (Fourc.), 1785)) и лепешковидной (*Neuroterus albipes* (Schenck), 1863)) орехотворок в Теллермановском лесном массиве (Воронежская обл.) ведутся нами с 2003 г. Количественные характеристики инвазий галлами этих орехотворок листы дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) оценивались по данным листового опада, собираемого в нагорной дубраве на двух постоянных пробных площадях (ППП). В 2012 г. была зафиксирована вспышка численности этих насекомых. В целях ее детального изучения в пойменных дубравах были дополнительно заложены три временные пробные площади (ВПП).

Первая ВПП-1 расположена вдоль правого берега р. Хопёр. Ее юго-восточная сторона граничит с обрывистым краем берега реки, а противоположная – с лесным массивом. Протяженность ВПП-1 с северо-востока на юго-запад составляет 115 м, ширина 20 м, координаты N 51,32953°, E 041,97498°.

Вторая ВПП-2 располагается в глубине поймы, внутри лесного массива, на расстоянии около 130 м от р. Хопёр. ВПП-2 имеет вид полосы длиной 230 м

и шириной 40 м, протянувшейся с северо-востока на юго-запад (N 51,34637°, E 042,01389°). Ее юго-западная часть граничит с тополевиком.

Третья ВПП-3 также имеет вид полосы длиной 350 м и шириной 20 м, которая протянулась внутри лесного массива с востока-северо-востока на запад-юго-запад (N 51,35421°, E 042,03068°). Северная часть ВПП-3 находится на расстоянии около 450 м, а южная – 150 м от р. Хопёр. С восточной части она выходит на периферию лесного массива, граничащего с урбанизированной территорией. Западная часть площади с южной стороны граничит с пойменным лугом.

Тип леса пойменных дубрав – ландышево-ежевичная дубрава (10Д+Т). На ВПП-1 и ВПП-2 деревья дуба V класса возраста, II класса бонитета. На ВПП-3 – IV класса возраста, II класса бонитета. Высота ВПП над уровнем моря 94 м.

Наблюдения в нагорной дубраве велись на ППП общей площадью 0,2 га, в снытевой дубраве искусственного происхождения, I класса бонитета (N 51°20'53", E 41°58'35"). Состав первого яруса дубравы – 10Д+Я, нижних древесных ярусов – 7КлоЗВ. Возраст деревьев дуба 80 лет, средняя высота 27,3 м. Высота над уровнем моря 160 м.

В дополнение к обозначенным наблюдениям проведено рекогносцировочное обследование многих кварталов Теллермановского лесного массива путем обхода их по кварталным просекам и визирам. Оценку состояния деревьев дуба, заселенных галлами орехотворок, проводили визуально, обследуя все деревья на пробных площадях. Для оценки по-

вреждений крон и листы мы разработали 7-бальную шкалу (табл. 1). Градации этой шкалы являются обобщающими показателями состояния кроны и листы дерева.

Для оценки инвазий галлами орехотворок на ВПП-1 и ППП с помощью садового секатора на шесте с различных частей крон деревьев случайным образом были взяты несколько ветвей. Сбор галлов орехотворок в пойменной дубраве производили с площадок 30×30 см, случайным образом располагаемых на соответствующих ВПП. С площадок выбирали лесную подстилку, которую затем разбирали по необходимым фракциям. Учет галлов и листового опада на ППП осуществлялся с помощью 10 стационарно установленных здесь опадоуловителей размером 0,7×1,0 м, расположенных случайным образом.

Чтобы исключить ошибки, возникающие при расчетах с использованием величин сырого веса взятых образцов галлов и листы, все образцы высушивали до абсолютно сухого веса (АСВ). Собранные галлы с помощью сит разного калибра разделяли на фракции галлов нумизматической и лепешковидной орехотворок. Взвешивание образцов весом до 5 г проводили с точностью до 0,005 г, а свыше – с точностью до 0,01 г. Геометрические параметры галлов определяли с помощью графического редактора «Adobe Photoshop».

Результаты и их обсуждение

За все время наших наблюдений, за исключением 2012 г., мы не встретили галлы нумизмати-

Т а б л и ц а 1

Шкала оценки состояния деревьев дуба, заселенных галлами орехотворок

Балл	Состояние кроны дерева	Состояние листовых пластинок
0	крона практически не повреждена	не деформированы
1	повреждения в верхней части кроны	не деформированы
2	повреждения в нижней половине кроны	не деформированы
3	неравномерные повреждения, локализованные по всей кроне	не деформированы
4	повреждена вся крона. Инвазии на верхушке кроны выражены несколько слабее	наблюдаются деформированные
5	сильное повреждение кроны, вплоть до усыхания листы в ее верхней части. Галлы занимают около 50% поверхности листовых пластинок	под тяжестью галлов обвисли, наблюдаются скрученные и свернутые
6	в результате повреждений наблюдаются признаки отмирания листы кроны	признаки усыхания

ческой и лепешковидной орехотворок на листьях опада с ППП. В самих же опадоуловителях можно было наблюдать лишь их единичные экземпляры. В 2012 г. мы зафиксировали вспышку численности этих насекомых, ярко проявившуюся в массовых инвазиях дубрав Теллермановского лесного массива их галлами.

Результаты визуальной оценки состояния крон деревьев дуба, поврежденных орехотворками в 2012 г., разграниченные по 7-балльной шкале (табл. 1), отображены графически с помощью гистограмм (рисунок). Гистограммы отображают распределение деревьев по состоянию крон (в баллах) на обозначенных ВПП.

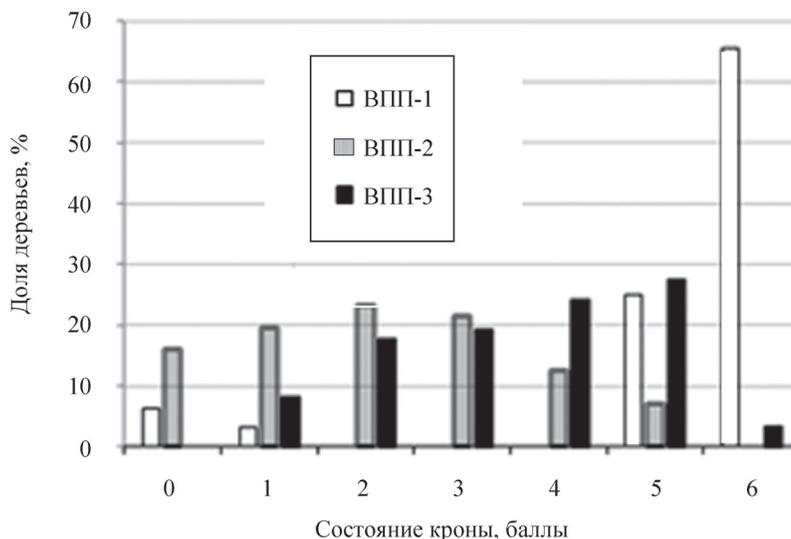
Как следует из рисунка, наиболее сильные повреждения листьев деревьев дуба наблюдались на ВПП-1. На этой площади состояние крон деревьев, произрастающих непосредственно вдоль обрывистого края р. Хопёр, т.е. на открытом со стороны реки пространстве, выходящем на юго-восток, оценивалось 6 баллами. Наблюдения показали, что инвазии галлами орехотворок листьев этих деревьев, кроме больших деформаций листьев, вызывали раннее отмирание всей листовой пластинки или же некоторой ее части. Сильным повреждениям были подвержены и деревья, произрастающие в некотором отдалении от берега реки. Среди них, наряду с состоянием крон, оцененных 6 баллами, 25% было оценено пятью. Общая доля деревьев с повреждениями в 6 баллов на этой площади составила 66%. Интересным является тот факт, что в западной части ВПП-1, где росло

взрослое дерево тополя, кроны трех деревьев дуба, произрастающих в непосредственной близости от него, практически не имели повреждений, вызванных галлами.

Сравнительно лучшим состоянием отличались деревья дуба, произрастающие на ВПП-2. Основное количество деревьев по состоянию крон на этой площади было оценено 1, 2 и 3 баллами, при этом доля деревьев с обозначенными баллами была примерно одинаковой – 20, 23 и 21% соответственно (рисунок); 13% деревьев было оценено 4 баллами и около 7% – пятью. Полностью отсутствовали деревья, оцененные 6 баллами. Отмечено, что деревья дуба, произрастающие в юго-западной части ВПП-2, непосредственно примыкающей к тополевику, практически не были повреждены галлами орехотворок, а произрастающие на некотором удалении от него оценивались одним баллом. Число таких деревьев составило практически третью часть насаждения, а их количественные соотношения равнялись 16 и 20% соответственно.

Существенное уменьшение инвазий галлами орехотворок деревьев дуба, произрастающих в непосредственной близости от деревьев тополя, дает основание предположить, что деревья тополя являются своего рода репеллентами в отношении этих орехотворок. Подобное обстоятельство подтверждает большую устойчивость смешанных насаждений.

Более существенным повреждениям были подвержены деревья, произрастающие на ВПП-3, где распределение деревьев с разным состоянием крон происходило достаточно равномерно. Неповрежденных



Распределение деревьев дуба черешчатого, поврежденных орехотворками в 2012 г., по баллам состояния крон (оценка в баллах) на временных пробных площадях

деревьев на этой площади обнаружено не было. Доля деревьев с каждым последующим баллом состояния кроны (от 1 до 5) увеличивалась: 8, 18, 19, 24 и 27% соответственно (рисунок). Доля деревьев с признаками отмирания листвы, т.е. оцененных 6 баллами, составила 3%.

Повреждения листвы галлами орехотворок в нагорной дубраве наблюдались на ППП. В отличие от пойменных дубрав, здесь отмечались массовые инвазии галлами только верхушек крон. Это можно было наблюдать с вышек, построенных здесь для наблюдений за развитием деревьев. Под тяжестью галлов листва обвисла, наблюдалась их деформация. Однако, несмотря на такие повреждения, признаков отмирания листьев обнаружено не было.

Для проведения количественной оценки инвазий галлами орехотворок на ВПП-1 14.IX 2012 было срезано несколько ветвей. С этих ветвей случайным образом была сорвана часть листвы. От этих листьев были отделены галлы нумизматической и лепешковидной орехотворок. Следует заметить, что в данном случае наблюдались практически только галлы нумизматической орехотворки. Мы определили некоторые характеризующие их параметры, отобрав с этой целью 200 шт. из общего количества. Их АСВ составил 0,610 г, а общая площадь проекции – 13,12 см². На основании этих данных были рассчитаны: средний диаметр (0,29 см), средняя площадь (0,07 см²) и среднее значение АСВ (3,05 мг). Кроме того, был отобран образец галла, имеющего максимальные размеры (площадь проекции 0,14 см², диаметр 0,41 см).

У образца листьев также была измерена общая площадь и определен АСВ. По полученным данным были рассчитаны показатели, с помощью которых можно давать количественные характеристики степени инвазии листвы галлами орехотворок. Количество и общую площадь галлов рассчитывали ме-

тодом пропорции с использованием их параметров. Обозначенные данные и показатели представлены в табл. 2. Так, для среднего образца листвы показатель N , отображающий удельную плотность числа галлов по отношению к единице площади листовой поверхности, составил 5,25 шт.·см⁻². Другими словами, на каждом квадратном сантиметре листвы располагается 5,25 галлов. Информативным является показатель P , отображающий удельный вес галлов по отношению к массе листвы, т.е. количество вещества галлов, приходящееся на единицу массы листа (он составляет 2,16 г·г⁻¹). С помощью этого показателя можно проводить оценку оттока питательных веществ из растения на развитие галлов.

Важным является показатель S , отображающий удельную площадь, т.е. площадь, занимаемую галлами по отношению к единице площади листовой поверхности. Значимость этого показателя заключается в следующем. Галлы орехотворок располагаются с нижней стороны листа, где находятся и устьица, благодаря которым обеспечивается транспирация. Следовательно, этот показатель дает определенную оценку способности листовой поверхности к транспирации. Однако следует учитывать, что величина транспирации не находится в прямо пропорциональной зависимости от неповрежденной площади поверхности листа. Это показано в одной из наших методических работ, где мы изучали водопотребление деревьями дуба черешчатого с разной степенью дефолиации крон (Жиренко, 2003). В данном случае этот показатель составил 0,34 см²·см⁻². Это означает, что 34% нижней поверхности листвы закрыто галлами. По нашим данным, такие повреждения листового аппарата у дуба черешчатого еще не вызывают существенного уменьшения транспирации.

Для оценки максимальных инвазий листвы галлами орехотворок мы выбрали листья, явно отличаю-

Т а б л и ц а 2

Исходные данные и показатели инвазий галлами нумизматической орехотворки листвы дуба черешчатого на ВПП-1 (пояснения в тексте)

Листья, АСВ, г	Галлы, АСВ, г	Галлы, шт	$S_{л}$, см ²	$S_{г}$, см ²	N , шт·см ⁻²	P , г·г ⁻¹	S , см ² ·см ⁻²
средний образец листвы							
7,20	15,52	5088,52	968,38	333,71	5,25	2,16	0,34
образец листвы с максимальными поражениями							
3,910	12,60	4131,15	466,43	270,93	8,86	3,23	0,58

щиеся наибольшими повреждениями (табл. 2). Удельная плотность (N) галлов в этом случае составила $8,86 \text{ шт.}\cdot\text{см}^{-2}$, удельный вес (P) галлов – $3,23 \text{ г}\cdot\text{г}^{-1}$, а их удельная площадь (S) – $0,58 \text{ см}^2\cdot\text{см}^{-2}$. Таким образом, галлы перекрывали около 60% нижней поверхности листы. В этом случае мы можем предположить, что повреждения уже могли ограничивать транспирацию примерно в 2 раза. Следует заметить, что на листьях, поврежденных лепешковидной орехотворкой, закономерно наблюдались частичные наслаивания одних галлов на другие.

Параметры инвазий деревьев дуба галлами орехотворок на ВПП, рассчитанные с помощью данных, полученных с образцов лесной подстилки, представлены в табл. 3. Из таблицы следует, что на ВПП-1 галлы орехотворок распределены неравномерно. Так, в ее центральной и восточной частях преобладала орехотворка нумизматическая. Ее доля здесь составила 97%. Плотность галлов в этой части площади, т.е. АСВ галлов орехотворок на единицу поверхности почвы, для нумизматической орехотворки составила $6700\pm 230 \text{ кг}\cdot\text{га}^{-1}$, а для лепешковидной – $183\pm 7 \text{ кг}\cdot\text{га}^{-1}$.

Явно противоположная картина наблюдалась в западной части ВПП-1. Во-первых, плотности галлов нумизматической и лепешковидной орехотворок составили здесь 26 ± 1 и $388\pm 13 \text{ кг}\cdot\text{га}^{-1}$ соответственно. Это говорит о намного меньших инвазиях орехотворками в этой части пробной площади по сравнению с ее центральной частью. Во-вторых, преобладали галлы лепешковидной орехотворки (табл. 3).

Как уже отмечалось, ВПП-2 имела наименьшие повреждения крон деревьев галлами орехотворок (рисунок). Это подтверждается и данными с образцов подстилки (табл. 3). Здесь доля нумизматиче-

ской орехотворки составила 98%, а плотность галлов нумизматической и лепешковидной орехотворок – 1650 ± 200 и $34\pm 3 \text{ кг}\cdot\text{га}^{-1}$ соответственно.

Параметры инвазий орехотворками на ВПП-3 занимают промежуточное значение между таковыми, определенными на ВПП-1 и ВПП-2. Соотношение галлов орехотворок здесь также показывает существенное преобладание нумизматической орехотворки – 98%. Плотности галлов нумизматической и лепешковидной орехотворок на этой ВПП составили 3290 ± 220 и $64\pm 5 \text{ кг}\cdot\text{га}^{-1}$ соответственно (табл. 3).

На ВПП-3 были определены и другие параметры, характеризующие инвазии галлами орехотворок. Так, LAI дуба этой части насаждения составил 5,7, а листовая биомасса – $3410\pm 230 \text{ кг}\cdot\text{га}^{-1}$. Это типичные показатели для исследуемых пойменных дубрав, не подверженных каким-либо повреждениям фитофагов. Следовательно, площадь листовой поверхности при инвазиях галлами орехотворок не уменьшается. Удельный вес галлов (P) для нумизматической и лепешковидной орехотворок составил $0,95\pm 0,01$ и $0,020\pm 0,001 \text{ г}\cdot\text{г}^{-1}$ соответственно, а в сумме – $0,97\pm 0,02 \text{ г}\cdot\text{г}^{-1}$. Предполагая, что ВПП-3 отображает среднюю степень инвазий галлами орехотворок пойменных дубрав, с некоторыми допущениями можно сделать заключение, что в 2012 г. в пойменных дубравах АСВ вещества галлов орехотворок соответствовал АСВ биомассы листы дуба. Показатель S на ВПП-3 составил $0,13\pm 0,01 \text{ см}^2\cdot\text{см}^{-2}$. Это означает, что только около 13% поверхности листы было перекрыто галлами. Доля участия в этом лепешковидной орехотворки является ничтожной и перекрывается погрешностью вычислений. По нашим данным, такие повреждения, по крайней мере по отношению к

Т а б л и ц а 3

Параметры инвазий дуба черешчатого галлами нумизматической и лепешковидной орехотворок на ВПП по данным образцов лесной подстилки (данные 4.XI 2012)

Образцы, АСВ, г		Соотношение, %		Плотность галлов, $\text{кг}\cdot\text{га}^{-1}$	
нумизматическая	лепешковидная	нумизматическая	лепешковидная	нумизматическая	лепешковидная
Центральная и восточная части ВПП-1					
60,25	1,650	97	3	6700 ± 230	183 ± 7
Западная часть ВПП-1					
0,235	3,495	6	94	26 ± 1	388 ± 13
ВПП-2					
44,36	0,850	98	2	1650 ± 200	34 ± 3
ВПП-3					
88,73	1,730	98	2	3290 ± 220	64 ± 5

листогрызущим насекомым, не оказывают каких-либо заметных уменьшений транспирации. Следовательно, с этой позиции, вредоносность орехотворок при таких инвазиях является несущественной.

Результаты анализа инвазий галлами орехотворок в нагорной дубраве на ППП представлены в табл. 4. Наблюдения показали, что до 28.IX 2012 произошел массовый опад развившихся к этому периоду галлов наблюдаемых орехотворок (самопроизвольно осыпались 82% галлов). После этого самопроизвольное осыпание галлов резко уменьшилось и практически не наблюдалось. В дальнейшем, с 23.X 2012, галлы опадали вместе с листвой. Расчет массы галлов в этом случае определялся методом пересчета относительно массы галлов на образце листьев. Процентное соотношение галлов в нагорной дубраве, так же как и в пойменной, показывает существенное преобладание нумизматической орехотворки по отношению к лепешковидной (99 и 1% соответственно) (табл. 4). Анализ данных по опадку на ППП показал, что здесь по сравнению с ВПП-3, выбранной в качестве среднего образца, число галлов нумизматических орехотворок меньше приблизительно в 4 раза, а лепешковидных – более чем в 7 раз.

Удельный вес галлов (P) для рассматриваемых орехотворок на ППП составил $0,65 \pm 0,05 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1}$. При расчете показателя S были учтены такие факторы, как локализация галлов в верхних частях крон деревьев, форма крон (Каплина, Жиренко, 2012), а также то, что поврежденные листья являлись световыми. С учетом перечисленных факторов этот показатель составлял около $0,3 \text{ см}^2 \cdot \text{см}^{-2}$ и отражал поврежденность галлами только верхних частей крон деревьев.

На наш взгляд, существенные различия в инвазиях галлами в нагорной дубраве на ППП и пойменной дубраве на ВПП-3 прежде всего связаны с разными значениями листовой биомассы на этих

площадях. Так, LAI на ВПП-3 составил 5,7, тогда как на ППП – всего 2,2. Соответственно и сама листовая биомасса сильно различалась ($3,41 \pm 0,23$ и $1,34 \pm 0,10 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$). Различия в листовой биомассе на рассматриваемых пробных площадях в первую очередь связаны с существенными повреждениями листы на ППП насекомыми фитофагами: в первую очередь, широкоминирующей дубовой молью (*Acrocercops brongniardella* (F.) (Gracillariidae)), а также зеленой дубовой листоверткой (*Tortrix viridana* L.). В пойменных дубравах подобные повреждения в этом году были выражены намного слабее.

Рекогносцировочное обследование также выявило вспышку инвазий деревьев дуба галлами нумизматической и лепешковидной орехотворок. Кроме этого, данное обследование позволило выявить некоторые особенности в экологии этих орехотворок. Так, инвазии галлами лепешковидной орехотворки в очень больших количествах наблюдались на листьях молодых дубов I–II класса возраста. На высоких и взрослых деревьях дуба эти инвазии, как правило, наблюдались в нижних и средних частях крон. По-видимому, имаго лепешковидной орехотворки, в отличие от нумизматической, не поднимаются на большую высоту. Этим можно объяснить меньшие инвазии галлами лепешковидной орехотворки во взрослых сомкнутых насаждениях, где кроны у деревьев начинаются на больших высотах. В основном этой орехотворкой поражались деревья с низкой кроной, произрастающие на границах с безлесными участками.

Выводы

1. В 2012 г. в Теллермановском лесном массиве зафиксирована вспышка численности галлов нумизматической и лепешковидной орехотворок.

Т а б л и ц а 4

Инвазии дуба черешчатого галлами орехотворок в нагорной дубраве на ППП по данным листового опада

Дата взятия образца	АСВ орехотворок, г			%	Примечание
	нумизматической	лепешковидной	всего:		
28.IX 2012	499,15	4,36	503,51	82	осыпавшиеся галлы
08.X 2012	галлов орехотворок практически не наблюдалось				
23.X 2012	78,82	1,66	80,48	13	Галлы на листьях
05.XI 2012	30,19	0,64	30,83	5	Галлы на листьях
Всего:	608,16	6,66	614,82	100	–
%	99	1	100	–	–

2. В среднем в пойменных дубравах АСВ биомассы галлов орехотворок соответствовал таковому листу дуба.

3. Деревья тополя являются своего рода репеллентами в отношении орехотворок, вследствие чего инвазии этими насекомыми деревьев дуба, произрастающих возле тополей, резко снижаются. Подобное обстоятельство подтверждает большую устойчивость смешанных насаждений.

4. Отмечено, что признаки отмирания листы дуба наблюдаются при инвазиях галлами орехотворок, по-

крывающими более половины площади листовой поверхности.

5. Основная масса галлов (около 80%) опадает самопроизвольно (в установленные сроки) до начала листопада. Остальная часть – вместе с листвой.

6. Галлы нумизматической орехотворки существенно преобладают над остальными.

7. В сомкнутых насаждениях нагорных дубрав галлы локализируются в верхних частях крон.

8. Имаго лепешковидных орехотворок, как правило, не поднимаются на большую высоту.

Работа поддержана программой фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» и РФФИ (проект № 12-04-01347).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белов Д.А. Особенности комплекса галлообразующих членистоногих в городских насаждениях Москвы / Вестн. Моск. гос. ун-та леса. Лесной вестник. Научно-информационный журнал. 2008. № 1 (58). С. 73–79.

Воронцов А.И. Лесная энтомология. М., 1982. 384 с.

Вредители леса: справоч. Т. I. М.; Л., 1955. 421 с.

Жиренко Н.Г. Автономная измерительная система для определения водопотребления растениями // Физиология растений. Т. 50. № 5. 2003. С. 781–784.

Каплина Н.Ф., Жиренко Н.Г. Динамика фитомассы листьев, состояния и развития крон деревьев нагорной дубравы юго-восточной лесостепи в неблагоприятных условиях последнего десятилетия // Вестн. Поволжского гос. технол. ун-та. Сер. Лес. Экология. Природопользование. 2012. № 2. С. 3–11.

Мозолевская Е.Г., Белова Н.К., Лебедева Г.С., Шарана Т.В. Практикум по лесной энтомологии. Учебное пособие для

студентов высших учебных заведений / Под ред. Е.Г. Мозолевской. М., 2004. 272 с.

Слепян Э.И. Патологические новообразования и их возбудители у растений. Л., 1973. 511 с.

Тропин И.В., Ведерников Н.М., Крангауз Р.А. и др. Справочник по защите леса от вредителей и болезней. М., 1980. 376 с.

Чехонина О.Б., Кузнецова С.А. Галлообразователи Московского региона: их пищевая активность и влияние на фотосинтетический аппарат листа // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биоценозов и их отдельные компоненты. М., 2002. С. 21–24.

Mani M.S. Ecology of plant galls. The Hague, 1964. 247 p.

Pujade-Villar J., Bellido D., Segú G., Melika G. Current state of knowledge of Heterogony in Cynipidae (Hymenoptera, Cynipoidea) // Ses. Entom. ICHN-SCL, 11 (1999), Barcelona, 2001. P. 87–107.

Поступила в редакцию 18.03.14

A BREAK – OUT OF *NEUROTERUS NUMISMALIS* (FOURC.) AND *NEUROTERUS ALBIPES* (SCHENCK) NUMBER IN THE TELLERMANOVSKY WOOD

N.G. Zhirenko

A break – out of a number of Silk Button Gall Wasps (*Neuroterus numismalis* (Fourc.), 1785) and Smooth Spangle Gall Wasps (*Neuroterus albipes* (Schenck), 1863) was stated in Tellermanovsky wood in 2012. Qualitative and quantitative characteristics of invasions by galls of these gall-wasps of oak trees are presented. In holm oak groves absolutely dry weight of galls corresponded to that of oak foliage. Signs of dying off of foliage were observed at overlapping by galls of more than half of area of a leaf surface. In close plantings on the mountain oak groves are localized in the top parts of crones.

Key words: gall-wasps, galls, oak groves.

Сведения об авторе: Жиренко Николай Георгиевич – сотр. ФГБУН Института лесоведения РАН (nzhirenko@mail.ru).

УДК 591.9 (210.7): 595.789:581.55 (212.6)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЛАНДШАФТНО-БИОТОПИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ ЛОКАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ СЕННИЦЫ *COENONYMPHA AMARYLLIS* (STOLL, 1782) (LEPIDOPTERA: SATYRIDAE) НА СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

Е.Ю. Захарова, Н.В. Золотарева, М.В. Чибиряк

Сибирско-монгольский степной вид *Coenonympha amaryllis* (Stoll, 1782) на северо-западном крае ареала обитает в виде изолированных островных популяций на территории Челябинской обл. Северная граница распространения *C. amaryllis* на Южном Урале ограничена 54° с.ш., в то время как *C. leander* продвигается вслед за степными сообществами до 56° с.ш. Вероятно, продвижению на север *C. amaryllis* препятствует не отсутствие пригодных ненарушенных степных сообществ, а постепенное закономерное изменение климатических факторов, которые оказывают большое влияние на расширении ареала вида.

Ключевые слова: островные локальные популяции, граница ареала, сибирско-монгольский вид, *Coenonympha*, степные фитоценозы, климатические факторы.

Бархатницы (Satyridae) составляют существенный элемент энтомоценозов луговых и степных сообществ Южного Урала. Одни из наиболее характерных обитателей открытых пространств – виды родов *Melanargia* Meigen, 1828, *Coenonympha* Hübner, [1819], *Triphysa* Zeller, 1850, *Proterebia* Roos & Arnscheid, 1980, *Oeneis* Hübner, [1819], *Erebia* Dalman, 1816, гусеницы которых развиваются на злаковых и осоковых. В фауне Южного Урала род *Coenonympha* представлен 8 видами: *C. amaryllis* (Stoll, 1782), *C. arcania* (Linnaeus, 1761), *C. glycerion* (Borkhausen, 1788), *C. hero* (Linnaeus, 1761), *C. leander* (Esper, [1784]), *C. oedippus* (Fabricius, 1797), *C. pamphilus* (Linnaeus, 1758), *C. tullia* (Müller, 1764) (Татаринов, Горбунов, 2014). Местообитания *C. hero* и *C. tullia* приурочены к влажным заливным и низинным лугам, опушкам леса, торфяникам, болотам, вследствие чего эти виды не входят в состав энтомоценозов ксерофильных степных и лесостепных сообществ. В качестве типично степных видов сенниц можно рассматривать *C. amaryllis* и *C. leander*, для которых территория Южного Урала является краем ареала.

В данном сообщении мы приводим сведения о распространении и биотопической приуроченности локальных островных популяций степного сибирско-монгольского вида *Coenonympha amaryllis* (Stoll, 1782) на северо-западной границе ареала.

Согласно данным литературы, вид встречается на территории Башкортостана, Оренбургской и Челябинской областей. Есть указания на достоверные находки в Баймакском районе Башкортостана (Мигранов, 1991; Львовский, Моргун, 2007). Э. Эверсманн в 1844 г. при-

водил его для окрестностей Уфы (цит. по: Anikin et al., 1993). В Оренбургской обл. вид обнаружен в Беляевском р-не на горе Верблюжка (27.V 2003. 1 ♂. leg. П.Ю. Горбунов), в работе А.В. Бутлерова (1848) *C. amaryllis* отмечен в окрестностях Оренбурга.

На территории Челябинской обл. *C. amaryllis* встречается в виде островных локальных популяций и в настоящее время внесен в региональную Красную книгу в статусе редкого и малоизученного (IV категория). П.Ю. Горбуновым к 2007 г. было обнаружено два достоверных местообитания вида: первое – Верхнеуральский р-н (Леоновские горы) (Красная книга ..., 2005; Захарова, 2012) и второе – Кизильский р-н (гора Чека) (http://igz.ilmeny.ac.ru/RED_BOOK).

С 2008 по 2013 г. нами было обследовано несколько пригодных для обитания данного вида лесостепных и степных районов Челябинской обл., в четырех из которых он был обнаружен (рис. 1). Исследования проводили на восточном макросклоне Уральского хребта и в Зауралье, в степной и лесостепной зонах Челябинской обл. и частично – Республики Башкортостан. В связи с высокой земледельческой освоенностью рассматриваемой территории исследовали участки степной растительности, сохранившиеся в условиях расчлененного рельефа, препятствующего их распашке. Таким образом, были изучены наиболее крупные на настоящий момент степные участки, отражающие зональные особенности степной растительности рассматриваемого региона.

Леоновские горы в Верхнеуральском р-не – единственный относительно крупный (около 10 тыс. га) участок горной лесостепи в Челябинской обл., где

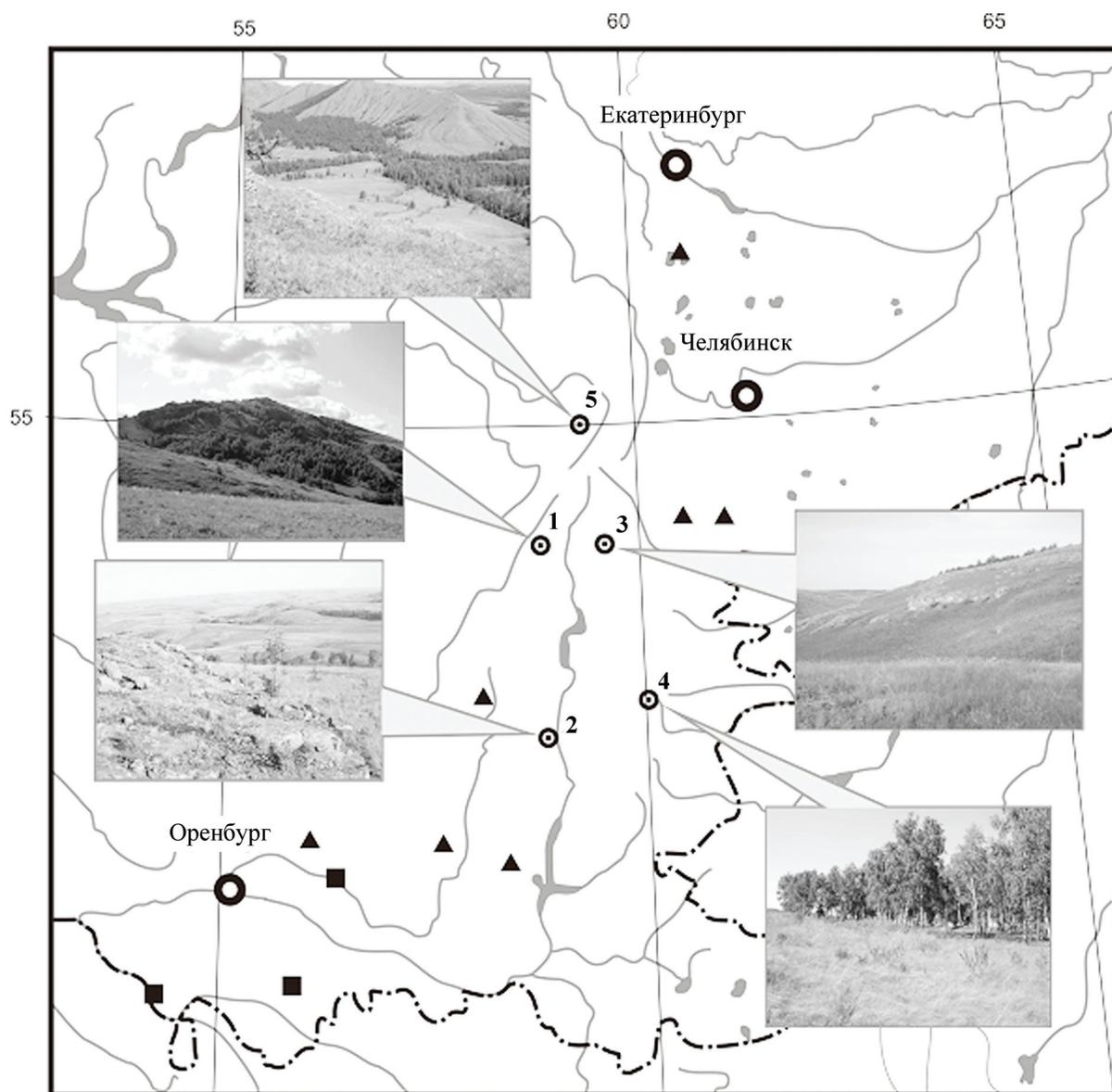


Рис. 1. Картограмма района исследований: 1 – Леоновские горы, 2 – гора Чека, 3 – Ущельные горы (Челябинская обл.), 4 – окрестности дер. Варшава, 5 – хребет Нурали (Республика Башкортостан). Находки *Coenonympha amaryllis* отмечены треугольниками, по данным Горбунова и др. (1992), квадратами – по данным Lukhtanov, Lukhtanov, 1994

в ее пределы заходят наиболее восточные отроги Уральских гор, простирающиеся с северо-востока на юго-запад на протяжении 17 км: Леоновские горы (наибольшая высота 667 м над ур. моря), хребет Калактау (наибольшая высота 667 м над ур. моря), гора Большая (737 м над ур. моря) и ряд сопков, расположенных между Леоновскими горами и хребтом Узункыр. Согласно схеме ботанико-географического районирования Челябинской обл. (Куликов, 2005), рассматриваемая территория относится к району южной лесостепи Зауральяского пенеплена подзоны южной лесостепи лесостепной зоны и расположена близ границы лесостепной и степной зон. Растительный покров рассматриваемой территории типичен для

горной лесостепи восточного склона Южного Урала. Растительность горных склонов отличается высокой комплексностью, сочетания микрорельефа и экспозиции обуславливают быструю сменяемость и разнообразие фитоценозов. Северные и северо-западные склоны гор покрыты березовыми (местами также лиственничными) редколесьями с остепненным травяным покровом, чередующимися с луговыми степями и остепненными лугами. Пологие восточные склоны Леоновских гор заняты залесскоковыльно-клубничными степями. Изредка на склонах встречаются кустарниковые степи и заросли степных кустарников (*Spiraea crenata* L., *S. hypericifolia* L., *Rosa majalis* Herrm., *Caragana frutex* (L.) C. Koch, *Chamaecytisus*

ruthenicus (Fisch. ex Wołoszcz.) Klásková, *Cerasus fruticosa* Pall., *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt.). Широко распространены пустынноовсецовые степи, на крутых склонах южной экспозиции преобладают петрофитные степи, главным образом мордовниково-типчаковые (Куликов, Золотарева, 2009).

Сложный, значительно расчлененный рельеф района обуславливает большую пестроту растительного покрова, в котором непрерывно сменяются лесные, лугово-степные и петрофитно-степные ассоциации, создающие в местах контакта разнообразные ассоциации и группировки, что обуславливает и разнообразие лепидоптерофауны. На территории Леоновских гор, вероятно, существует устойчивая популяция *Coenonympha amaryllis* с численностью не менее 5–10 особей на 1 км маршрута. С 23 по 28 июня 2009 г. по склонам гора Большая (и другим горам гряды) нами было отловлено и сфотографировано (с помощью фотоаппарата Canon Eos 450D) 57 ♂♂ и 23 ♀♀ *C. amaryllis*.

Гора Чека (737 м над ур. моря) в Кизильском р-не, окрестности пос. Ждановский, как и остальные исследованные местообитания *C. amaryllis*, рассматриваемые далее, располагается в пределах Зауральского пенеплена. Согласно схеме ботанико-географического районирования Челябинской обл., данная территория включена в Магнитогорско-Приуральский степной район степной зоны, для которого характерен холмисто-увалистый рельеф. Исходным типом степей данного района являются разнотравно-ковыльные и луговые степи, которые в настоящее время почти полностью распаханы и заняты посевами и залежами (Куликов, 2005). Растительные сообщества на вершине и по склонам горы представлены петрофитными степями. Мы не проводили специального ботанического исследования растительности горы Чека, но были исследованы степные фитоценозы мелкосопочника в долине р. Урал у с. Грязнушенское, удаленного от горы Чека на 5 км. В связи с тем, что рассматриваемые территории являются частями одного геоморфологического образования и находятся в одном ботанико-географическом районе, их растительность сходна в значительной степени. Пологие склоны и выровненные участки у подножия склонов заняты разнотравно-лессинговоковыльными, залесскоковыльно-тырсовыми степями, наиболее распространены разнотравно-типчаковые степи. В большинстве степных сообществ встречаются кустарники (в основном *Caragana frutex* и *Spiraea crenata*) с проективным покрытием 7–35%. В ложбинах отмечены остепненные луга с доминированием *Bromopsis inermis*, *Calamagrostis epigeios*. Также

встречаются заросли степных кустарников, где доминируют *Caragana frutex*, *Spiraea crenata*. По выходам горных пород на вершинах и склонах распространены петрофитные степи: холоднопопынно-типчаковые, петрофитноразнотравно-типчаковые.

Гора Чека является памятником природы, однако на склонах у подножия горы на прилегающих участках степи ведется выпас скота, сенокошение и регулярные палы сухой травы, кроме того, данная территория испытывает значительную рекреационную нагрузку из-за регулярного посещения туристами.

Согласно данным П.Ю. Горбунова, на южном склоне горы Чека обитает локальная, но достаточно многочисленная (около 5–10 особей на участке 10×10 м) популяция *C. amaryllis* (http://igz.ilmeny.ac.ru/RED_BOOK). По нашим наблюдениям, численность этой популяции стабильна, мы отлавливали и фотографировали имаго по склонам горы Чека с 5 по 11 июня 2010 г. (48 ♂♂, 3 ♀♀).

Третья локальная популяция *C. amaryllis* была обнаружена на территории Шелудивых и Ущельных гор (наибольшая высота 423 м над ур. моря) в окрестностях пос. Сухтелинский Верхнеуральского р-на. Согласно схеме ботанико-географического районирования Челябинской обл. (Куликов, 2005), данная территория относится к району степей и островных боров Урало-Тобольского водораздела степной зоны, для которого характерен холмисто-равнинный, довольно сильно расчлененный рельеф. По северным и северо-западным склонам гор встречаются небольшие по площади березовые леса с остепненным травяным покровом. В верхних частях щебнистых склонов южных экспозиций и по скальным выходам развиты петрофитноразнотравно-холоднопопынные степи. Наибольшее распространение на данной территории имеют разнотравно-залесскоковыльные и пустынноовсецовые степи. У подножия северных склонов встречаются остепненные луга с доминированием *Calamagrostis epigeios*, *Fragaria viridis*. Этот небольшой по площади (2500 га) экологический изолят окружен распаханными полями. Мы отлавливали имаго *C. amaryllis* (34 ♂♂, 3 ♀♀) с 8 по 10 июня 2012 г.

Четвертая локальная популяция *C. amaryllis* обнаружена в окрестностях дер. Варшавка Брединского р-на. Здесь численность вида, вероятно, невелика, это самая малочисленная из обнаруженных популяций. Единичные особи отмечены нами в степи у березовых колков (5 ♂♂, 1 ♀) с 5 по 7 июня 2012 г. Данная территория характеризуется холмисто-равнинным рельефом (наибольшая высота 311 м над ур. моря) и относится к району степей и островных боров Ура-

ло-Тобольского водораздела степной зоны. Пологие склоны невысоких холмов заняты лессинговоковыльными, залесскоковыльными, чаще разнотравно-типчаковыми степями. По неглубоким ложбинам на склонах встречаются кустарниковые степи: клубнично-залесскоковыльные, пустынноовсецово-узколиственноковыльные с раkitником русским. В верхних частях склонов обычны небольшие по площади фрагменты солонцеватых типчаково-лерхопопынных степей. Эта территория также является экологическим изолятом, окруженным распаханнами полями. Близость населенных пунктов обуславливает наличие интенсивного выпаса.

В 2013 г. попытка обнаружения *C. amaryllis* в окрестностях г. Троицк на территории соснового бора Золотая Сопка, к сожалению, не увенчалась успехом. Имеющиеся в литературе (Лагунов и др., 2006) указания на обитание здесь данного вида нашими данными пока не подтверждены.

Для сравнения и проведения геоботанической и ландшафтно-географической оценки изученных местообитаний была выбрана территория (хребет Нурали), на которой вид *C. amaryllis* не обнаружен, но которая характеризуется некоторыми особенностями. Это гористая территория, расположенная недалеко (100 км севернее) от Леоновских и Ущельных гор, относится к подзоне северной лесостепи, и здесь была обнаружена многочисленная популяция другого вида рода *Coenonympha*, приуроченного к степным сообществам, – *C. leander*.

Хребет Нурали, расположенный в Учалинском р-не Республики Башкортостан, имеет протяженность около 15 км в северо-северо-восточном направлении (наибольшая высота 752 м над ур. моря), согласно современному ботанико-географическому районированию Республики Башкортостан, находится в Учалинском лесостепном районе восточного склона и предгорий Южного Урала (Определитель..., 1988). Рельеф характеризуется значительной расчлененностью, наблюдается быстрая смена формы, крутизны и экспозиции склонов, что обуславливает высокую комплексность растительности. Склоны северных экспозиций заняты сосново-лиственничными и сосновыми лесами. На вершинах и каменистых взлобках крутых склонов южных экспозиций развиты петрофитные степи – разнотравно-типчаковые, мордовниково-типчаковые, тимьянниковые. Широко распространены разнотравно-пустынноовсецовые и разнотравно-перистоковыльные степи. Реже встречаются залесскоковыльные сообщества, кустарниковые степи и заросли степных кустарников, в основном с

доминированием *Spiraea hypericifolia* L. Географические координаты изученных местообитаний, средние даты начала безморозного периода и его длительность приведены согласно данным «Климатического атласа СССР» (1960), а среднемноголетние параметры температуры и количества осадков – по данным <http://meteo.ru/climate/> (табл. 1). В качестве интегрального показателя климата использовали индекс аридности Де Мартона (I), отражающий соотношение

$$I = \frac{P}{(T + 10)},$$

где P – среднемноголетнее количество осадков, T – среднемноголетняя температура для данной местности. Важными характеристиками сообществ являются виды-доминанты преобладающих степных фитоценозов и степень испытываемой антропогенной нагрузки.

Видовой состав злаковых и осоковых, характерных для степных фитоценозов изученных сообществ, приведен в табл. 2. Полученные данные были обработаны методом кластерного анализа. Климатические показатели и данные по антропогенной нагрузке (табл. 1) анализировали на основе расчета эвклидовых дистанций. Для сравнения степных фитоценозов по видам-доминантам (табл. 1) и видовому составу злаковых и осоковых (табл. 2) рассчитывали индекс Жаккара. В работе использовали пакеты прикладных программ PAST (Hammer et al., 2001) и Statistica 5.5 (StatSoft, Inc.). Полученные результаты представлены на рис. 2. По составу видов злаковых и осоковых фитоценозы анализируемых территорий группируются в два кластера. Первый кластер объединяет лесостепные сообщества (хребет Нурали и Леоновские горы), второй – степные (рис. 2, А). В целом по видовому составу растений этих семейств все изученные местообитания в достаточной степени сходны (значения индекса Жаккара варьируют в пределах от 0,61 до 0,85). Анализ видового состава доминантов преобладающих степных фитоценозов также свидетельствует о значительном сходстве сообществ хребта Нурали и Леоновских гор (рис. 2, Б), однако фитоценозы исследованных местообитаний отличаются значительным своеобразием. Значения индекса Жаккара при сравнении состава доминантов преобладающих степных фитоценозов Ущельных гор, горы Чека, и окрестностей дер. Варшавка находятся в пределах 0,20–0,38.

Значительное своеобразие и обособленность территории хребта Нурали обнаружено при анализе комплекса климатических показателей (рис. 2, В). Вероятно, более влажный климат данной территории является препятствием для распространения *C.*

Таблица 1

Климатические, ландшафтно-географические и геоботанические показатели изученных лесостепных и степных сообществ

Номер показателя	Показатель	Хребет Нурали	Леоновские горы	Ущельные горы	Дер. Варшавка	Гора Чека
1	Зона	Лесостепная		Степная		
2	Подзона	Северной лесостепи	Южной лесостепи	Ковыльно-разнотравных степей		
3	Ботанико-географический район	Учалинский лесостепной район восточного склона и предгорий Южного Урала	Южной лесостепи Зауральского пенеппена	Степей и островных боров Урало-Тобольского водораздела		Магнитогорско-Приуральский степной
4	Координаты местности (с.ш.; в.д.)	54°44'60''; 59°40'00''	53°55'24''; 59°01'49''	53°55'44''; 60°00'10''	52°49'48''; 60°36'51''	52°34'45''; 59°06'08''
5	Среднегодовая температура воздуха, °С	0,4	1,0	0,7	0,7	1,3
6	Средняя дата начала безморозного периода	1.06	1.06	1.06	21.05	21.05
7	Средняя длительность безморозного периода, дн.	105	105	105	120	120
8	Среднегодовое количество осадков, мм	535,9	317,1	361,1	334,4	313,3
9	Индекс аридности	51,53	28,8	33,7	31,3	27,7
10	Антропогенная нагрузка в целом	умеренная	слабая	сильная	умеренная	сильная
11	Выпас	++	+	+++	++	++
12	Распашка	—	+	++	++	++
13	Рекреационная нагрузка	++	+	++	++	+++
14	Доминанты преобладающих степных фитоценозов	<i>Echinops crispus</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Helictotrichon desertorum</i> , <i>Stipa zalesskii</i> , <i>Stipa pennata</i> , <i>Thymus bashkiriensis</i>	<i>Echinops crispus</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Fragaria viridis</i> , <i>Helictotrichon desertorum</i> , <i>Stipa zalesskii</i>	<i>Artemisia frigida</i> , <i>Festuca rupicola</i> , <i>Fragaria viridis</i> , <i>Helictotrichon desertorum</i> , <i>Stipa zalesskii</i>	<i>Artemisia lerchiana</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Stipa lessingiana</i> , <i>Stipa tirsata</i> , <i>Stipa zalesskii</i>	<i>Artemisia frigida</i> , <i>Festuca rupicola</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>Stipa lessingiana</i> , <i>Stipa zalesskii</i>
15	Состав таксоцены сenniц <i>Coenonympha</i>	<i>arcania</i> , <i>leander</i> , <i>glycerion</i> , <i>pamphilus</i>	<i>arcania</i> , <i>leander</i> , <i>glycerion</i> , <i>pamphilus</i> <i>amaryllis</i>	<i>leander</i> , <i>glycerion</i> , <i>pamphilus</i> <i>amaryllis</i>	<i>leander</i> , <i>glycerion</i> , <i>pamphilus</i> <i>amaryllis</i>	<i>leander</i> , <i>glycerion</i> , <i>pamphilus</i> <i>amaryllis</i>

Таблица 2

Злаки и осоки, встречающиеся в степных фитоценозах изученных сообществ

Вид	Хребет Нурали	Леоновские горы	Ущельные горы	Дер. Варшавка	Гора Чека
Осоки					
<i>Carex caryophylla</i> Latourr.	+	+	+	+	+
<i>Carex obtusata</i> Liljeb.		+	+		
<i>Carex pediformis</i> C.A. Mey.	+	+		+	
<i>Carex praecox</i> Schreb.	+	+	+	+	+
<i>Carex supina</i> Willd. ex Wahlenb.	+	+	+	+	+
Злаки					
<i>Agrostis vinealis</i> Schreb.				+	
<i>Agropyron kazachstanicum</i> (Tzvel.) Peschkova	+	+			+
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	+				
<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub	+	+	+	+	+
<i>Bromopsis riparia</i> (Rehm.) Holub				+	
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	+	+	+		
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	+	+	+	+	+
<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng			+		
<i>Elytrigia lolioides</i> (Kar. & Kir.) Nevski	+	+	+	+	+
<i>Elytrigia reflexiaristata</i> (Nevski) Nevski	+				
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	+	+			
<i>Festuca pseudodalmatica</i> Krajina	+	+ ¹			
<i>Festuca rupicola</i> Heuff.	+	+	+	+	+
<i>Festuca valesiaca</i> Gaudin	+	+	+	+	+
<i>Helictotrichon desertorum</i> (Less.) Nevski	+	+	+	+	+
<i>Helictotrichon schellianum</i> (Hack.) Kitag.	+	+	+	+	+
<i>Hierochloe arctica</i> C. Presl		+			
<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	+	+	+	+	+
<i>Koeleria sclerophylla</i> P. Smirn.					+*
<i>Melica transsilvanica</i> Schur					+
<i>Phleum phleoides</i> (L.) Karst.	+	+	+	+	+
<i>Poa angustifolia</i> L.	+	+	+	+	+
<i>Poa crispa</i> Thuill.					+
<i>Poa transbaicalica</i> Roshev.	+	+	+	+	+
<i>Setaria viridis</i> (L.) Beauv.					+
<i>Stipa capillata</i> L.	+	+	+	+	+
<i>Stipa dasyphylla</i> (Lindem.) Trautv.	+	+			
<i>Stipa korshinskyi</i> Roshev.				+	
<i>Stipa lessingiana</i> Trin. et Rupr.				+	+
<i>Stipa pennata</i> L.	+	+	+	+	+
<i>Stipa sareptana</i> A. Beck.					+
<i>Stipa tirsia</i> Stev.			+	+	+
<i>Stipa zalesskii</i> Wilensky	+	+	+	+	+
Злаки					
количество родов	11	11	10	9	13
количество видов	21	20	17	18	22
Осоки					
количество видов	4	5	4	4	3

*Вид указан по данным П.В. Куликова (2005).

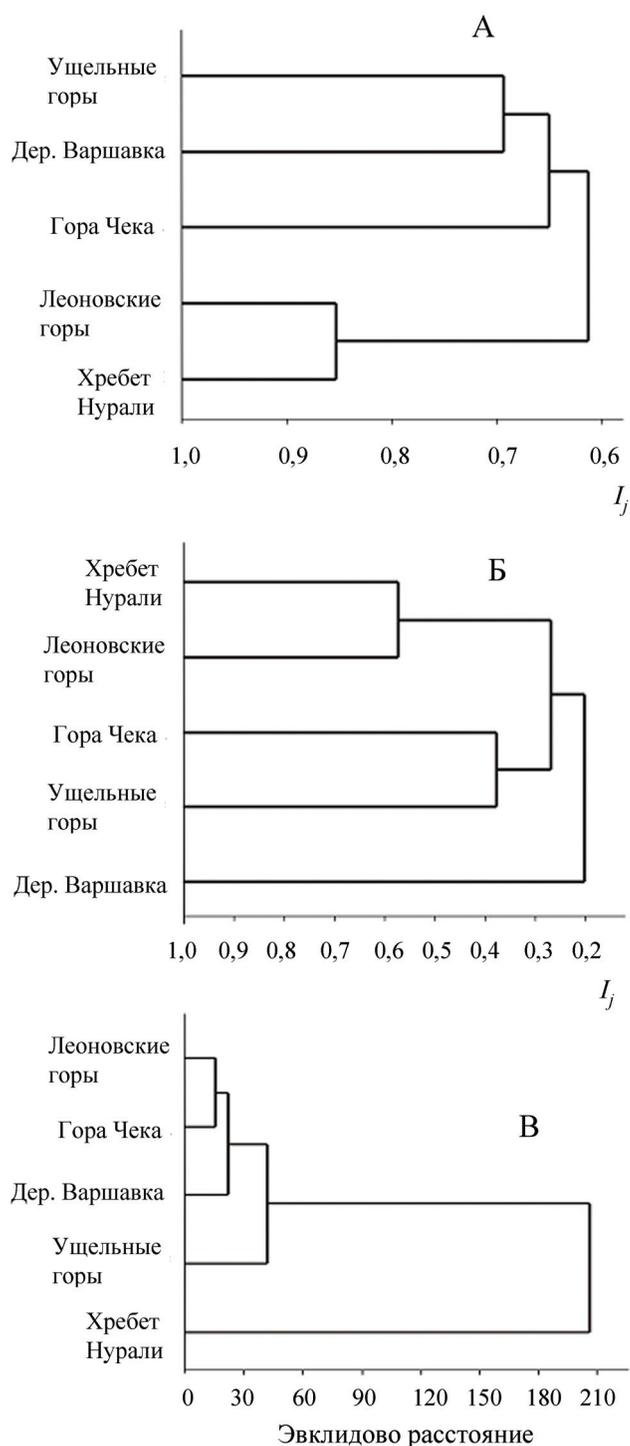


Рис. 2. Дендрограммы сходства изученных территорий на основе анализа видового состава злаковых и осоковых (А), видов-доминантов растений преобладающих степных фитоценозов (Б) и комплекса климатических показателей (В)

amaryllis, несмотря на наличие пригодных степных фитоценозов. Полученный результат свидетельствует

о большей ксерофильности *C. amaryllis* по сравнению с *C. leander*. Северная граница распространения *C. amaryllis* на Южном Урале ограничена 54° с.ш., в то время как *C. leander* продвигается вслед за степными сообществами до 56° с.ш., обитая в условиях аazonальной Месягутовской лесостепи на территории республики Башкортостан.

Таким образом, сибирско-монгольский степной вид *Coenonympha amaryllis* (Stoll, 1782) на северо-западном крае ареала обитает в виде изолированных островных популяций на территории Челябинской обл. Почти все обнаруженные местообитания *C. amaryllis* приурочены к степной зоне и располагаются в пределах Зауральского пенеplена, значительная протяженность степной зоны с севера на юг обуславливает ксерофитизацию степной растительности, что проявляется и в смене доминантов степных фитоценозов. Так, в наиболее южных местообитаниях (гора Чека и окрестности дер. Варшава) среди доминантов, преобладающих по площади степных фитоценозов, уже нет такого мезофильного вида как *Fragaria viridis*, а кроме широко распространенных, достаточно мезофильных видов ковылей, в качестве доминанта выступает ксерофит *Stipa lessingiana*.

Все местообитания рассматриваемого вида, кроме Леоновских гор, характеризуются небольшой площадью и являются экологическими изолятами, располагаясь в пределах Зауральского пенеplена, где высокая сельскохозяйственная освоенность территории определяет существование степной растительности только на неудобьях, где она подвергается активному выпасу. Леоновские горы, являясь наиболее восточными отрогами Уральских гор, в своей восточной части граничат с массивом невысоких хребтов, уходящих на территорию Республики Башкортостан. В настоящее время растительность этой территории испытывает незначительное антропогенное воздействие, а горный рельеф препятствует уничтожению степей путем распашки. Очевидно, продвижению на север *C. amaryllis* препятствует не отсутствие пригодных ненарушенных степных сообществ, а постепенное закономерное изменение климатических факторов, которые оказывают решающее значение при расширении ареала вида.

Благодарим наших коллег М.П. Золотарева, Т.К. Тунову, Т.С. Ослину, П.В. Рудоискателя, Ю.М. Чибиряка за помощь и участие в полевых экспедиционных работах в разные годы на территории Челябинской обл.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бутлеров А. Дневные бабочки Волго-Уральской фауны. Казань. 1848. 60 с.
- Горбунов П.Ю., Ольшванг В.Н., Лагунов А.В., Мигранов М.Г., Габидуллин А.Ш. Дневные бабочки Южного Урала. Препринт. Екатеринбург, 1992. 132 с.
- Захарова Е.Ю. Фенотипическая изменчивость урало-сибирских популяций сеницы *Coenonympha amaryllis* (Stoll, 1782) // Экология. 2012. № 2, С. 143–149.
- Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург, 2005. 537 с.
- Куликов П.В., Золотарева Н.В. Флора и растительность проектируемого природного парка Леоновские горы (Челябинская область) // Степи Северной Евразии: Матлы V междунар. симпоз. Оренбург, 2009. С. 417–420.
- Климатический атлас СССР. М., 1960. Т. 1. 182 с.
- Красная книга Челябинской области: Животные, растения, грибы / Министерство по радиационной и экологической безопасности Челябинской области, Ин-т экологии растений и животных УрО РАН. Екатеринбург, 2005. 450 с.
- Лагунов А.В., Вейсберг Е.И., Захаров В.Д., Куликов П.В., Чичков Б.М. Особо охраняемые природные территории лесостепной зоны Челябинской области // Степи и лесостепи Зауралья: материалы к исследованиям. Тр. Музея-заповедника Аркаим. Челябинск, 2006. С. 97–131.
- Львовский А.Л., Моргунов Д.В. Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы. М., 2007. 443 с.
- Мигранов М.Г. Булавоусые чешуекрылые Башкирии: определитель. Уфа, 1991. 132 с.
- Определитель высших растений Башкирской АССР / Ю.Е. Алексеев, Е.Б. Алексеев, К.К. Габбасов и др. М., 1988. 316 с.
- Татаринова А.Г., Горбунов П.Ю. Структура и пространственная организация фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Урала // Зоол. журн. 2014. Т. 93. № 1. С. 108–128.
- Anikin V.V., Sachkov S.A., Zolotuhin V.V. «Fauna lepidopterologica Volgo-Uralensis» 150 years later: changes and additions. Part 1. Rhopalocera (Insecta, Lepidoptera) // Atalanta. 1993. 24 (1/2). P. 89–120.
- http://igz.ilmeny.ac.ru/RED_BOOK/m_jiv_nasekomie_cheshuekril_sennitsa_amarallis_01.html
- <http://meteo.ru/climate/>
- Lukhtanov V., Lukhtanov A. Die Tagfalter Nordwestasiens. Herbiopoliana. 1994. Band 3. 440 S.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Paleontologia Electronica 2001. 4(1). 9 pp.

Поступила в редакцию 01.03.14

DISTRIBUTION AND LANDSCAPE-BIOTOPICAL DIVERSIFICATION OF LOCAL POPULATIONS OF THE HEATH *COENONYMPHA AMARYLLIS* (STOLL, 1782) (LEPIDOPTERA: SATYRIDAE) ON THE NORTH-WESTERN BOUNDARY OF THE RANGE

E.Yu. Zakharova, N.V. Zolotareva, M.V. Chibiryak

Siberian-Mongolian steppe species *Coenonympha amaryllis* (Stoll, 1782) on the north-western boundary of the range was found as isolated island populations in the Chelyabinsk region. The northern boundary of *C. amaryllis* in the Southern Urals is limited by 54° N, while *C. leander* was found in the steppe communities to 56° N. Apparently, the barrier for moving to the north of *C. amaryllis* is not the absence of suitable undisturbed steppe communities, but the gradual climatic factors changes.

Key words: insular local populations, range border, Siberian and Mongolian species, *Coenonympha*, steppe plant communities, climatic factors.

Сведения об авторах: Захарова Елена Юрьевна – ст. науч. сотр. лаборатории эволюционной экологии Института экологии растений и животных УрО РАН, канд. биол. наук (zakharova@ipae.uran.ru); Золотарева Наталья Валерьевна – ст. науч. сотр. лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты Института экологии растений и животных УрО РАН, канд. биол. наук; Чибиряк Михаил Владимирович – ст. науч. сотр. лаборатории эволюционной экологии Института экологии растений и животных УрО РАН, канд. биол. наук.

УДК 595.351.6

К ФАУНЕ ГЛУБОКОВОДНЫХ УСОНОГИХ РАКОВ (CIRRIPEDIA, THORACICA) ЮЖНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

О.П. Полтаруха

Исследованы ранее не определенные усоногие раки (Cirripedia Thoracica), собранные с глубин 225–7000 м в южной части Тихого океана в ходе 4-го и 34-го рейсов НИС «Академик Курчатов», 18-го рейса НИС «Профессор Штокман», 15-го рейса НИС «Профессор Месяцев» и 16-го рейса НИС «Дмитрий Менделеев». В девяти исследованных пробах определены следующие виды: *Gibbosaverruca gibbosa*, *Metaverruca recta*, *Poecilasma crassa*, *P. kaempferi kaempferi*, *Smilium acutum*. В статье приведены их рисунки и описания в сравнении с литературными данными. Полученные результаты расширяют ареал и вертикальные границы обитания ряда видов, дополняют сведения по их морфологии.

Ключевые слова: усоногие раки, глубоководная фауна, южная часть Тихого океана.

Материалом для данной статьи послужили ранее не определенные коллекции усоногих раков, собранные несколькими советскими экспедициями в южной части Тихого океана в районе, ограниченном 20 и 60° ю.ш., главным образом у берегов Чили и в Тасмановом море. Фауне усоногих раков этих частей Тихого океана посвящен ряд публикаций. Из работ по усоногим ракам прибрежных вод Чили можно назвать статью, подготовленную по результатам экспедиции Лундского университета 1948–1949 гг. (Nilsson-Cantell, 1957), хотя в этом исследовании очень мало материалов по батинальной фауне обсуждаемой группы. Существуют также несколько работ по усоногим ракам хребта Наска, расположенного вблизи берегов Чили (Зевина, 1983; 1990; Zullo, Newman, 1964), а также статья, посвященная стебельчатым усоногим ракам юго-восточной Пацифики (Zevina, 1972). Из работ, посвященных усоногим ракам батинии юго-западной части Тихого океана, можно отметить несколько публикаций, основанных на материале из района Новой Зеландии (Зевина, 1981б; Foster, 1981), в том числе монографию (Foster, 1978), а также работу, посвященную гидротермальным усоногим ракам (Buckeridge, 2000). Заслуживают внимания еще две статьи, посвященные *Verrucomorpha* юго-западной части Тихого океана (Buckeridge, 1994; 1997), а также большая статья по низшим *Balanomorpha* этого района (Jones, 2000).

Цель нашей работы состояла в том, чтобы изучить указанные выше коллекции, дополнив полученными данными уже имеющиеся сведения о фауне глубоководных усоногих раков южной части Тихого океана.

Ниже приведена краткая характеристика станций, а также описания найденных в исследованных пробах усоногих раков. Систематическое положение обсуждаемых видов дано в соответствии с работами Ньюмана (Newman, 1996) и Янга (Young, 2002b).

Краткая характеристика станций

НИС «Академик Курчатов», рейс 4, станция 243, 24.IX 1968, 24°27'3" S, 70°47'3" W, 1200 м, *Gibbosaverruca gibbosa* (Hoek, 1883) – 13 экз.

НИС «Академик Курчатов», рейс 4, станция 244, 10.IX 1968, 23°26'6" S, 71°24'6" W, 7000 м, *Gibbosaverruca gibbosa* (Hoek, 1883) – 1 экз.

НИС «Академик Курчатов», рейс 4, станция 265, 10.IX 1968, 32°12'0" S, 71°45'0" W, 760 м, *Gibbosaverruca gibbosa* (Hoek, 1883) 3 экз.

НИС «Академик Курчатов», рейс 34, станция 3587, 22.II 1982, банка Месяцева, 21°29'7" S, 81°41'7" W, 320 м, на лангусте, *Poecilasma crassa* (Gray, 1848) – несколько десятков экземпляров, *Poecilasma kaempferi kaempferi* Darwin, 1851 – несколько десятков экземпляров.

НИС «Профессор Штокман», рейс 18, станция 1867, 21.IV 1987, Банка Эклиптика, 22°06' S, 81°17' W, 225–235 м, на лангусте, *Poecilasma crassa* (Gray, 1848) – несколько десятков экземпляров.

НИС «Профессор Месяцев», рейс 15, 27.VIII 1984, банка Месяцева, 21°28' S, 81°42' W, 925–330 м, на лангусте, *Poecilasma crassa* (Gray, 1848) – несколько десятков экземпляров.

НИС «Дмитрий Менделеев», рейс 16, станция 1245, 29.XII 1975, Тасманово море, 30°25' S, 161°48'

Е, 1210 м, *Metaverruca recta* (Aurivillius, 1898) – 1 экз., *Smilium acutum* (Hoek, 1883) – 1 экз.

НИС «Дмитрий Менделеев», рейс 16, станция 1255, 01.I 1976, 29°46',6" S, 161°58' E, 500 м, *Metaverruca recta* (Aurivillius, 1898) – 1 экз.

НИС «Дмитрий Менделеев», рейс 16, станция 1315, 13.II 1976, 59°56' S, 158°46' E, 2030–2190 м, *Metaverruca recta* (Aurivillius, 1898) – 1 экз.

Описания найденных видов

Отряд Pedunculata Lamarck, 1818
 Подотряд Lepadomorpha Pilsbry, 1916
 Семейство Poecilasmatidae Annandale, 1909
 Род *Poecilasma* Darwin, 1852
Poecilasma crassa (Gray, 1848)
Anatifa crassa Gray, 1848: 44, pl. 3, figs. 5, 6.
 Синонимы см. *Poecilasma crassa* Young, 2001: 715–720, figs. 6–9.

Описание (рис. 1). Головка округлой формы, вздутая. Скutum крупный, округлый, сильно выпуклый, с хорошо заметными линиями роста и радиальной исчерченностью. Внутренний пупковый зуб отсутствует. Тергум очень небольшой, узкий. Карина узкая, с небольшим зубовидным отростком в нижней части. Стебелек короткий, составляет меньше половины длины головки, голый, с кольцевидными складками.

Ротовые органы. Лабрум вогнутый, покрыт зубцами и щетинками. Лабильные щупики конические

с заостренными верхушками, несут щетинки. Мандибула четырехзубая с коротким пильчатым нижним углом. Нижние стороны всех зубов, как правило, также пильчатые. Максилла I разделена выемкой на две части. Верхняя часть несет пару крупных и несколько мелких зубов. Нижняя часть заметно выступает вперед и несет тонкие зубцы средней длины. Максилла II округлая, со слабо выраженной вырезкой, покрыта щетинками.

Число члеников усоножек:

I	II	III	IV	V	VI
9/10	12/14	15/16	18/18	19/20	20/20

Каудальные придатки короткие, одночленистые, с пучком щетинок на конце и короткими шипиками вдоль переднего и заднего края.

Распространение. Обнаружен на глубинах 25–1386 м. Поселяется на крупных декаподах в тропических и субтропических водах (от 45° с.ш. до 40° ю.ш.). Известен из Мексиканского залива, районов Азорских, Канарских островов, островов Зеленого Мыса, Мадейры, Гвинейского залива, прибрежных вод Южной Африки, Сомали, района Маскаренских островов, Филиппин, прибрежных вод Перу и Чили, т.е. данный вид характеризуется циркумтропическим распространением (Young, 2001). Указанные в настоящей работе нахождения расположены в пределах известного ареала обсуждаемого вида.

Обсуждение. У исследованных в настоящей работе особей *P. crassa* гребень скутама, идущий от его пупка к вершине, был развит сравнительно слабо, тогда как особи данного вида из северо-восточной Атлантики (Young, 2001) характеризовались отчетливо выраженным подобным гребнем. В остальном исследованные особи данного вида морфологически сходны с описанными в литературе (Зевина, 1982; Young, 2001).

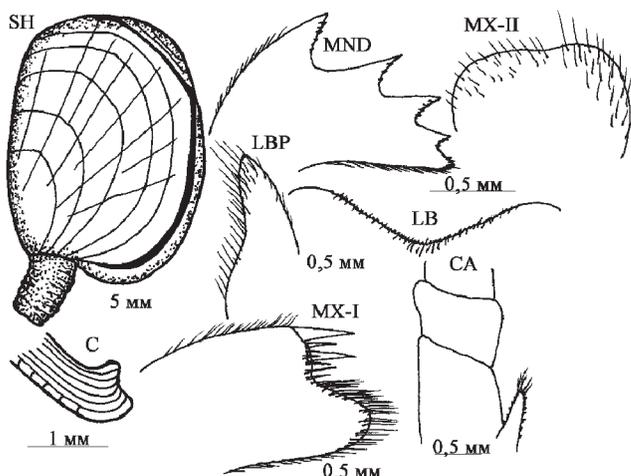


Рис. 1. *Poecilasma crassa* (Gray, 1848). Обозначения: SH – внешний вид животного сбоку; SHM – вид животного со стороны подвижных скутама и тергума; SHF – вид животного со стороны неподвижных скутама и тергума; C – нижняя часть карины сбоку; SC-IN – скutum изнутри; T-IN – тергум изнутри; SC-EX – скutum снаружи; T-EX – тергум снаружи; LB – лабрум; LBP – лабиальный щупик; MND – мандибула; MX-I – максилла I; MX-II – максилла II; CA – каудальный придаток

Poecilasma kaempferi kaempferi Darwin, 1851
Poecilasma kaempferi Darwin, 1852: 102, pl. II, fig. 1.

Синонимы см. *Poecilasma kaempferi kaempferi* Зевина, 1982: 98, рис. 86а-и; *Poecilasma kaempferi kaempferi* Chan et al., 2009: 30–32, figs. 23–25.

Poecilasma kaempferi Зевина, Шрейдер, 1992: 40; Шрейдер, 1994: 159; Foster, Buckeridge, 1995: 166, fig. 1B; Poltarukha, Zevina, 2006b: 169–170, fig. 9; Полтаруха, 2010: 26–27, рис. 2; Kim, 2011: 34–36, fig. 18. *Poecilasma kaempferi kaempferi* Полтаруха, 2012: 32–33, рис. 4

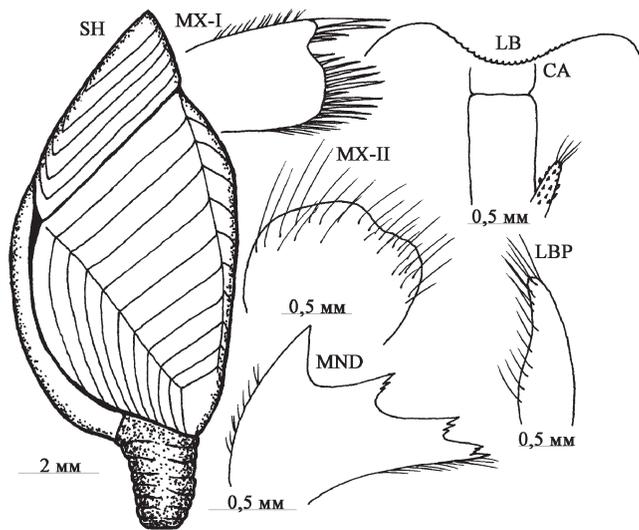


Рис. 2. *Poecilasma kaempferi kaempferi* Darwin, 1851 (обозначения см. в подписи к рис. 1)

Описание (рис. 2). Головка уплощенная, яйцевидной формы. Таблички белые, на них заметны линии роста и в ряде случаев тонкая радиальная исчерченность. На скутуме хорошо различим гребень, проходящий от пупка к вершине. Имеется также сравнительно слабо различимый гребень, проходящий от пупка к терго-каринальному углу. Каринальный и сочленовный края скутума выпуклые, тергальный – прямой. С внутренней стороны на месте пупка заметен довольно крупный зуб и базальное ребро округлой формы. Тергум четырехугольный. Карина довольно короткая и узкая, несколько расширяется в нижней части, равномерно изогнута. Ножка голая, короче половины длины головки.

Ротовые органы. Лабрум вогнутый, несет мелкие треугольные зубцы, щетинки отсутствуют. Лабиальные щупики заостренные, покрыты щетинками. Мандибула четырехзубая, ее нижняя часть укорочена. Второй, третий и четвертый зубы незначительно расщеплены. Максилла I разделена неглубокой, но широкой вырезкой на верхнюю часть с парой крупных и двумя-тремя мелкими зубами, а также немного выступающую вперед нижнюю часть с зубами среднего размера. В вырезке могут находиться несколько мелких зубцов. Максилла II округлая, с небольшой выемкой, несет щетинки.

Число члеников усоножек:

I	II	III	IV	V	VI
11/11	16/17	18/20	24/25	24/25	26/27

Каудальные придатки одночленистые, в длину достигают примерно 1/3 базального членика усоножек VI пары, несут щетинки.

Распространение. Поселяется на крупных декаподах у берегов Западной Африки, Японии и в южной части Тихого океана, 126–1885 м, (Зевина, 1982), т.е. для данного района этот вид уже указывался. Некоторые авторы (Chan et al., 2009; Kim, 2011) считают обсуждаемый вид космополитом тропических и субтропических вод Мирового океана.

Обсуждение. К настоящему времени не существует общепринятого взгляда на систему комплекса видов или подвидов *Poecilasma kaempferi*. Известны многочисленные формы, незначительно отличающиеся морфологическими признаками (Зевина, 1982 и др.; Darwin, 1852; Gruvel, 1902; Pilsbry, 1907; Annandale, 1909). Эти формы в последнее время чаще рассматриваются как самостоятельные виды (Young, 1998a, 1998b; 1999; 2001; Chan et al., 2009), хотя некоторые авторы (Foster, Buckeridge, 1995) рассматривают их как экологические формы *Poecilasma kaempferi*. Поскольку четких диагностических признаков предложено не было, для определения использовался ключ, разработанный Г.Б. Зевинной (1982), согласно которому исследованные особи относятся к *Poecilasma kaempferi kaempferi*.

Подотряд Scalpellomorpha Newman, 1987

Семейство Calanticidae Zevina, 1987

Род *Smilium* Gray, 1825

Smilium acutum (Hoek, 1883)

Scalpellum acutum Hoek, 1883: 80, pl. III, fig. 19, pl. VIII, fig. 12.

Синонимы см. *Smilium acutum* Зевина, 1981a: 82–83, рис. 54; Chan et al., 2009: 80–82, figs. 66–68.

Smilium acutum Foster, Buckeridge, 1995: 166–167, fig. 1C; Young, 1998a: 35; 2001: 727; 2002a: 336–337, fig. 23; Полтаруха, 2010: 30–31, рис. 7.

Описание (рис. 3). Головка плоская, удлиненной формы, таблички гладкие. Тергум треугольной формы, вытянутый, с заметно изогнутой верхушкой. Сочленовная сторона выпуклая. Скутум четырехугольный, по форме напоминает параллелограмм. Карина сравнительно короткая и узкая. Боковые стороны практически отсутствуют, пупок верхушечный. Верхняя латералия трапецевидной формы, крупная, пупок верхушечный. Рострум довольно крупный, ромбовидной формы со сглаженными углами, пупок верхушечный. Ростролатералия отсутствует. Средняя латералия заметно короче рострума, треугольной формы, пупок верхушечный. Каринолатералия ромбовидная, пупок верхушечный. Субкарина треугольная, относительно некрупная. Стебелек за-

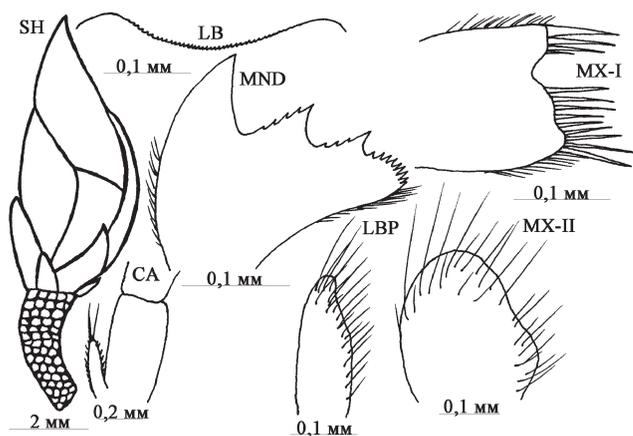


Рис. 3. *Smilium acutum* (Hoek, 1883) (обозначения см. в подписи к рис. 1)

метно короче головки, относительно узкий, покрыт небольшими чешуйками округлой формы.

Ротовые органы. Лабрум вогнутый, несет мелкие зубцы, без щетинок. Лабиальные щупики с округлыми верхушками, покрыты щетинками. Мандибула с тремя зубами, второй и третий зубы пильчатые по верхнему краю. Нижний угол широкий, закругленный, несет много мелких зубцов. Максилла I с хорошо различимой широкой выемкой. Расположенная выше выемки часть несет парные крупные и несколько мелких зубов. Нижняя часть максиллы I несколько выступает вперед, несет зубцы среднего размера. Максилла II со слабо выраженной выемкой, покрыта щетинками.

Число члеников усоножек:

I	II	III	IV	V	VI
9/12	11/14	14/15	15/16	16/16	16/16

Каудальные придатки одночленистые, около половины длины базального сегмента усоножек VI пары, несут щетинки.

Распространение. Известен с глубин 61–2480 м. из Аденского залива, Андаманского моря, вод Малайского архипелага, островов Кермадек, Новой Зеландии, Японии, прибрежных районов Португалии (Зевина, 1981a), вод Западной Европы, прибрежья Марокко, Азорских островов, Мадейры (Foster, Buckeridge, 1995; Young, 1998a), экваториальных вод Восточной Атлантики (Полтаруха, 2010), Тайваня (Chan et al., 2009). Таким образом, обсуждаемый вид уже указывался для данного района. Существует мнение (Foster, 1978; Chan et al., 2009), что *S. acutum* является космополитом тропических и субтропических вод Мирового океана.

Обсуждение. Исследованный экземпляр в целом сходен с описанными в литературе (Foster, 1978; Зевина, 1981a; Chan et al., 2009; Полтаруха, 2010).

Отряд Sessilia Lamarck, 1818

Подотряд Verrucomorpha Pilsbry, 1916

Семейство Verrucidae Darwin, 1854

Род *Gibbosaverruca* Young, 2002

Gibbosaverruca gibbosa (Hoek, 1883)

Verruca gibbosa Hoek, 1883: 134–138, pl. VI, figs. 17, 18; pl. XI, figs. 5–9; pl. XII, figs. 1–5.

Синонимы см. *Gibbosaverruca gibbosa* Young, 2002b: 19.

Описание (рис. 4). Домик белый, на всех табличках хорошо заметны линии роста. Угол между плоскостью подвижных табличек и плоскостью основания домика превышает 45°. Подвижный тергум четырехугольной формы, крупнее подвижного скутума. На его внешней поверхности хорошо заметны три сочленовных гребня. Изнутри тергум плоский. Подвижный скутум треугольной формы с загнутой верхушкой, его основание примерно вдвое короче основания подвижного тергума. На внешней поверхности подвижного скутума видны три сочленовных гребня.

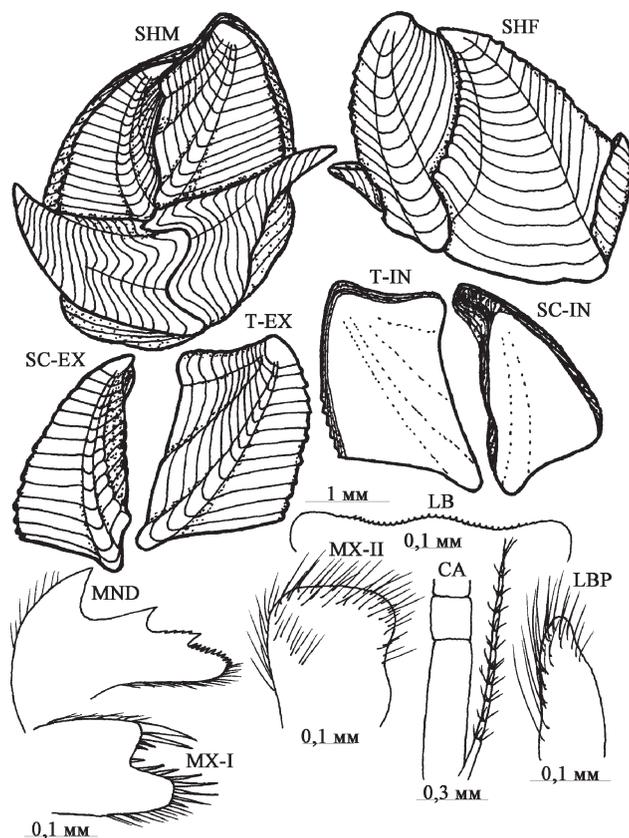


Рис. 4. *Gibbosaverruca gibbosa* (Hoek, 1883) (обозначения см. в подписи к рис. 1)

Изнутри подвижный скutum плоский. Неподвижный тергум несколько выше неподвижного скутума. Неподвижный скutum без миофора, треугольный, с клювовидной верхушкой. Верхушка карины несколько отогнута наружу. Карина с тремя сочленовными гребнями, размер которых уменьшается от верхушки карины к ее основанию. Рострум с тремя сочленовными гребнями, размер которых уменьшается от верхушки рострума к его основанию. Верхушка рострума несколько изогнута внутрь, уплощенная часть, обращенная к скутуму, отсутствует.

Ротовые органы. Лабрум несет мелкие зубцы и щетинки. Лабиальные щупики с закругленными концами, несут щетинки. Мандибула трехзубая, верхний край третьего зуба зазубрен. Нижний угол мандибулы закруглен, с мелкими зубцами по краю. Максилла I разделена широкой и глубокой вырезкой на две части. В верхней части расположена пара крупных и три мелких зуба. Нижняя часть максиллы I заметно выступает вперед и несет группу зубов среднего размера. Максилла II четырехугольная, с небольшой вырезкой, покрыта щетинками.

Число члеников усоможек:

I	II	III	IV	V	VI
12/12	9/13	16/18	21/22	24/25	30/32

Каудальные придатки примерно в полтора раза длиннее протоподита усоможек последней пары, состоят из 11 члеников.

Распространение. После ревизии *Verruca gibbosa* (Young, 2002b) единственным достоверным местонахождением обсуждаемого вида является его типовое нахождение, расположенное в юго-западной Атлантике (Hoek, 1883). Исследованные в данной работе материалы доказывают обитание *G. gibbosa* в юго-восточной части Тихого океана, а также увеличивают известную глубину его обитания до 7000 м.

Обсуждение. Впервые данный вид был описан из Южной Атлантики у берегов Аргентины (Hoek, 1883). В дальнейшем он был обнаружен на батимальных и абиссальных глубинах всех океанов. Последующая ревизия, однако, привела к выделению вместо прежнего вида *Verruca gibbosa* комплекса близких видов, которые были объединены в род *Gibbosaverruca* Young, 2002. При этом автор ревизии не обсуждает географическое распространение представителей рода *Gibbosaverruca*, ограничиваясь картой с указанием типовых находений видов данного рода. Не приводится также и синонимии для представителей рода *Gibbosaverruca*, за исключением первоописаний. По всей видимости, это связано с неполнотой

многих описаний, что не позволяет во многих случаях с уверенностью утверждать о каком именно виде *Gibbosaverruca* идет речь в данном описании. Таким образом, вопрос о географическом распространении *G. gibbosa* вновь требует решения. Исследованные экземпляры хорошо соответствовали описаниям данного вида (Hoek, 1883; Young, 2002b).

Род *Metaverruca* Pilsbry, 1916

Metaverruca recta (Aurivillius, 1898)

Verruca recta Aurivillius, 1898: 195.

Синонимы см. *Metaverruca recta* Young, 1998a: 52–54; 1998b: 35–38, fig. 23–25; Chan, 2009: 71, figs. 2E, 20.

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

Описание (рис. 5). Домик белого цвета, гладкий, относительно низкий. На всех табличках хорошо заметны тонкие линии роста. Оперкулярные таблички располагаются параллельно основанию домика. Подвижный тергум по форме близок к квадрату, значительно больше подвижного скутума. С внешней сто-

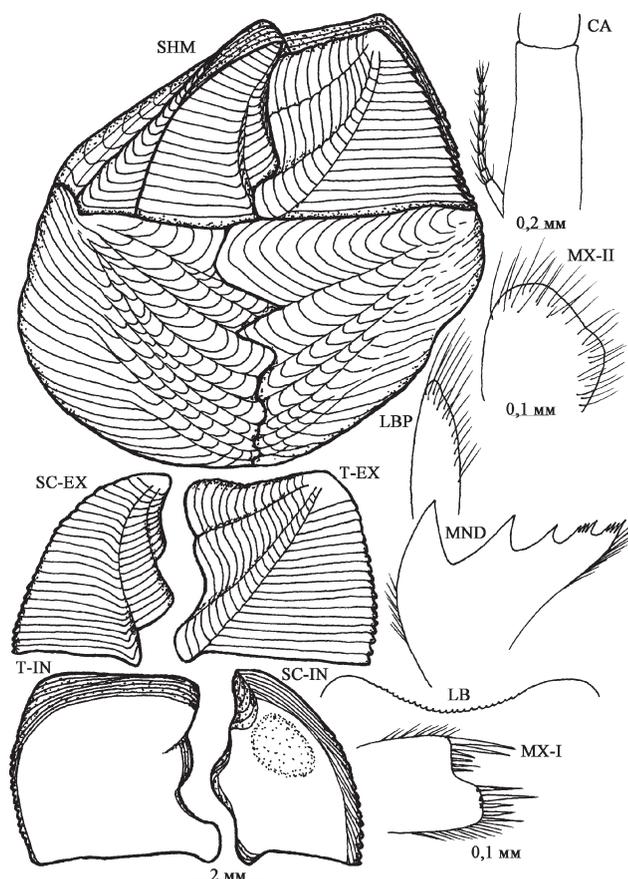


Рис. 5. *Metaverruca recta* (Aurivillius, 1898) (обозначения см. в подписи к рис. 1)

роны на подвижном тергуме видны три широких сочленовных гребня. С внутренней стороны подвижный тергум плоский. Подвижный скutum треугольный, с тремя сочленовными гребнями, верхушка чаще клювовидной формы. Неподвижный тергум несколько меньше неподвижного скутума. Неподвижный скutum треугольный, миофор крупный, хорошо развит. Карина и рострум примерно одинаковых размеров, с прямыми верхушками.

Ротовые органы. Лабрум вогнутый, несет небольшие треугольные зубцы. Лабиальные щупики не крупные, несут щетинки, верхушки щупиков округлые. Мандибула с тремя крупными зубами, нередко верхние края второго и третьего зубов пильчатые, но у исследованного в данной работе экземпляра это не наблюдалось. Нижний угол мандибулы несет группу мелких зубцов, у исследованного экземпляра несколько зубцов в средней части этой группы отсутствуют, образуя подобие выемки. Максилла I делится широкой вырезкой на две части. В верхней части находится пара крупных и несколько мелких зубцов. Нижняя часть максиллы I выступает вперед и несет группу зубов среднего размера. Максилла II бобовидной формы, разделена выемкой на две доли, покрытых щетинками.

Число члеников усоможек:

I	II	III	IV	V	VI
9/11	10/12	17/19	24/27	26/29	29/31

Каудальные придатки несколько короче протоподита усоможек VI пары, состоят из 7–10 члеников. У исследованного в данной работе экземпляра каудальные придатки были 8-членистые.

Распространение. Атлантика от южного побережья Исландии до 20° ю.ш., включая Карибское море, Индийский океан в районе Мадагаскара, Тихий океан от Южной Японии до Новой Зеландии и от Гавайских островов до Филиппин (Young, 1998b; 1999; Poltarukha, Zevina, 2006a), 160–2110 м (Buckeridge, 1994). Отмеченные в настоящей работе находки

M. recta расширяют ареал этого вида к югу, а также увеличивают максимально известную глубину его обитания.

Обсуждение. *M. recta* часто описывалась под разными названиями, ныне сведенными в синонимы – *Verruca sculpta* Aurivillius, 1898; *V. linearis* Gruvel, 1900; *V. magna* Gruvel, 1901; *V. halotheca* Pilsbry, 1907; *V. capsula* Hoek, 1913; *V. coraliophila* Pilsbry, 1916; *V. cookei* Rosell, 1989 (Buckeridge, 1994; Young, 1998b; 1999), чему способствовал, в частности, обширный и разделенный на части (Атлантика, Индийский океан вблизи Мадагаскара, восточная и отчасти центральная часть Тихого океана) ареал данного вида. Впрочем, дальнейшие исследования, возможно, покажут обоснованность выделения отдельных видов, ныне считающихся синонимами *M. recta*. Морфология исследованных в настоящей работе особей сходна с таковой экземпляров *M. recta* из других частей ареала (Полтаруха, 2013; Buckeridge, 1994; 1997; Young, 1998b; 1999; Poltarukha, Zevina, 2006a; Chan, 2009; Chan et al., 2009; 2010).

Таким образом, в исследованных пробах было найдено пять видов усоможек раков: *Gibbosaverruca gibbosa*, *Metaverruca recta*, *Poecilasma crassa*, *P. kaempferi kaempferi* и *Smilium acutum*. Большая часть отмеченных видов характеризуется циркумтропическим распространением, при этом описанные в статье виды уже указывались ранее для исследованного района. Для *M. recta* описанные в статье новые находки расширяют ареал к югу, а также увеличивают максимально известную глубину обитания. Новые находки *G. gibbosa* доказывают обитание этого вида в Тихом океане, а также значительно увеличивают глубину его обитания до ультраабиссальных глубин включительно, тогда как известные ранее достоверные местообитания данного вида находились в батили южной Атлантики. В целом результаты проделанного исследования расширяют наши знания по фауне усоможек раков южной Пацифики.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зевина Г.Б. Усомогие раки подотряда Lepadomorpha Мирового океана. Часть I. Семейство Scalpellidae. Л., 1981a. 407 с.
 Зевина Г.Б. Глубоководные усомогие раки (Cirripedia) района Австралии и Новой Зеландии // Труды Института океанологии. 1981b. Т. 115. С. 76–93.
 Зевина Г.Б. Усомогие раки подотряда Lepadomorpha Мирового океана. Часть II. Л., 1982. 223 с.

Зевина Г.Б. Усомогие раки с вершин подводных гор хребта Наска (Тихий океан) // Зоол. журн. 1983. Т. 62. Вып. 11. С. 1635–1642.
 Зевина Г.Б. Усомогие раки вершин гайтов хребтов Наска и Сала-и-Гомес // Тр. Института океанологии. 1990. Т. 124. С. 174–186.
 Зевина Г.Б., Шрейдер М.Ю. Новые виды усоможек раков (Cirripedia) Индийского океана // Зоол. журн. 1992. Т. 71. Вып. 10. С. 39–46.

- Полтаруха О.П.* Глубоководные усонogie раки (Cirripedia, Thoracica) экваториальных вод восточной Атлантики // Бюл. МОИП. Отдел биол. 2010. Т. 115. № 2. С. 25–33.
- Полтаруха О.П.* К глубоководной фауне усоногих раков (Cirripedia, Thoracica) западной части Индийского океана // Бюл. МОИП. Отдел биол. 2012. Т. 117. № 2. С. 29–42.
- Полтаруха О.П.* Усонogie раки (Cirripedia Thoracica), собранные в ходе 9-го рейса НИС «Академик Мстислав Келдыш» в экваториальной зоне Восточной Пацифики // Биология моря. 2013. Т. 39. № 1. С. 37–43.
- Шрейдер М.Ю.* Донные морские утолчки (Lepadomorpha) западной части Индийского океана // Труды Института океанологии. 1994. Т. 129. С. 156–164.
- Annandale N. An account of the Indian Cirripedia Pedunculata. Pt. I. Family Lepadidae (sensu stricto) // Mem. Ind. Mus., Calcutta. 1909. Vol. 2. N 2. P. 60–138.
- Aurivillius C.W.S.* Cirripèdes nouveaux provenant des Campagnes Scientifiques de S.A.S. le Prince de Monaco // Bull. Soc. Zool. France. 1898. Vol. 23. P. 189–198.
- Buckeridge J.S.* Cirripedia Thoracica: Verrucomorpha of New Caledonia, Indonesia, Wallis and Futuna Islands. Resultats des Campagnes Musorstom, Vol. 12 // Mém. Mus. National d'Histoire Naturelle. 1994. Vol. 161. P. 87–125.
- Buckeridge J.S.* Cirripedia Thoracica: New ranges and species of Verrucomorpha from the Indian and Southwest Pacific Ocean. Resultats des Campagnes Musorstom, V. 18 // Mém. Mus. National d'Histoire Naturelle. Paris. 1997. Vol. 176. P. 125–149.
- Buckeridge J.S.* *Neolepas osheai* sp. nov., a new deep-sea vent barnacle (Cirripedia: Pedunculata) from Brothers Caldera, south-west Pacific Ocean // New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research. 2000. Vol. 34. P. 409–418.
- Chan B.K.K.* Shallow water and deep-sea barnacles (Crustacea: Cirripedia: Thoracica) collected during the Philippine Pangalo 2005 Expedition, with description of two new species // The Raffles Bulletin of Zoology. 2009. Suppl. 20. P. 47–82.
- Chan B.K.K., Prabowo R.E., Lee K.-S.* Crustacean fauna of Taiwan: barnacles, volume I – Cirripedia: Thoracica excluding the Pyrgomatidae and Acastinae. Taiwan. 2009. 298 p.
- Chan B.K.K., Prabowo R.E., Lee K.-S.* North West Pacific deep-sea barnacles (Cirripedia, Thoracica) collected by the Taiwan expeditions, with descriptions of two new species // Zootaxa. 2010. Vol. 2405. P. 1–47.
- Darwin C.* A Monograph on the Subclass Cirripedia, with figures of all species. The Lepadidae, or the pedunculate cirripedes. L., 1852. 400 p.
- Foster B.A.* The Marine Fauna of New Zealand: Barnacles (Cirripedia: Thoracica) // New Zealand Oceanographic Institute Memoirs. 1978. Vol. 69. 160 p.
- Foster B.A.* Cirripedes from ocean ridges north of New Zealand // New Zealand Journal of Zoology. 1981. Vol. 8. P. 349–367.
- Foster B.A., Buckeridge J.S.* Barnacles (Cirripedia: Thoracica) of seas off the Straits of Gibraltar // Bull. Mus. natl. Hist. nat. 1995. Ser. 4, V. 17, № 1–2. P. 163–192.
- Gray J.E.* Description of a new species of *Anatifa* // Proceedings of the Zool. Soc. of London. 1848. P. 44.
- Gruvel A.* Cirripèdes Expéditions scientifiques du «Travailleur» et du «Talisman» pendant les années 1880–1883. Paris. 1902. P. 1–174.
- Hoek P.P.C.* Report on the Cirripedia collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–76 // Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873–76. Zoology. 1883. Part 25. Vol. 8. 169 p.
- Jones D.S.* Crustacea Cirripedia Thoracica: Chionelasmatoidea and Pachylasmatoidea (Balanomorpha) of New Caledonia, Vanuatu and Wallis and Futuna Islands, with a review of all currently assigned taxa // Resultats des Campagnes Musorstom. Vol. 21. Mém. Mus. National d'Histoire Naturelle. Paris, 2000. Vol. 184. P. 141–283.
- Kim I.H.* Arthropoda: Crustacea: Cirripedia. Barnacles // Flora and Fauna of Korea. Invertebrate Fauna of Korea. 2011. Vol. 21. N 6. 144 p.
- Newman W.A.* Sous-Classes des Cirripèdes (Cirripedia Burmeister, 1834) Superordres des Thoraciques et des Acrothoraciques (Thoracica Darwin, 1954 – Acrothoracica Gruvel, 1905) // Traité de Zoologie, Anatomie, Systematique, Biologie. 1996. Vol. 7. Crustaces, Fasc. 2 Généralités (suite) et Systematique Paris. P. 453–540.
- Nilsson-Cantell C.A.* Thoracic Cirripeds from Chile // Lunds Universitets Arsskift. N.F. 1957. Avd. 2. Bd 53. N 9. 25 p.
- Pilsbry H.A.* The barnacles (Cirripedia) contained in the collections of the U.S. National Museum. Washington. 1907. 122 p. (Smithson Inst. U.S. Mus. Bull. V. 60).
- Poltarukha O.P., Zevina G.B.* Barnacles (Cirripedia, Thoracica) of the Reykjanes Ridge // Biogeography of the North Atlantic seamounts. Moscow, 2006a. P. 152–161.
- Poltarukha O.P., Zevina G.B.* Barnacles (Cirripedia, Thoracica) of the north-eastern Atlantic // Biogeography of the North Atlantic seamounts. Moscow, 2006b. P. 162–176.
- Young P.S.* Cirripedia (Crustacea) from the «Campagne Bi-açores» in the Azores region, including a generic revision of Verrucidae // Zoosystema. 1998a. Vol. 20. N 1. P. 31–90.
- Young P.S.* The Cirripedia (Crustacea) collected by the «Fisheries Steamer Meteor» in the Eastern Atlantic // Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro. 1998b. Vol. 58. P. 1–54.
- Young P.S.* Cirripeds (Crustacea) collected by the RV Marion Dufresne along Vitória-Trinidad seamounts (Brazil) // Zoosystema. 1999. Vol. 21. N 4. P. 607–624.
- Young P.S.* Deep-sea Cirripedia Thoracica (Crustacea) from the northeastern Atlantic collected by French expeditions // Zoosystema. 2001. Vol. 23. N 4. P. 705–756.
- Young P.S.* Revision of the Scalpellidae (Crustacea, Cirripedia) in the collection of the Muséum national d'Histoire naturelle, France, studied by Abel Gruvel // Zoosystema. 2002a. Vol. 24. N 2. P. 309–345.
- Young P.S.* The Verrucidae (Crustacea, Cirripedia) from the Western coast of North America, with a revision on the genus *Altiverruca* // Arq. Mus. Nac., Rio de Janeiro. 2002b. Vol. 60. P. 5–40.
- Zevina G.B.* Benthic Lepadomorpha (Cirripedia Thoracica) from the southeast Pacific // Crustaceana. 1972. Vol. 22. N 1. P. 39–63.
- Zullo V.A., Newman W.A.* Thoracic Cirripedia from a southeast Pacific // Pacific Science. 1964. Vol. 18. N 4. P. 355–372.

ON THE DEEP-SEA BARNACLE (CIRRIPIEDIA, THORACICA) FAUNA OF THE SOUTHERN PACIFIC OCEAN

O.P. Poltarukha

Earlier undefined barnacles (Cirripectida Thoracica) taken in the southern Pacific Ocean at depth of 225–7000 m during 4 and 34 voyages of R/V «Akademic Kurchatov», 18 voyage of R/V «Professor Shtokman», 15 voyage of R/V «Professor Mesyatsev», and 16 voyage of R/V «Dmitriy Mendeleev», are investigated. In 9 studied samples the following species were found: *Gibbosaverruca gibbosa*, *Metaverruca recta*, *Poecilasma crassa*, *P. kaempferi kaempferi*, *Smilium acutum*. The individuals of the species studied were described, illustrated and compared to those from the publications. The data obtained extend the previously known areas of distribution of some species, supplement data on their morphology.

Key words: Barnacles, deep-sea fauna, southern Pacific.

Сведения об авторе: *Полтаруха Олег Павлович* – ст. науч. сотр. Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, канд. биол. наук (poltarukha@rambler.ru).

УДК 582.24; 58.083

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДА ВЛАЖНЫХ КАМЕР ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ МИКСОМИЦЕТОВ

А.В. Матвеев, В.И. Гмошинский, В.П. Прохоров

Полевые сборы спороношений не обеспечивают полного выявления видového разнообразия миксомицетов. В качестве дополнительного следует использовать относительно простой метод инкубирования во влажных камерах фрагментов коры, гниющей древесины, подстилки и других типов органических субстратов для получения плазмодиев и спорокарпов в лабораторных условиях. Описаны методы сбора образцов, особенности и продолжительность инкубирования, наблюдения за появлением спороношений миксомицетов. Отмечена необходимость совместного применения полевых сборов и получения спороношений во влажных камерах для выявления полного видového разнообразия миксомицетов. Показано, что флористический анализ следует проводить по отдельности для метода полевых сборов и влажных камер.

Ключевые слова: Миксомицеты, метод влажной камеры, биоразнообразие.

Миксомицеты – группа амeboидных простейших, которые имеют сложный жизненный цикл, включающий подвижные трофические (зооспоры, миксамебы и надклеточные агрегаты – плазмодии), покоящиеся (микросклероции, склероции, сферулы) и расселительные (спорокарпы) стадии. Определение видовой принадлежности миксомицетов возможно только по спороношениям (Martin, Alexopoulos, 1969).

В регионах с умеренным климатом спорокарпы миксомицетов в полевых условиях можно обнаружить, как правило, в течение всего бесснежного периода. В зимние месяцы, они могут встречаться в виде старых спороношений, сохраняющихся в природе от нескольких недель до месяца и более, однако в большинстве случаев спорофоры миксомицетов довольно хрупки, и обычно являются эфемерными структурами.

Сбор спорокарпов миксомицетов в полевых условиях не обеспечивает полного выявления их видového разнообразия. В качестве вспомогательного приема можно использовать относительно простой метод для получения плазмодиев и спорокарпов в лабораторных условиях. Этот метод заключается в сборе фрагментов коры, гниющей древесины, подстилки и других типов органических остатков с последующим инкубированием их во влажных камерах (ВК). Метод относительно легко осуществим, так как не требует сложного специального оборудования. Более того, его можно использовать в любое время года и в любой точке мира (Stephenson, 1985, Stephenson, Stempen, 2000).

Метод влажных камер основан на наличии в жизненных циклах миксомицетов покоящихся стадий, из которых при благоприятных условиях развиваются плазмодии. Покоящиеся стадии формируются из миксамеб, зооспор и плазмодиев при высыхании субстрата. В отличие от спор они не переносятся ветром и могут быть маркерами наличия в биотопах активных трофических стадий. Это дает возможность интерпретировать результаты опытов с влажными камерами как отражение присутствия вида в природе, а не просто заноса спор извне (Новожилов, 2005).

Применение метода ВК особенно важно для выявления миксомицетов эпифитного субстратного комплекса, так как заметить мелкие и неярко окрашенные спорокарпы многих видов в складках коры в полевых условиях крайне сложно, в результате чего многие из них не учитываются при таких сборах (Ing, 1999). Использование ВК наряду с полевыми сборами является эффективным методом выявления видového разнообразия миксомицетов во флористических и экологических исследованиях.

Метод ВК используют наряду с традиционным отбором спороношений миксомицетов в полевых условиях. Несомненным преимуществом этого метода является возможность легко стандартизировать в лаборатории условия культивирования вне зависимости от сезона и выявлять даже малозаметные в природе виды (Новожилов, 1988; Harkoenen, 1977a, 1977b; Harkoenen, Ukkola, 2000; Harkoenen et al., 2004).

Впервые этот метод был использован в Шотландии Краном в 1917 г. (Новожилов, 2005). Однако тех-

ника ВК в том виде, в котором она применяется сейчас к миксомицетам, была использована впервые Х. Джильбертом и Дж. Мартином (Gilbert, Martin, 1933), которые изучали водоросли, обитающие на коре живых деревьев. К их удивлению, вместе с водорослями было обнаружено множество мелких плодовых тел двух ранее неописанных видов миксомицетов. Многие живые организмы (мхи, печеночники, лишайники, микромицеты, макромицеты, нематоды, тихоходки, раковинные амебы, насекомые, клещи) развиваются на коре живых деревьев во влажных камерах помимо водорослей и миксомицетов (Keller, Braun, 1999). Этот метод широко используется в фитопатологии для стимулирования спороношений патогенных микромицетов (Наумов, 1937; Keyworth, 1951), а также выявления копротрофных организмов (Прохоров, Линник, 2011). В результате последующих экспериментов было обнаружено, что появление миксомицетов в таких условиях обычное явление. Кроме того, некоторые виды, считавшиеся до этого редкими, регулярно выявлялись при инкубировании во влажных камерах.

Адекватность метода ВК для выявления таксономического и экологического разнообразия миксомицетов первоначально вызывала сомнения. Дж. Петерсон (Peterson, 1952) в результате своих исследований пришел к выводу, что обнаружение миксомицетов в ВК демонстрирует лишь наличие спор и не несет информации о приуроченности трофических стадий к данному субстрату. Но эксперименты, проведенные Пендерграссом (Pendergrass, 1976), убедительно подтвердили результаты, полученные этим методом: несмотря на искусственную изоляцию в природных условиях участков коры деревьев полиэтиленовой пленкой, под ней впоследствии выявляли плазмодии и спорокарпы миксомицетов. Косвенным подтверждением развития миксомицетов во влажной камере из микроцист и склероциев, а не из спор являются проведенные Ю.К. Новожиловым и соавторами наблюдения за развитием спорофоров видов родов *Echinostelium* и *Licea*. Спорокарпы этих миксомицетов единожды развивались во влажной камере одними из первых и редко появлялись в другие периоды инкубации субстратов (Novozhilov et al., 2000). В случае прохождения представителями этих родов полного жизненного цикла в процессе инкубирования наблюдалось бы несколько пиков спороношения (Новожилов, 2005). Этим методом выявляются комплексы видов не только на коре живых растений, но и на других субстратах. Это было показано при параллельном проведении полевых исследований и опытов

с ВК в пустыне Сонора (Blackwell, Gilbertson, 1980), в пустынях п-ва Мангышлак (Schnittler, 2001b) и плато Колорадо (Novozhilov et al., 2003). В условиях арктических и аридных районов это единственный метод, позволяющий относительно легко и быстро проводить оценку частоты встречаемости миксомицетов на основе массового анализа образцов субстратов (Novozhilov et al., 2002).

Выбор подходящей территории и субстрата для постановки ВК

Первым этапом в ходе опыта с ВК является выбор места и сбор образцов субстратов. Обычно в естественных биотопах образцы субстратов собирают случайным образом на участках площадью 500–1000 м² с относительно гомогенной растительностью. Проводят геоботаническое описание участка, указывают растительный покров, видовой состав и численность всех присутствующих видов сосудистых растений (Schnittler, 2001b). Необходимо указывать привязку изучаемого биотопа к местности. Для каждого образца следует отмечать точные географические координаты, а также словесное описание места проведения сбора. Однако при отсутствии GPS (либо GLONASS) приемника, допустимо использование лишь словесного описания. В парках, оранжереях, ботанических садах и других территориях при наличии подробных высокодетализированных планов желательнее использовать привязку к конкретным точкам на плане, так как погрешность навигационного оборудования может достигать 5–10 м в зависимости от модели устройства, погодных условий и особенностей ландшафта.

Было показано, что метод влажной камеры в той или иной степени подходит для миксомицетов, относящихся к эпиксильному, эпифитному, копрофильному и подстилочному субстратному комплексу. При этом нивальные, бриофильные и некоторые другие высокоспециализированные экологические группы этим методом не выявляются (Novozhilov et al., 2000). Таким образом, в качестве субстрата для постановки ВК следует использовать образцы коры живых деревьев и одревесневших частей кустарников и полукустарничков; кусочки мертвой коры и древесины в различной степени разложения; опавших листьев, мелких веточек, плодов, остатки травянистых растений с различных горизонтов; образцы выветрившегося помета растительноядных животных. Показано, что метод ВК также подходит для выявления спороношений миксомицетов из помета птиц: куропаток, глухарей, гусей (Eliasson, Lindqvist, 1979) и большого баклана

(Adamonyte et al., 2011). Существуют только отрывочные сведения о возможности получения спорношений миксомицетов с помета рептилий (Eliasson, 2013). В некоторых случаях в опытах с ВК используют и другие (более специфичные) субстраты, например печеночники (Schnittler, 2001a).

Микроместообитание представляет собой локальный участок с относительно однородными условиями в отношении как биотических, так и абиотических факторов (Stephenson, 1988), например, участок ствола дерева или кустарника, участок бревна или небольшая затененная площадка с листовым опадом с относительно схожими консистенцией, влажностью и пр. Для синэкологических исследований в пределах учетной площадки все микроместообитания желательно классифицировать в соответствии со схемой М. Шниттлера (Schnittler, 2001b). Для каждого образца субстрата набор параметров среды измеряется или классифицируется по 4–10 predetermined критериям/пунктам (для коры – вид растения, его возраст и место произрастания, тип структуры коры, экспозиция на свету, режим влажности, кислотность; для опада – степень разложения и горизонт, характеристики биотопа, степень гетерогенности, виды растений, листья и другие части которых являются компонентами опада; для копромы – таксономическое положение ее оставившего животного, степень выветренности; для древесины – степень разложения, кислотность, порода дерева, место). При сборе образцов желательно, насколько возможно, сохранять эти параметры постоянными для каждых 5–10 отдельных фрагментов субстрата с одного микроместообитания в данном участке, которые будут использованы для постановки одной влажной камеры. При описании микроместообитания указывают его характеристики.

Было показано, что помимо породы дерева на видовое разнообразие выявленных методом ВК миксомицетов оказывает влияние структура коры. Ю.К. Новожилов (Новожилов, 2005) использует следующую классификацию коры: морщинистая складчатая (r), глубокоморщинистая с удлинёнными глубокими складками (r+), мелкоморщинистая (r-), мелкочешуйчатая (sc), крупночешуйчатая (sc+), шероховатая с крупными отслаивающимися кусочками (sh), гладкая (s), с отслаивающимися, закрученными кусочками (ro), спадающая расщепляющаяся на длинные пряди (p).

Сбор образцов

При сборе образцов с живых деревьев отделяют куски наружного мертвого слоя коры размером не-

сколько квадратных сантиметров. При сборе одревесневших частей полукустарничков (например, полыней) срезают всю надземную часть растения, с которой затем удаляют все листья и молодые побеги. У некоторых деревьев (*Pinus*, *Juniperus*) этот слой можно снять вручную, просто оторвав его, но у большинства пород для этого необходимо использовать нож или другой инвентарь (любой пригодный ручной инструмент). Например, С. Стефенсон в своем пособии рекомендует заточенную отвертку (Stephenson, Stempen, 2000). При этом надо следить, чтобы живые ткани дерева не попали в образец, так как на них быстро развивается мицелий грибов, который мешает развитию миксомицетов (Новожилов, 2005).

Были специально проведены исследования, убедительно показывающие, что видовой состав миксомицетов не зависит от высоты, с которой была взята кора дерева (Snell, Keller, 2003). Однако можно предположить, что на видовое разнообразие миксомицетов могут оказывать влияние положение точки отбора образца относительно сторон света и роза ветров (обычно на коре, которая обращена на север имеется повышенная влажность и, как следствие, развиваются особые группировки организмов, например мхи, водоросли и т.д.). Для избегания подобных ошибок обычно рекомендуют собирать кору с дерева небольшими фрагментами по кругу, в результате чего получается смешанный образец, содержащий кору со всех частей ствола.

Опад представляет собой довольно сложную и разнородную смесь растительных остатков, включающую в себя листья, плоды, семена, соцветия, фрагменты коры, веточки, сучья, находящиеся на разных стадиях разложения и постепенно переходящие в почву. Сбор образцов опада желательно осуществлять из каждого выбранного микроместообитания с нескольких горизонтов:

- 1) верхний слой опада слабой степени разложения, где для листьев можно определить видовую или родовую принадлежность,
- 2) промежуточный слой со средней степенью разложения листьев,
- 3) нижний горизонт, представляющий собой смесь гумуса и верхнего слоя минеральной почвы,
- 4) фракция крупных элементов опада – веточек, сучьев, фрагментов коры, которые могут присутствовать во всех выше перечисленных горизонтах.

Отбор образцов с нескольких горизонтов позволяет наиболее полно и эффективно выявить разнообразие (Rollins, Stephenson, 2012).

Образцы можно помещать в полиэтиленовые пакеты. Однако они пригодны только для кратковременного хранения. Если субстрат будет храниться в течение более чем нескольких дней, то образцы следует помещать в отдельные бумажные пакеты или конверты, снабженные этикетками с указанием даты и места сбора, вида растения-хозяина и некоторых других характеристик местообитаний в зависимости от субстрата и биотопа. В полевых условиях, где отсутствуют оптимальные условия для инкубирования, собранные образцы субстрата высушивают на воздухе вдали от прямых солнечных лучей и впоследствии работают с ними в лаборатории (Новожилов, 1993).

Инкубирование во влажных камерах

Образцы субстрата для одной влажной камеры (ВК) собирают из одного микроместообитания (одного ствола дерева, с одного фрагмента подстилки и т.д.) и обычно помещают в стандартные стеклянные чашки Петри, диаметром 10 см (с площадью дна 78,5 см²). В некоторых случаях для полного выявления видового разнообразия оказывается удобным ставить по три повторности камер с каждого образца субстрата (Гмошинский, 2013). Сейчас часто применяют пластиковые (полистироловые) чашки диаметром 9 см (площадью 64 см²), однако из-за конструктивных особенностей влага из них быстро испаряется, в связи с чем желательно использовать такие чашки в которых по краям отсутствуют риски, обеспечивающие свободный воздухообмен (так называемые «невентилируемые чашки»), либо проводить герметизацию обертыванием чашки по краю полиэтиленовой или пластиковой парафиновой пленкой «Parafilm M». Однако в последнем случае воздухообмен может оказаться чрезмерно ограниченным, и устранение испарения воды может привести к нарушению технологии, так как по результатам многих исследований для успешного формирования спороношений необходимо наличие смены периодов увлажнения и высушивания.

Пластиковые контейнеры обладают важным преимуществом над стеклянной тарой. Иногда во влажных камерах плодовые тела миксомицетов развиваются либо на боковой стороне чашки, либо на крышке. Когда это происходит, единственным способом собирать плодовые тела является вырезание фрагментов чашки, на которых они развились. Это довольно трудно сделать со стеклянной емкостью, но относительно легко – с пластиковой (Stephenson, Stempen, 2000).

При многократном использовании емкостей необходимо проводить стерилизацию, чтобы воспрепят-

ствовать занесению в культуру посторонних propagул, особенно это важно при исследовании приуроченности видов к определенным субстратам. Если единственная цель инкубирования – просто получение разных миксомицетов, стерилизация не является необходимой. Обычно считается достаточным помещение стеклянных чашек в бюксах в сушильный шкаф при 240°C на 2–3 ч. Данная процедура необходима также для минимизации переноса клещей и спор грибов с предыдущих постановок ВК. По тем же причинам необходимо принимать меры предосторожности при использовании приборов (например, рН-метры с плоскими электродами при измерениях с непосредственным соприкосновением с субстратом). Поскольку стерилизация пластиковых чашек термическим способом невозможна, то их следует использовать либо одноразово, либо подвергать другим способам стерилизации (УФ-излучение, ионизирующее излучение, химические агенты). Однако их воздействие на культуры миксомицетов не всегда прогнозируемо.

В методе ВК кроме чашек Петри можно использовать любые пластмассовые или стеклянные контейнеры подходящего размера (Keller et al., 2008). Каждую чашку обозначают особым номером, который заносят в базу данных. На дно помещают диск фильтровальной бумаги (допустимо использование бумажного полотенца или другого материала, обладающего адсорбционными свойствами и способного в течение длительного времени поддерживать влажный микроклимат в камере). Важно обеспечить легкую доступность воды организмам, не имеющим мощного осмотического давления, какими являются как миксомицеты, так и остальные простейшие (например, гидрогель для этих целей не подходит). На бумагу помещают образцы субстрата так, чтобы они не накрывали друг друга, но занимали площадь чашки максимально плотно. Куски коры располагают наружной стороной вверх. Субстрат должен быть полностью увлажнен, для чего добавляют немного (10–15 мл) воды. Оптимальное количество воды зависит от количества субстрата и его адсорбционной способности (Keller, Braun, 1999). Используют стерильную дистиллированную и деионизированную воду или буферный раствор с рН 7,0 (воду также часто доводят до нейтрального рН путем добавления КОН). Однако в некоторых случаях допустимо использование бутилированной, минеральной, талой, дождевой и охлажденной кипяченой водопроводной воды (Ing, 1999). Некоторые авторы рекомендуют использовать воду, набранную в водоемах поблизости от мест сбора об-

разцов (Новожилов, 1993). После этого чашку Петри закрывают до полного насыщения образца водой. На следующий день избыток жидкости аккуратно сливают, стараясь не нарушить положение фрагментов субстрата. При необходимости вода наоборот может быть добавлена (Keller, Braun, 1999). Гигроскопичность субстрата оценивают как разницу веса чашек с субстратами до и после окончательного пропитывания образцов субстрата водой. При сливе излишков воды измеряют кислотность субстрата рН-метром.

Для образцов опада нижнего горизонта подстилки следует использовать модифицированный метод. Сначала удаляют фракцию крупного песка и гравия и помещают почвенную смесь на фильтровальную бумагу в чашки Петри, увлажняют и оставляют на 24 ч, после чего измеряют рН. Сверху на почву помещают автоклавированную солому, создавая градиент влажности в камере, что позволяет миксомицетам мигрировать из почвы и сформировать спорокарпы. В несколько камер в качестве контроля помещают солому без образцов субстрата (Rollins, Stephenson, 2012).

Обычно культуры содержат при комнатной температуре (20–24°C) при рассеянном дневном свете. Рекомендуют нормальный 24-часовой цикл смены периодов освещенности и темноты, по 12 часов каждый (Keller, Braun, 1999). Существуют также методы, при которых культуры помещают в термостат без специального освещения, но и в этом случае температуру поддерживают на уровне 21–23 °C (Новожилов, 1993).

Каждая ВК должна быть уникально и недвусмысленно обозначена, обычно идентификационным номером. Для каждой камеры необходимо иметь информацию о типе субстрата, о биоценозе, виде дерева и прочих характеристиках микроместообитания. Идентификационный номер наклеивают сбоку непосредственно на чашку Петри, во избежание заслонения поля зрения через крышку (Keller, Braun, 1999). Это позволяет также предотвратить перепутывание чашек со схожими внешне образцами субстрата при неаккуратной и невнимательной работе.

Важно наблюдать цвет и тип плазмодия, поскольку именно из него развиваются плодовые тела. В настоящее время информация о типе и цвете плазмодия отсутствует примерно для 25% видов.

В некоторых случаях плазмодий может очень длительное время (до 2–3 лет) переходить к стадии образования спорокарпов (Ing, 1999). При этом пищевые ресурсы, необходимые для поддержания жизнеспособности плазмодия в ВК, постепенно иссякают, и спороношения не образуются вовсе. В этом случае

имеет смысл перейти к культивированию плазмодия по методу Кэмпса. При этом тонкий срез субстрата с передней частью плазмодия перемещают в другую чашку Петри на влажную фильтровальную бумагу с небольшим количеством овсяных хлопьев (Camp, 1936). Плазмодий продолжает передвигаться, и через некоторое время он может сформировать спорокарпы.

В некоторых ВК на образцах коры образуются плазмодии, не формирующие спорокарпы. В таких случаях можно попробовать удалить крышку чашки и дать субстрату подсохнуть. Повторное увлажнение может стимулировать образование новых спорокарпов у таких видов. Однако следует учитывать, что в некоторых случаях плазмодии, переходящие в стадию склероция, не восстанавливают своей жизнеспособности. Таким образом, представляется целесообразным разделить плазмодий на несколько частей, отсадив их в новые камеры.

Интервалы просмотра ВК сильно варьируют даже у одних и тех же исследователей в разных экспериментах. В наших экспериментах камеры с образцами опада и коры ставили на период от 3 до 4 мес. и проверяли каждые десять дней под биноклем, на более поздних сроках частоту осмотров снижали. Культуры с образцами помета обычно ставят на более длительные промежутки времени, так как плазмодий копрофильных видов часто трансформируется в спорокарпы только к концу третьего месяца (Новожилов, 2005).

При просмотрах культур время от времени добавляют воду, чтобы поддерживать влажность субстрата в течение всего инкубационного периода. В некоторых случаях воду во влажные камеры доливают только после полного высыхания (Новожилов, 1993), но в большинстве исследований стараются поддерживать постоянно высокую влажность на протяжении всего периода культивирования (Keller, Braun, 1999).

Очень важно тщательно обследовать чашки, чтобы обнаружить все образовавшиеся спорокарпы. Иногда развиваются только один или несколько спорофоров. В других случаях – сотни. Очень часто в одной чашке развиваются спорокарпы нескольких видов одновременно. В некоторых случаях плодовые тела хорошо видны невооруженным глазом. Иногда рекомендуется не снимать крышку с чашки Петри при просмотре камер, поскольку резкое изменение условий влажности может помешать развитию еще не совсем зрелых спорокарпов, культуры лучше по возможности осматривать через крышку (Stephenson, Stempen, 2000). Однако, как показывает наш опыт, это неудобно, по-

сколькo значительно снижается контрастность изображения, спорокарпы незаметны на фоне субстрата, появляются блики, а кроме того, на крышке иногда присутствует конденсат, что делает осмотр таким способом вообще невозможным.

Первый осмотр проводят спустя сутки после постановки камер, чтобы добавить или слить излишки воды, а также для обнаружения мелких спороношений эхиностелид. В течение следующих 10 сут. необходимо провести еще два осмотра, поскольку именно в этот период происходит формирование наиболее мелких, легко разрушающихся спорокарпов. Некоторые авторы предлагают после первых просмотров дожидаться полного высыхания камеры, чтобы индуцировать образование спороношений некоторыми видами из рода *Licea* (Фефелов, 2005). Однако вследствие того, что образцы субстрата в ВК обладают разной гигроскопичностью, представляется невозможной стандартизация эксперимента (одни камеры будут высыхать быстрее, другие – медленнее). Кроме того, в ходе наших экспериментов было замечено, что в некоторых случаях склероции, образовавшиеся в камере после пересыхания субстрата, не восстанавливают свою жизнеспособность после добавления воды, что в свою очередь может также сказаться на полученных данных. Следовательно, подобный метод подходит только для выявления видового разнообразия миксомицетов, в то время как для сравнительного анализа различных типов субстратов, сроков спороношения и т.д. лучше все время поддерживать умеренно увлажненное состояние ВК.

Спорокарпы собирают вместе с частью субстрата, на котором они образовались. Желательно изымать небольшой фрагмент субстрата, так как на нем еще могут оставаться propagулы других видов миксомицетов. После того как спороношения были изъяты из культуры, их высушивают на воздухе. После чего каждый отдельный образец помещают в небольшую коробку для постоянного хранения с обязательным занесением в базу данных и нанесением соответствующих записей на этикетку, прилагаемую к образцу (Stephenson, Stempen, 2000). Следует учесть, что определение видовой принадлежности осуществляется в некоторых случаях только по полностью созревшим спорокарпам. Если же они не полностью прошли морфогенез, то их либо оставляют в чашке, либо приподнимают крышку с одной стороны, чтобы уменьшить влажность и дать спорофорам окончательно созреть. На завершение процессов морфогенеза у некоторых видов может потребоваться срок от 10 до 15 дней (Ing, 1999).

Оставлять созревшие спорокарпы во влажном состоянии на длительный срок нельзя, так как они могут заплесневеть, либо быть съеденными беспозвоночными. Большое количество животных использует миксомицеты в качестве пищевого ресурса. Б. Инг (Ing, 1967) отмечает, что различные группы беспозвоночных питаются плазмодиями и спорофорами миксомицетов. Келлер и Смит (Keller, Smith, 1978) наблюдали питание акаридных клещей *Tyrophagus putrescentiae* на светло-желтом склеротированном фанероплазмодии на образцах коры живых деревьев во влажных камерах. Эти клещи заражали агаровые культуры *Didymium annulispора* и *Stemonitis flavogenita*, выедавая темнospоровую массу. Споры миксомицетов проходили через кишечный тракт и были найдены в фекальных пеллетах. Интактные споры из фекальных пеллет затем прорастали при использовании метода «висячей капли» (Keller, Snell, 2002).

Выбор учетной единицы при использовании метода ВК

Обычно учетной единицей при полевых сборах считают спорокарп или группу спорокарпов, образовавшихся из одного плазмодия (Stephenson, 1988). Во всех современных работах, посвященных изучению видового разнообразия миксомицетов методом ВК, под учетной единицей понимают все спорокарпы одного вида из одной ВК. При этом, если с образцом из одного микроместообитания было проведено несколько опытов в ВК, то обнаруженные спороношения в каждой из них считаются отдельным образцом (например, Schnittler et al., 2002). С нашей точки зрения, в методе ВК наиболее целесообразно считать учетной единицей совокупность спорокарпов миксомицетов одного вида, образовавшихся из единого пула популяции одноклеточных особей и покоящихся propagул с одного микроместообитания, так как между ними нельзя исключать свободного трансфера генов. При извлечении из одного естественного микроместообитания фрагментов субстрата и последующего их разделения на несколько камер (повторностей), происходит разделение пула. Очевидно, что количественные данные не соответствуют действительному распределению. При этом невозможно предугадать степень отклонения, так как влияние оказывают мозаичность и плотность распределения propagул, а не только их относительное обилие. Поэтому в одних случаях спорокарпы появятся во всех повторностях, а в других – только единично, однако это не будет нести информации об их обилии в естественных условиях в данном микроместообитании. Считаем, что

более целесообразно учитывать все спорокарпы из этих камер, принадлежащие одному виду (даже собранные в ходе инкубации в разные временные интервалы), единым образцом. Следовательно, с одного микроместообитания мы можем получить только качественные данные о наличии данного вида миксомицетов, а количественный учет представленности видов ведется уже по популяциям с определенных микроместообитаний, обладающим набором общих признаков (например, стволы деревьев одного вида и возраста с выделенного места).

Необходимость совместного использования метода ВК и полевых сборов

Как уже было отмечено выше, результаты, полученные в ходе полевых сборов в значительной степени отличаются от полученных методом ВК. Наши данные показывают, что результаты, полученные этими методами, приводят к различным выводам относительно обилия и наличия тех или иных видов. Так, в ходе исследования биоразнообразия миксомицетов Москвы и Московской обл. мы собрали 4087 образцов в полевых условиях и 795 получили из ВК (из 459 образцов субстрата, использованных при постановке 1845 ВК). Всего на территории Москвы и Московской обл. отмечено 197 видов, при этом в полевых условиях было найдено 164 вида, а методом ВК – 106 (таблица). Таким образом, 33 вида были выделены только с помощью ВК, а 91 – только в ходе полевых сборов, а обоими методами одновременно было обнаружено 73 вида, что составляет 37,1% от видового разнообразия исследуемого региона. Более того, оценка с помощью индексов степени выявленности видового разнообразия – Chao2 richness estimator и Jack knife, значения которого обычно несколько выше, чем Chao2 (Colwell, 2006), демонстрировала для каждого метода в отдельности меньшие значения, чем реальное число найденных видов (таблица). Это

Сравнение реального и прогнозируемого числа обнаруженных видов миксомицетов методом полевых сборов и ВК

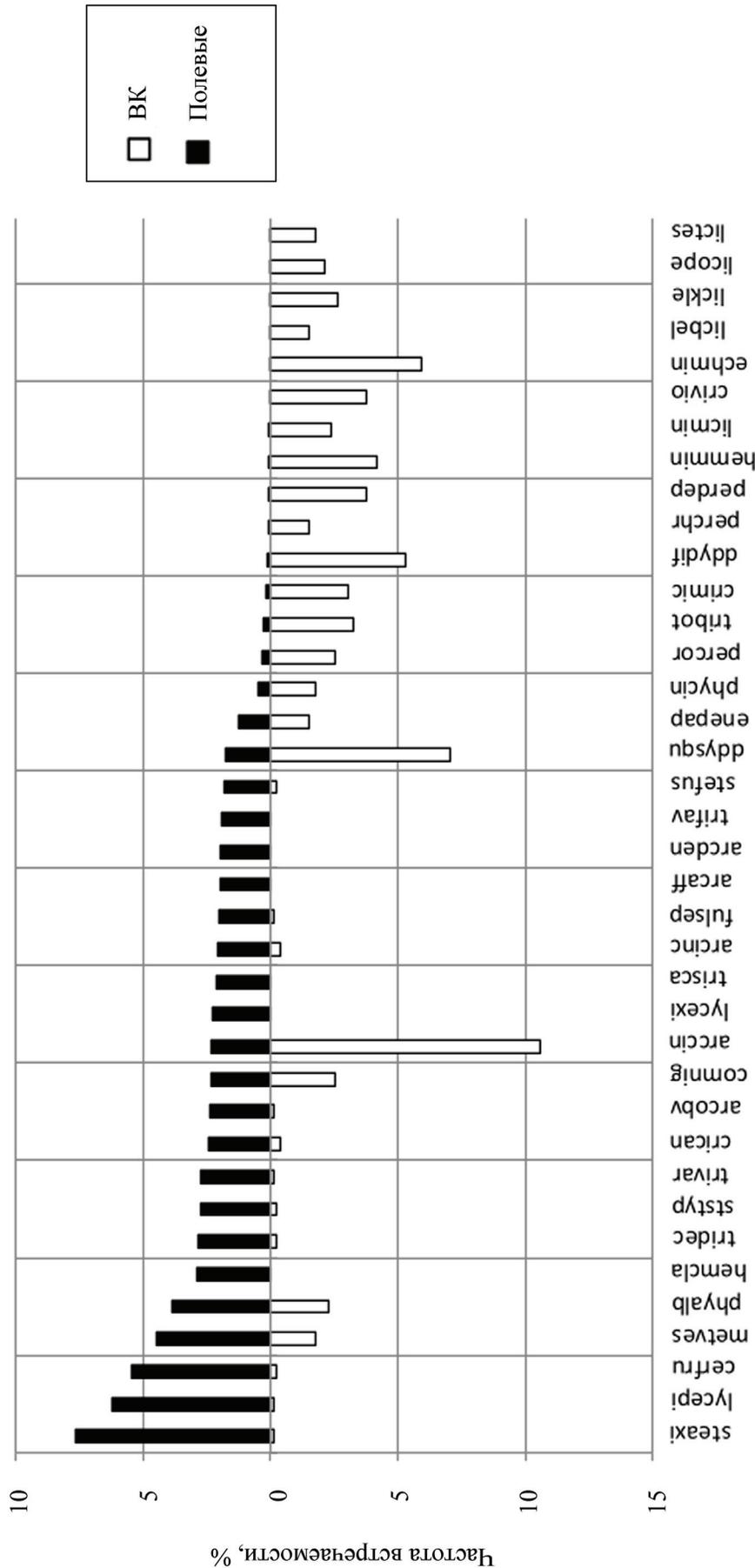
Метод	Обнаружено видов	Индекс	
		Chao2	Jack knife
Полевые сборы	164	190,1	196
Влажные камеры	106	121,8	135
Всего видов	197		

означает, что при совместном использовании двух методов удастся обнаружить даже большее число видов, чем прогнозируемая величина для каждого метода по отдельности.

Анализ данных о частоте встречаемости методом ВК и полевых сборов

Значение частоты встречаемости и распределение по частотам встречаемости различных видов играет значительную роль при расчете индексов биологического разнообразия (например, Симпсона, Шеннона, Бриллюэна, Пиелу, Макинтоша и др.). В большинстве современных работ, выполненных на мировом уровне, значения частоты встречаемости рассматриваются путем сложения количества образцов, полученных в ходе полевых сборов и ВК, и деления на общее количество образцов. Однако по нашему мнению, в подобном подходе кроется некая методологическая ошибка. Оказалось, что частота встречаемости даже тех видов, которые образуют споронии и в ВК, и в полевых условиях, в значительной степени различается при использовании разных методов. К примеру, самый широко распространенный вид, выявленный нами в ходе полевых сборов (*Stemonitis axifera* (Bull.) T. Macbr.), в полевых условиях составлял 7,66% от общего числа найденных образцов, в то время как в ВК он был отмечен всего лишь однажды, что составляло 0,13% от общего числа образцов (рисунк) (Гмошинский, 2013).

При сравнении ядра биоты (видов, чья частота встречаемости превышала 1,5%) для полевых сборов и метода ВК можно видеть, что общими в этих списках являются лишь 4 вида: *Didymium squamulosum* (Alb. et Schwein.) Fr, *Comatricha nigra* (Pers. ex J. F. Gmel.) J. Schröt., *Physarum album* (Bull.) Chevall. и *Metatrichia vesparia* (Batsch) Nann.-Bremek. ex G. W. Martin et Alexop. (рисунк). На основании этих данных считаем необходимым отметить, что индексы биоразнообразия (Симпсона, Шеннона, Бриллюэна, Пиелу, Макинтоша и другие) между биотопами следует рассчитывать отдельно по образцам, собранным в полевых условиях и по образцам, выявленным методом ВК. При этом необходимым условием использования коэффициентов сходства (меры Жаккара, Сёренсена, Мористы–Хорна, Кульчицкого, Охайи и пр.) является использование в анализе одних и тех же методов. Например, нельзя сравнивать два биотопа, в одном из которых были проведены только полевые сборы, а в другом видовое разнообразие было изучено с помощью полевых сборов и метода ВК.



Вид

Распределение по частотам встречаемости видов, составляющих ядро биоты Москвы и Московской обл. при полевых сборах и при использовании метода влажных камер (Гмошинский, 2013). Расшифровка акронимов: arccaff – *Arcyria affinis*; arcscin – *Arcyria cinerea*; arcscden – *Arcyria denudata*; arcscinc – *Arcyria incarnata*; arcobv – *Arcyria obvelata*; cerfru – *Ceratomyxa fruticulosa*; coming – *Comatrichia nigra*; crican – *Cribraria cancellata*; crimic – *Cribraria micracarpa*; crivio – *Cribraria violacea*; ddydif – *Didymium difforme*; ddysqu – *Didymium squamulosum*; echmin – *Echinostelium minutum*; enepap – *Enerthema papillatum*; fulsep – *Fuligo septica*; hemcla – *Hemitrachia clavata*; hemmin – *Hemitrachia minor*; licbel – *Licea belmontiana*; lickle – *Licea kleistobolus*; licmin – *Licea minima*; licope – *Licea operculata*; lictes – *Licea testudinacea*; lycepi – *Lycogala epidendrum*; lycexi – *Lycogala exigua*; metves – *Metatrichia vesparia*; perchr – *Perichaena chrysoespermapercor*; perichaena corticalis; perdep – *Perichaena depressa*; phyalb – *Physarum album*; phycin – *Physarum cinereum*; steaxi – *Stemonitis axifera*; stefus – *Stemonitis fusca*; ststyp – *Stemonitopsis typhina*; tribot – *Trichia botrytis*; tridex – *Trichia decipiens*; triflav – *Trichia favoginea*; trisca – *Trichia scabra*; trivar – *Trichia varia*

Этот подход широко применяется в практике микологических исследований, где обычно предполагается отдельно рассматривать прямые и косвенные методы

(Великанов и др., 1980). К прямым методам исследования в данном случае можно отнести сбор спорокарпов в полевых условиях, а к косвенным – ВК.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Великанов Л.Л., Сидирова И.И., Успенская Г.Д. Полевая практика по экологии грибов и лишайников. 1980. М., 109 с.
- Гмошинский В. И. Миксомицеты Москвы и Московской области. Дис. ... канд. биол. наук. М., 2013. 690 с.
- Наумов Н.А. Методы микологических и фитопатологических исследований. М.;Л., 1937. 272 с.
- Новожилов Ю. К. Эпифитные миксомицеты некоторых районов СССР. Анализ распределения по типам субстрата и местобитаниям. // Микол. и фитопатол. 1988. Т. 20. Вып. 5. С. 368–374.
- Новожилов Ю. К. Определитель грибов России. Отдел Слизевики. Вып. 1. Класс Миксомицеты. СПб., 1993. 288 с.
- Новожилов Ю. К. Миксомицеты (класс Мухомycetes) России: Таксономический состав, экология и география. Дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2005. 377 с.
- Прохоров В.П., Линник М.А. Морфолого-культуральные характеристики и биодеструктивные свойства изолятов разных видов рода *Chaetomium* // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2011. Вып. 6. С. 58–63.
- Фефелов К.А. Миксомицеты (кл. Мухомycetes) Урала: таксономический состав, экология, география: Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2005. 219 с.
- Adamonyte G, Taraskevicius R, Matuleviciute D Occurrence of three rare myxomycete species in great cormorant colony in Lithuania.—In: Adamonyte G, Motiejunaite (eds.), Fungi and lichens in the Baltics and beyond. XVIII Symposium of the Baltic Mycologists and Lichenologists. Nordic Lichen Society Meeting, Lithuania, Dubingiai, 19–23 September 2011. Programme and Abstracts. 2011. P. 7.
- Blackwell M., Gilbertson R. L. Sonoran Desert Myxomycetes // Mycotaxon. 1980. Vol. 11. P. 139–149.
- Camp W. G. A method of cultivating myxomycete plasmodia // Bull. Torrey. Bot. Club. 1936. Vol. 63. P. 205–210.
- Colwell R. K. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.0. User's Guide. [Online only] <http://purl.oclc.org/estimates>. 2006. (22.02.2013).
- Eliasson U., Lindqvist N. Fimicolous myxomycetes // Bot. Not. 1979. Vol. 129. P. 267–272.
- Eliasson U. Coprophilous myxomycetes: Recent advances and future research directions // Fungal diversity. 2013. Vol. 59. P. 85–90.
- Harkoenen M. Corticolous Myxomycetes in three different habitats in southern Finland // Karstenia. 1977a. Vol. 17. P. 19.
- Harkoenen M. *Comatricha nannengae*, a new species of Myxomycetes // Karstenia. 1977b. Vol. 17. P. 87–89.
- Harkoenen M., Ukkola T. Conclusions on myxomycetes compiled of twenty-five years from 4793 moist chamber cultures // Stapfia. 2000. Vol. 73. P. 105–112.
- Harkoenen M., Rikkinen J., Ukkola T., Enroth J., Virtanen V., Jaaeskelaeinen K., Rinne E., Hiltunen L., Piippo S., He X. // Corticolous myxomycetes and other epiphytic cryptogams on seven native tree species in Hunan Province, China. Syst. Geogr. Plant. 2004. Vol. 74. P. 189–198.
- Ing B. Myxomycetes as food for other organisms // Proceedings of the South London Entomological and Natural History Society. 1967. P. 18–23.
- Ing B. The myxomycetes of Britain and Ireland. The Richmond Publishing Co. Ltd. L., 1999. 374 p.
- Gilbert H. C., Martin G. W. Myxomycetes found on the bark of living trees // Stud.Nat. Hist. Iowa Univ. 1933. Vol. 15. N. 3. P. 3–8.
- Keller H. W., Smith D. M. Dissemination of myxomycete spores through the feeding activities (ingestion-defecation) of an acarid mite // Mycologia. 1978. Vol. 70. P. 1239–1241.
- Keller H.W., Braun K. L. Myxomycetes of Ohio: Their systematics, biology and use in teaching // Ohio biological survey bulletin new series. 1999. Vol. 13. N 2. 182 p.
- Keller H. W., Snell K. L. Feeding activities of slugs on Myxomycetes and macrofungi // Mycologia, 94(5). 2002. P. 757–760.
- Keller H.W., Kilgore C.M., Everhart S.E., Carmack G.J., Crabtree D., Scarborough A.R. Myxomycete plasmodia and fruiting bodies: unusual occurrences and user friendly study techniques // Fungi. 2008. Vol. 1. No. 1. P. 24–37.
- Keyworth W. S. A Petridish moist chamber // Trans. Brit. mycol. Soc. 1951. Vol. 34. P. 291–292.
- Martin G. W., Alexopoulos C. J. The Myxomycetes // Iowa City: Univ. of Iowa Press. 1969. 561 p.
- Novozhilov Yu. K., Schnittler M., Zemlianskaia I.V., Fefelov K.A. Biodiversity of plasmodial slime moulds (Myxogastria): measurement and interpretation // Protistology. 2000. Vol. 1. N 4. P. 161–178.
- Novozhilov Yu. K., Laursen G. A., Stephenson S. L., Seppelt R. D. Slime molds from the Greak Kobuk Sand Dunes (northwestern Alaska) // Scripta Bot. Belg. 2002. Vol. 22. P. 71.
- Novozhilov Yu. K., Mitchell D. W., Schnittler M. Myxomycete biodiversity of the Colorado Plateau // Mycological Progress. 2003. Vol. 2. N 4. P. 243.
- Pendergrass L. Further studies on corticolous myxomycetes from within the city limits of Atlanta, Georgia: Thesis of the degree of Master of Science. Atlanta. 1976. P. 136.
- Peterson J. E. Myxomycetes developed on bark of living trees in moist chamber culture // Thesis for the degree of Master of Science. East Lansing, 1952. P. 104.
- Rollins A. W., Stephenson S.L. Myxogastrid distribution within the leaf litter microhabitat // Mycosphere, 2012. Vol. 3. N 5. P. 543–549.
- Schnittler M. Foliicolous liverworts as a microhabitat for neotropical myxomycetes // Nova Hedwigia, 2001a. Vol. 72. N 1/2. P. 259–270.
- Schnittler M. Ecology of Myxomycetes of a Winter-Cold Desert in Western Kazakhstan // Mycologia, 2001b. Vol. 93. N 4. P. 653–669.
- Schnittler M., Lado C., Stephenson S.L. Rapid biodiversity assessment of a tropical myxomycete assemblage – Maquipu-

- cuna Cloud Forest Reserve, Ecuador // Fungal diversity. 2002. Vol. 9. P. 135–167.
- Snell K. L., Keller H. W.* Vertical distribution and assemblages of corticolous myxomycetes on five tree species in the Great Smoky Mountains National Park // *Myologia*. 2003. Vol. 95. N 4. P. 565–576.
- Stephenson S. L.* Myxomycetes in the laboratory II: moist chamber cultures // *American Biology Teacher*. 1985. Vol. 47. P. 487–489.
- Stephenson S.L.* Distribution and ecology of Myxomycetes in temperate forests I. Patterns of occurrence in the upland forests of southwestern Virginia // *Canad. J. Bot.* 1988. Vol. 66. P. 2187–2207.
- Stephenson S. L., Stempen H.* Myxomycetes. A Handbook of Slime Molds. Portland, Oregon, 2000. 183 p.

Поступила в редакцию 27.12.13

USING OF METHOD OF MOIST CHAMBER IN DISCOVERY OF MYXOMYCETES BIODIVERSITY

A.V. Matveev, V.I. Gmoshinsky, V.P. Prokhorov

Field surveys of myxomycete sporocarps do not provide total reveal of myxomycete diversity. It is necessary to apply rather simple technique of moist chamber for incubation of various fragments of bark, rotten wood, litter and other types of organic matter as an additional inventory method for obtaining plasmodia and sporocarps under laboratory conditions. Sampling techniques, some peculiarities of samples incubation, observation of sporocarps appearance are described in the paper. The advantages of moist chamber technique and the necessity of usage both field surveys and sporocarp obtaining in moisture chambers are discussed. Statistical analysis of data received by both methods ought to be carried out separately.

Key words: myxomycetes, moist chamber technique, biodiversity/

Сведения об авторах: *Матвеев Андрей Владимирович* – аспирант кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ (andrmatveev@gmail.com); *Гмошинский Владимир Иванович* – лаборант кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (rubisco@list.ru); *Прохоров Владимир Петрович* – профессор кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ, докт. биол. наук (prokhorovvp@mail.ru).

УДК 582.542.1-57.087.1

ИЗУЧЕНИЕ *STIPA UCRAINICA* И *STIPA ZALESSKII* (POACEAE) ИЗ РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО И ISSR-АНАЛИЗОВ

Ю.О. Копылов-Гуськов, Т.Е. Крамина

В работе представлены результаты изучения ковыля украинского (*Stipa ucrainica*) и ковыля Залесского (*Stipa zaleskii*) с территории Ростовской обл. с помощью анализа морфологических признаков и ISSR-анализа. Данные, как одномерного и многомерного морфологических анализов, так и распределения ISSR-фрагментов, полученные при изучении растений из трех популяций *Stipa ucrainica* и четырех популяций *Stipa zaleskii*, свидетельствуют о высокой степени различия между видами, что позволяет принять одну из двух существующих точек зрения и говорить о независимости *Stipa ucrainica* и *Stipa zaleskii*.

Ключевые слова: *Stipa ucrainica*, *Stipa zaleskii*, ISSR, морфологический анализ, многомерные методы анализа.

Ковыли (*Stipa* L., Poaceae) – одна из важнейших групп, формирующих степные сообщества. Обычно это дерновинные травы. В степях Восточной Европы основную роль играют перистые ковыли. Несмотря на интенсивное изучение и разработку системы перистых ковылей на протяжении всего XX в. (Смирнов, 1928; Рожевиц, 1934; Клоков, Осычнюк, 1976; Цвелев, 1976; Martinovský, 1980), однако ревизии этой группы продолжают выходить до сих пор (Vázquez, Gutiérrez, 2011; Gonzalo et al., 2013).

В последние годы увеличилось число публикаций по материалам молекулярных исследований ковылей (Shan et al., 2006; Liu et al., 2009; Wagner et al., 2011, 2012; Hamasha et al., 2012; Durka et al. 2013). Однако у таких широко используемых методов молекулярной систематики как анализ последовательностей ядерной (ITS) и хлоропластной ДНК часто не хватает «разрешения», чтобы дать ответ на вопрос о взаимоотношении отдельных таксонов (Hamasha et al., 2012). С недавнего времени активное изучение ковылей идет на микроэволюционном уровне. Ряд таких исследований выполнен европейскими авторами. Например, генетическое разнообразие популяций *S. capillata* L. из Казахстана и Центральной Европы (Wagner et al., 2011), *S. pennata* L. из России, Украины, Румынии, Чехии и Германии (Wagner et al., 2012) и *S. pulcherrima* K.Koch от Центральной Европы до юго-запада России (Durka et al., 2013) изучены методом AFLP. Большинство этих работ показали высокий уровень генетического полиморфизма в центральной части ареала (европейская часть

России для *S. pennata* и *S. pulcherrima*) и снижение его к периферии, но у *S. capillata* полиморфизм был одинаково низким и в предполагаемом ядре ареала (Казахстане) и на его окраинах. Эти исследования, хотя и затрагивают ковыли, распространенные в границах бывшего СССР, но дают слабый охват российской территории и касаются лишь отдельных видов, ареалы которых простираются далеко за пределы России.

Ковыль украинский (*S. ucrainica* P.Smirn.) и ковыль Залесского (*S. zaleskii* Wilensky) распространены преимущественно в России и на Украине. Оба эти вида относятся к секции *Stipa* и вместе с *S. dasyphylla* (Lindem.) Trautv., *S. pontica* P. Smirn. и некоторыми другими мелкими видами образуют сложный комплекс, названный J.O. Martinovský (1980) группой родства *S. dasyphylla*. До сих пор молекулярно-генетическое изучение *S. zaleskii* проводилось только по единичным образцам методом филогенетического анализа по последовательностям ITS ядерной рибосомальной ДНК и участка 3'trnK хлоропластной ДНК с привлечением большого числа других видов *Stipa* и родственных родов (Hamasha et al., 2012). Изученный хлоропластный участок ДНК, а также объединенный набор ядерной и хлоропластной последовательностей не позволяют прояснить филогенетические взаимоотношения между ковылями секции *Stipa*, тогда как согласно Байесовскому дереву, построенному только по ITS, *S. zaleskii* группируется с *S. joannis* Celak., *S. tirsia* Stev., *S. rubens* P.Smirn. и *S. borysthenica* Klok. (там же); *S. ucrainica* попал в одну группу с *S. capillata*.

Ситуация осложняется и тем, что нет единой точки зрения по независимости и морфологическим признакам этих видов. Одни авторы считают их отдельными видами (Смирнов, 1928; Martinovský, 1980), другие (Цвелев, 1976, 2006; Буланый, 2008) включают *S. ucrainica* в состав *S. zaleskii* в качестве подвида. Для решения вопроса об их видовой самостоятельности необходим комплексный подход.

Межмикросателлитные (ISSR) маркеры высоко полиморфны и полезны для изучения генетического разнообразия, филогении и эволюционной биологии (Reddy et al. 2002). Они были использованы для выявления межвидовой гибридизации (Wolfe et al. 1998, Archibald et al. 2004; Kramina et al. 2012). ISSR-маркеры оказались удачным инструментом для изучения генетической структуры и дифференциации двух близких видов *Gentiana* (Zhang et al. 2007). Анализ изменчивости длин межмикросателлитных участков генома был успешно применен и для изучения генетического разнообразия у азиатских видов ковылей – *S. grandis* P. Smirn. (Shan et al., 2006) и *S. purpurea* Griseb. (Liu et al., 2009).

Цель настоящей работы – выяснение взаимоотношений *Stipa ucrainica* и *Stipa zaleskii* на юге европейской части России с привлечением как морфологических, так и молекулярных (ISSR-маркерирование) методов.

Материалы и методы

Анализ морфологических закономерностей мы проводили, опираясь на собранные нами в 2009–2011 гг. в 7 локалитетах Ростовской обл. 86 гербарных образцов изучаемых видов, включая три популяции *S. zaleskii* (43 образца) и четыре популяции *S. ucrainica* (43 образца; табл. 1). При определении растений мы старались обобщить информацию, приводимую в основных сводках по этой группе (Смирнов, 1928; Цвелев, 1976; Слюсаренко, 1977; Martinovský, 1980).

В ходе последующей лабораторной обработки мы отобрали для изучения пять признаков, которые наиболее часто упоминаются в литературных источниках в качестве диагностических:

1) длина нижней цветковой чешуи от кончика каллуса до основания ости (мм);

2) расстояние, на которое краевая полоска волосков не доходит до основания ости (мм);

3) опушение влагалищ листьев вегетативных побегов; в баллах (от 0 до 2): 0 – влагалища голые, 1 – имеются только реснички по краям влагалища и на язычке, 2 – влагалища целиком опушенные;

4) диаметр самого длинного листа вегетативного побега (мм);

5) число волосков на единицу длины абаксиальной стороны листовой пластинки (для удобства измерений за единицу длины мы выбрали величину 2,9 мм).

Помимо указанных мы также выбрали четыре дополнительных признака, которые не фигурируют в определительных ключах при различении указанных видов:

6) длина колонки (скрученного голого сегмента ости), мм;

7) длина сеты (нескрученного волосистого сегмента ости), мм;

8) отношение длины сеты к длине колонки;

9) длина язычка листьев вегетативных побегов.

Обработку данных проводили в программах STATISTICA 6.1 (Stat Soft Inc., 2003) и PAST (Hammer, 2001). Средние значения для двух изученных видов сравнивали по каждому признаку отдельно. Для признаков 1, 4–9 мы использовали t-критерий Стьюдента, для признаков 2 и 3 – U-критерий Манна–Уитни, реализованные в программе STATISTICA. Подобный выбор методов обусловлен тем, что признаки 2 и 3 имеют явно ненормальное распределение: признак 3 – балльный, а распределение признака 2 для *S. ucrainica* резко бимодальное. Для оценки степени разделения изучаемых видов по совокупности морфологических признаков мы применяли анализ главных координат по метрике Гауэра в программе PAST. Из-за того, что в 2011 г. на западе Ростовской обл. было очень мало цветущих ковылей, для многих растений мы смогли изучить только морфологические признаки вегетативной сферы, и они не были включены в анализ главных координат (табл. 1).

Часть гербарных образцов из каждой изученной популяции использовали для ISSR-анализа (табл. 1), выборка составила 23 образца *S. zaleskii* и 25 образцов *S. ucrainica*. Выделение ДНК проводили из высушенных листьев с помощью специализированного набора Nucleo Spin Plant II (Macherey Nagel GmbH, Германия) в соответствии с протоколом производителя.

В качестве праймеров для полимеразной цепной реакции (ПЦР) были использованы 5 олигонуклеотидных последовательностей, комплементарных микросателлитным повторам: HB12 [(CAC)₈GC], HB13 [(GAG)₈GC], M2 [(AC)₈(C/T)G], M4 [(AG)₈(C/T)C] и UBC868 [(GAA)₆]. Праймеры выбирали по результатам предварительного анализа, отдавая предпочтение

Т а б л и ц а 1

Изученные образцы

Номер популяции	Вид	Точка сбора	Число образцов для морфологического анализа [включены в анализ главных координат]	Число образцов для молекулярного анализа
S02	<i>Stipa ucrainica</i>	Ростовская обл., Мясниковский р-н, 3,5 км к северу от хутора Недвиговка (Чулеская балка), разнотравно-дерновинно-злаковая степь. N 47°18'15'' E 39°22'59'' 27.VI 2009 и 10.VI 2011	11 [11]	6
S10	<i>Stipa ucrainica</i>	Ростовская обл., Заветинский р-н, 10 км на северо-восток от хутора Киселевка, типчаково-ковыльная степь на склоне северо-восточной экспозиции. N 47°22'31'' E 44°15'12'' 04.VI 2010	19 [19]	9
S17	<i>Stipa ucrainica</i>	Ростовская обл., Орловский р-н, 3,5 км к восток-северо-востоку от пос. Маныч, степной склон 3° южной экспозиции. N 46°26'40'' E 42°45'17'' 17.VI 2011	7 [0]	5
S18	<i>Stipa ucrainica</i>	Ростовская обл., Орловский р-н, 3,5 км к северо-северо-востоку от пос. Маныч, степной склон 1° южной экспозиции. N 47°27'37'' E 42°43'59'' 17.VI 2011	6 [6]	5
S01	<i>Stipa zalesskii</i>	Ростовская обл., Мясниковский р-н, 2 км к северо-востоку от хутора Недвиговка, разнотравно-дерновинно-злаковая степь. N 47°17'02'' E 39°22'54'' 09.VI 2011	23 [7]	8
S11	<i>Stipa zalesskii</i>	Ростовская обл., Куйбышевский р-н, 1,5 км к северу от пос. Лысогорка, разнотравно-типчаково-ковыльная степь на склоне восточной экспозиции. N 47°43'20'' E 39°12'33'' 11.VI 2010	14 [4]	9
S14	<i>Stipa zalesskii</i>	Ростовская обл., Родионово-Несветайский р-н, 3 км к западу от с. Персиановка, степной склон южной экспозиции 10° на правом берегу р. Тузлов. N 47°31'40'' E 39°23'19'' 11.VI 2011	6 [1]	6

тем, которые давали не менее трех полос при электрофорезе продуктов ПЦР. Отжиг праймеров НВ12, НВ13 проводили при $t = 48,5^{\circ}\text{C}$; UBC868, М2 – при $t = 50^{\circ}\text{C}$; М4 – при $t = 52^{\circ}\text{C}$. Реакционная смесь (20 мкл) содержала 10–20 нг ДНК, 20 пмолей праймера и

готовый реакционный микс МаGMix (200 мкМ каждого dNTP, 1,5 мМ MgCl₂, 1,5 ед. Taq-полимеразы и буфер, Диалат ЛТд, Россия). ПЦР реакцию с предварительной денатурацией (95°С – 3 мин) проводили в амплификаторе MJ Research PTC-220 DNA Engine

Dyad (Bio-Rad Ltd., США) в течение 35 циклов в режиме: денатурация при 94°C – 30 с, отжиг при соответствующей температуре – 30 с, элонгация при 72°C – 40 с (прибавление 2 с на каждый цикл) (Крамина, Шанцер, 2010; Kramina et al., 2012).

Разделение продуктов ПЦР проводили с помощью электрофореза в 1,7%-м агарозном (Amresco) геле в 0,5-кратном трис-боратном буфере с окрашиванием бромидом этидия (0,5 мкг/мл) при 125 В и фотографировали цифровым фотоаппаратом. Полученные фотографии гелей анализировали в программе Cross Checker 2.91 (Buntjer, 2000). В результате анализа была получена бинарная матрица присутствия/отсутствия фрагментов одинаковой длины, которая и подвергалась дальнейшему анализу.

Мы подсчитали общее число фрагментов и проанализировали их распределение между изучаемыми видами, а кроме того, определили число полиморфных локусов как для выборки в целом, так и для каждого вида в отдельности (локус считали полиморфным, если его встречаемость находилась в интервале 5–95%). Выявлено также число диагностических маркеров, т.е. тех, которые встречаются у всех образцов одного вида и полностью отсутствуют у второго.

Для ординации образцов по степени их генетического родства в пространстве небольшой размерности был применен метод главных координат, реализованный в программе PAST (Hammer et al., 2001). В качестве меры генетического сходства образцов использовался коэффициент Жаккара (Крамина, Шанцер, 2010).

Анализ популяционной структуры проводили методом Байеса в программе Structure 2.3 (Pritchard, et al., 2000; Falush et al., 2007; Pritchard et al., 2009), которая оценивает вероятность разбиения выборки на K популяций на основании расчета частот аллелей в каждой из этих гипотетических популяций путем байесовского анализа методом марковских цепей Монте Карло. Анализ проводили с использованием модели генетического смешения (admixture) и скоррелированности частот аллелей в разных популяциях (Крамина, Шанцер, 2010). Предварительный выбор стартовой точки марковской цепи (burn in) проводили в течение 50 тыс. итераций, с последующим построением марковской цепи в течение 500 тыс. итераций для значения K , равного 1–7 в семи повторностях для каждой величины K . Истинную величину K оценивали как наименьшее значение, при котором график зависимости логарифма апостериорной вероятности от K достигает плато (Pritchard et al., 2009).

Результаты

Попарное сравнение показало, что по всем «основным» признакам виды достоверно различаются (p -value < 0,01). Растения *S. zaleskii* по сравнению с *S. ucrainica* имеют более крупные нижние цветковые чешуи, краевая полоска волосков на которых в 90,3% случаев доходит до основания ости, если же не доходит, то не более чем на 1,5 мм (табл. 2). Помимо этого у *S. zaleskii* всегда опущены влагалища листьев вегетативных побегов, листья толще, и на них практически нет волосков с нижней (наружной) стороны. Мы также обнаружили достоверные отличия и по двум из четырех «дополнительных признаков». А именно, у *S. zaleskii* сета оказалась короче, чем у *S. ucrainica*, и длины сеты и колонки различаются слабее – соотношение длины сеты к длине колонки в среднем 2,56 против 3,29 у *S. ucrainica*. По длине колонки и длине язычков достоверных отличий между видами мы не обнаружили.

По результатам анализа главных координат 12 образцов *S. zaleskii* и 36 образцов *S. ucrainica* на плоскости первой и второй координат они образовали три хорошо разделенные группы: точки *S. zaleskii* образовали отдельную группу, а точки *S. ucrainica* распались на две группы (рис. 1). Причем, «нижняя» группа точек *S. ucrainica* образована исключительно образцами из популяции S10. Из рис. 1 видно, что точка образца S02-2 попадает в «верхнюю» группу точек *S. ucrainica*. Первая и вторая главные координаты описывают 43 и 17% разброса данных соответственно.

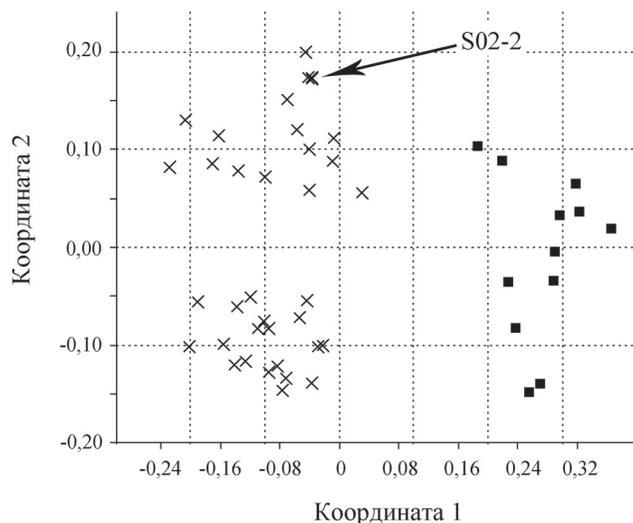


Рис. 1. Результаты анализа главных координат по девяти морфологическим признакам. × – *Stipa ucrainica*; ■ – *Stipa zaleskii*

Анализ главных координат, проведенный по общей матрице присутствия/отсутствия ISSR-маркеров, также показал, что виды хорошо разделяются (рис. 2). Первая и вторая главные координаты описывают 42 и 10% разброса данных соответственно. На рис. 2 один из образцов *S. ucrainica* (S02-2) расположен сильно в стороне от основных двух групп. Мы сочли этот образец выбросом и не включали в последующие анализы.

В общей сложности мы получили 58 различных ISSR-фрагментов, из которых полиморфизм проявили 34 (58,6%). Для *S. ucrainica* обнаружили 24 полиморфных локуса, для *S. zalesskii* – 19. Для обоих видов найдены диагностические маркеры: 3 для *S. ucrainica* и 4 для *S. zalesskii* (табл. 3). Обнаружен также один уникальный маркер для популяции S14. Это фрагмент длиной порядка 400 п.н., амплифицированный с праймера HB13.

Байесовский анализ, проведенный в программе Structure, показал, что с наибольшей вероятностью изучаемая выборка разбивается на 2, 3 и 5 групп

(рис. 3). При разбиении на две группы все образцы почти со стопроцентной апостериорной вероятностью относятся программой к двум определенным заранее видам (рис. 4). При разбиении на три группы образцы *S. zalesskii* демонстрируют генетическую однородность, а внутри *S. ucrainica* выделяются две группы, не связанные с популяционной принадлежностью. При разбиении на пять групп при различных запусках анализа были получены два варианта результатов: *S. zalesskii* либо был однороден, либо внутри него четко выделялась популяция S14. *S. ucrainica* всегда был разнородным. Истинную величину К оценивали как наименьшее значение, при котором график зависимости логарифма апостериорной вероятности от К достигает плато (Pritchard et al., 2009).

Обсуждение

Полученные результаты по морфологическим признакам полностью соответствуют литературным данным о различиях *S. zalesskii* и *S. ucrainica* по изученным признакам на юге европейской части России

Таблица 2

Сравнение *S. ucrainica* и *S. zalesskii* по морфологическим признакам

Признак	<i>S. ucrainica</i>	<i>S. zalesskii</i>	Сравнение видовых средних по критерию Стьюдента (p-value)	Сравнение видовых средних по критерию Манна–Уитни (p-value)
Длина нижней цветковой чешуи, мм	13,9 (17,0 ± 1,2) 20,2	16,5 (19,5 ± 1,6) 22,7	0,0084	–
Краевая полоска волосков не доходит до основания ости, мм	0,0 (2,9 ± 1,6) 8,4	0 (0,1 ± 0,3) 1,5	–	0,000000
Опушение влагалищ листьев вегетативных побегов (баллы от 0 до 2)*	0 [0 : 0 : 0] 2	1 [1 : 1 : 2] 2	–	0,000000
Диаметр листовой пластинки, мм	0,36 (0,54 ± 0,10) 0,76	0,46 (0,76 ± 0,13) 1,12	0,000058	–
Число волосков на у.е. (2,9 мм) нижней стороны листа	0 (12,0 ± 6,0) 28	0 (0,1 ± 0,5) 8	0,000000	–
Длина колонки, мм	59 (76,1 ± 11,8) 97	60 (81,6 ± 10,7) 95	0,159	–
Длина сеты, мм	208 (247,7 ± 31,5) 330	161 (207,2 ± 35,6) 275	0,000523	–
Отношение длины сеты к длине колонки	2,65 (3,29 ± 0,37) 3,98	1,93 (2,56 ± 0,44) 3,57	0,000001	–
Длина язычка листьев вегетативных побегов	0,8 (1,43 ± 0,46) 3,0	0,8 (1,28 ± 0,29) 1,8	0,295	–

Примечание. Формат представления результатов: минимальное значение (**среднее арифметическое** ± стандартное отклонение среднего) максимальное значение.

*Минимальное значение [нижняя квартиль : **медиана** : верхняя квартиль] максимальное значение.

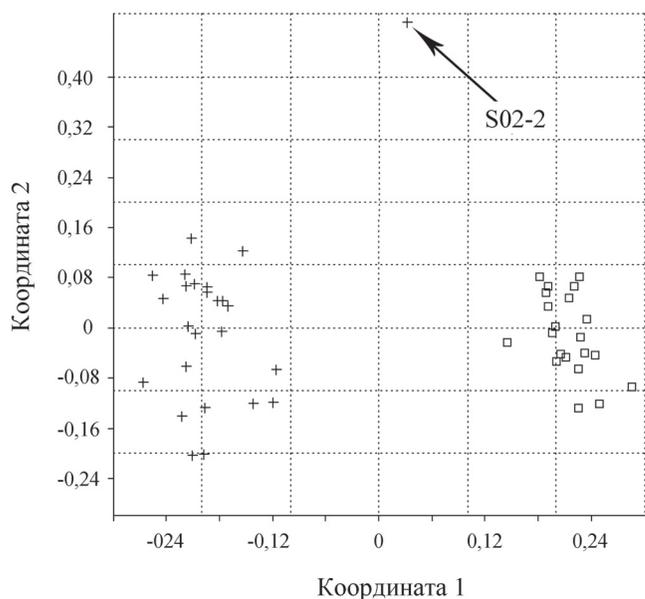


Рис. 2. Результаты анализа главных координат, проведенного по присутствию/отсутствию каждого из 58 ISSR-маркеров у изучаемых видов ковылей. + – *Stipa ucrainica*; □ – *Stipa zalesskii*

(Смирнов, 1928; Цвелев, 1976, 1986; Слюсаренко, 1977). Это демонстрируют методы как одномерного, так и многомерного анализа. Разделение *S. ucrainica* на две группы (рис. 1) может быть связано, на наш взгляд, с тем, что популяция S10, образовавшая «нижнюю» группу и отсутствующая в «верхней», расположена на юго-западе Ергенинской возвышенности, где экологические условия более аридные.

Представляют интерес признаки, которые не используются в определительных ключах, но по которым были обнаружены достоверные отличия между видами – длина сетки и соотношение длины сетки и колонки. Несмотря на то что исследуемая выборка невелика, получена она из региона перекрывания довольно широких ареалов исследуемых видов, а в подобных районах отличия между настоящими (даже близкими) видами часто усиливаются (Воронцов, 1968). С этим отчасти связано и то, что мы не включили в работу близкий к исследуемому вид *S. pontica*: достоверных данных о его произрастании в Ростовской обл. нет, а сравнивать *S. ucrainica* и *S. zalesskii* из Ростовской обл. с *S. pontica* из других регионов нам представилось нецелесообразным для настоящей работы.

Анализ главных координат по результатам исследования ISSR-маркеров также подтвердил различия между изучаемыми видами в Ростовской обл. Значительные отличия образца S02-2 от остальной выборки *S. ucrainica* связаны, как мы полагаем, с не-

удачным выделением ДНК из материала, так как по морфологическим признакам данный образец не выбивается из общей картины распределения (рис. 1). Таким образом, ISSR-анализ полностью подтвердил данные морфологического исследования.

Анализ распределения ISSR-фрагментов показал несколько более высокое генетическое однообразие *Stipa zalesskii* по сравнению с *S. ucrainica* для нашей выборки, что выражается в меньшем числе полиморфных маркеров и большем диагностических (табл. 3). Подобная картина может быть связана с довольно узкой территорией сбора материала (только Ростовская обл.). А так как ареал *S. zalesskii* доходит на востоке до юга Сибири, то распространять тезис о низкой генетической изменчивости *S. zalesskii* на весь вид нам представляется невозможным. Согласно методическим рекомендациям (Pritchard et al., 2009), оценкой истинного числа групп в нашей выборке следует считать $K = 2$, поэтому даже выделение в некоторых запусках байесовского анализа образцов из популяции S14 в отдельную группу мы полагаем проявлением большего генетического своеобразия этой популяции. С технической точки зрения это может быть связано с наличием у всех шести взятых для анализа образцов этой популяции одного уни-

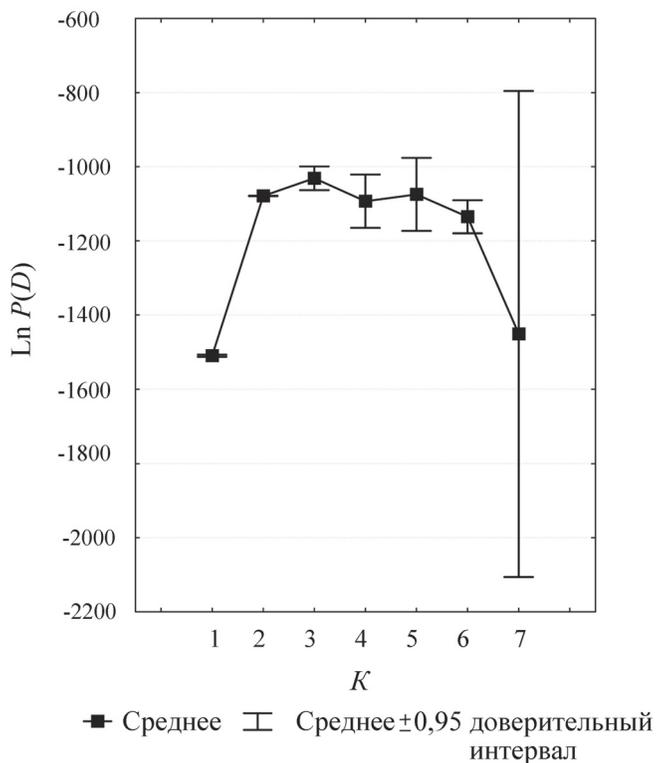


Рис. 3. График зависимости логарифма апостериорной вероятности разбиения выборки на K групп от числа таких групп

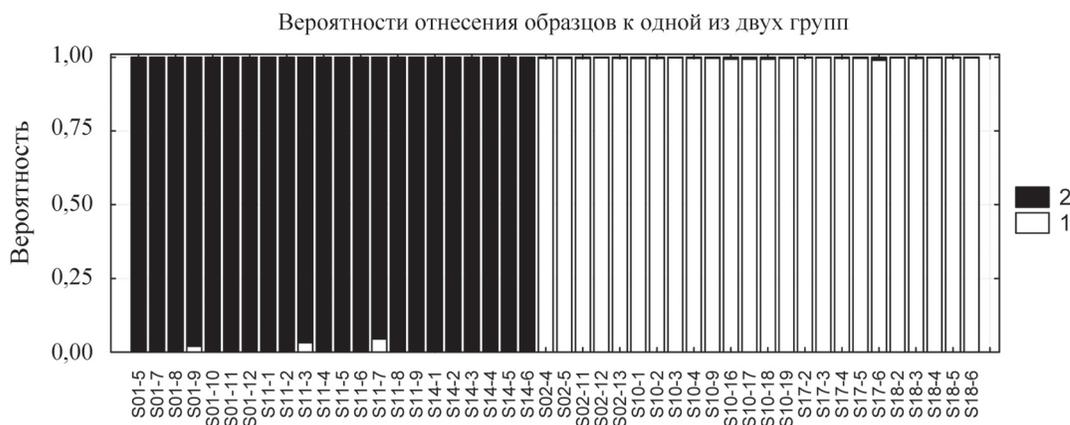


Рис. 4. Вероятность отнесения каждого образца к одной из двух предполагаемых групп по результатам байесовского анализа

Таблица 3

Распределение ISSR-фрагментов

Общее число фрагментов	58	
Общее число полиморфных локусов (встречаемость > 5%)	34	
	<i>Stipa ucrainica</i>	<i>Stipa zaleskii</i>
Число полиморфных локусов (встречаемость > 5%)	24	19
Число диагностических маркеров	3	4

кального маркера (см. Результаты). Очевидно, что результаты байесовского анализа полностью согласуются с результатами морфологического анализа и анализа распределения ISSR-фрагментов.

Таким образом, комплексный подход с использованием морфологического, байесовского анализов и анализа распределения ISSR-фрагментов однознач-

но подтвердил различия между ковылем украинским (*Stipa ucrainica*) и ковылем Залесского (*Stipa zaleskii*) для территории Ростовской обл.

Авторы выражают благодарность О.Н. Деминой, П.А. Волковой, З.В. Гершельман и Д.Ф. Лыскову за помощь на полевом этапе исследования, а также М. Нобису за рецензирование и ценные замечания.

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ № 14-04-01094 А.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буланый Ю.И. Флористические материалы и ключ для определения ковылей (*Stipa* L., Poaceae) Саратовской области // Вестн. Саратовского государственного аграрного университета им. Н.И. Вавилова. 2008. № 8. С. 8–10.
- Воронцов Н.Н. Дивергенция близких видов на стыках их ареалов // Проблемы эволюции. Т. 1. Новосибирск, 1968. С. 202–207.
- Клоков М.В., Осычнюк В.В. Ковыли Украины // Новости систематики высших и низших растений. Киев, 1976. С. 7–92.
- Крамина Т.Е., Шанцер И.А. Анализ спонтанной гибридизации двух диплоидных видов *Lotus* (Fabaceae) в Волгоградской области // Бот. журн. 2010. Т. 95. № 6. С. 93–106.
- Рожевиц Р.Ю. Ковыль – *Stipa* L. // Флора СССР. Т. 2. Л., 1934. С. 79–112.
- Слюсаренко Л.П. *Stipa* – Ковыль // Злаки Украины. Киев, 1977. С. 405–424.
- Смирнов П.А. *Stipa* L. – Ковыль // Флора Юго-Востока европейской части СССР. Л., 1928. Вып. 2. С. 98–118.
- Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.
- Цвелев Н.Н. О ковылях (*Stipa* L., Gramineae) Украины // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91 Вып. 1. С. 116–123.
- Цвелев Н.Н. Poaceae Barnhart (Gramineae Juss.) // Конспект флоры Кавказа. Т. 2. СПб., 2006. С. 248–378.
- Archibald J. K., Wolfe A. D., Johnson S. D. Hybridization and gene flow between a day- and night-flowering species of *Zaluzianskya* (Scrophulariaceae, tribe Manuleeae) / Amer. J. Bot. 2004. Vol. 91. N 9. P. 1333–1344.

- Buntjer J. B. Cross Checker: computer assisted scoring of genetic AFLP data // Plant and animal genome, VIII Conference. San Diego, CA, January 9–12, 2000.
- Durka W. et al. Extreme genetic depauperation and differentiation of both populations and species in Eurasian feather grasses (*Stipa*) // Plant Syst. Evol. 2013. Vol. 299. P. 259–269.
- Falush D., Stephens M., Pritchard J. Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles // Mol. Ecol. Notes. 2007. Vol. 7. P. 574–578.
- Gonzalo R., Aedo C., García M. A. Taxonomic revision of the Eurasian *Stipa* subsections *Stipa* and *Tirsae* (Poaceae) // Syst. Bot. 2013. Vol. 38, N 2. P. 344–378.
- Hamasha H.R., von Hagen K.B., Röser M. *Stipa* (Poaceae) and allies in the Old World: molecular phylogenetics realigns genus circumscription and gives evidence on the origin of American and Australian lineages // Plant Syst. Evol. 2012. Vol. 298. P. 351–367.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4. N 1. 9 p.
- Kramina T. E., Degtjareva G. V., Meschersky I. G. Analysis of hybridization between tetraploid *Lotus corniculatus* and diploid *Lotus stepposus* (Fabaceae-Loteae): morphological and molecular aspects // Plant Syst. Evol. 2012. Vol. 298. P. 629–644.
- Liu, W.S., Dong, M., Song, Z.P., Wei, W. Genetic diversity pattern of *Stipa purpurea* populations in the hinterland of Qinghai-Tibet Plateau // Annals of Applied Biology 2009. Vol. 154. P. 57–65.
- Martinovský J.O. *Stipa* // Flora Europaea. Vol. 5: Alismataceae to Orchidaceae (Monocotyledones). Cambridge etc., 1980. P. 247–252.
- Pritchard J. K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. 2000. Vol. 155. P. 945–959.
- Pritchard J. K., Wen X., Falush D. Documentation for *structure* software: Version 2.3 [Электронный ресурс]. 2009. Режим доступа: <http://pritchardlab.stanford.edu/structure.html>
- Reddy M. P., Sarla N., Siddiq E.A. Inter simple sequence repeat (ISSR) polymorphism and its application in plant breeding // Euphytica. 2002. Vol. 128. P. 9–17.
- Shan D., Zhao M., Han B., Han G. Examining the genetic diversity of *Stipa grandis* under various grazing pressures // Acta Ecologica Sinica. 2006. Vol. 26, N 10. P. 3175–3183.
- StatSoft, Inc. STATISTICA (data analysis software system), version 6.1. 2003. www.statsoft.com.
- Vázquez F.M., Gutiérrez M. Classification of species of *Stipa* with awns having plumose distal segments // Telopea. 2011. Vol. 13. N 1. 2. P. 155–176.
- Wagner V., Durka W., Hensen I. Increased genetic differentiation but no reduced genetic diversity in peripheral vs. central populations of a steppe grass // Amer. J. Bot. 2011. Vol. 98. N 7. P. 1173–1179.
- Wagner V., Treiber J., Danihelka J., Ruprecht E., Wesche K., Hensen I. Declining genetic diversity and increasing genetic isolation toward the range periphery of *Stipa pennata*, a Eurasian Feather Grass // International Journal of Plant Sciences. 2012. Vol. 173. N 7. P. 802–811.
- Wolfe A. D., Xiang Q.-Y., Kephart S. R. Assessing hybridization in natural populations of *Penstemon* (Scrophulariaceae) using hypervariable inter simple sequence repeat markers // Mol. Ecol. 1998. Vol. 7. P. 1107–1125.
- Zhang X.-L., Yuan Y.-M., Ge X.-J. Genetic structure and differentiation of *Gentiana atunsiensis* W. W. Smith and *G. striolata* T. N. Ho (Gentianaceae) as revealed by ISSR markers // Bot. J. Linn. Soc. 2007. Vol. 154. P. 225–232.

Поступила в редакцию 30.12.13

MORPHOLOGICAL AND ISSR DATA FOR *STIPA UCRAINICA* AND *STIPA ZALESSKII* (POACEAE) FROM THE ROSTOV REGION

Yu.O. Kopylov-Guskov, T.E. Kramina

Results of morphological and ISSR analyses of *Stipa ucrainica* and *Stipa zaleskii* from territory of the Rostov Region are presented. The results of all analyses we conducted – unidimensional and multidimensional morphological analyses, analysis of ISSR markers distribution – suggest a high level of differences between *Stipa ucrainica* and *Stipa zaleskii* so these species should not be united.

Key words: *Stipa ucrainica*, *Stipa zaleskii*, ISSR, morphological analysis, multidimensional scaling, Bayesian analysis.

Сведения об авторах: Копылов-Гуськов Юрий Олегович – аспирант кафедры высших растений биологического факультета МГУ (yugrez-kg@yandex.ru); Крамина Татьяна Евгеньевна – ст. преподаватель кафедры высших растений биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (tkramina@yandex.ru).

УДК 581.1

РАЗРАБОТКА НЕТРАВМИРУЮЩЕГО МЕТОДА ОПРЕДЕЛЕНИЯ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ЛИСТЬЕВ ОРХИДНЫХ (НА ПРИМЕРЕ *DACTYLORHIZA MACULATA* (L.) SOÓ)

О.А. Маракаев, Ю.В. Богомолов, А.В. Сидоров, Н.В. Загоскина

Предложен нетравмирующий метод оценки ассимиляционной поверхности у *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae), позволяющий определять площадь листьев и накопление в них сухой массы без удаления органов с растений. Используются четыре показателя – длина, максимальная ширина, площадь, отношение максимальной ширины к длине, а также содержание сухой массы. Впервые для *D. maculata* проведен детальный анализ листьев с установлением их формы, расположения на цветоносном стебле и физиологических характеристик. Площадь и сухая масса листа *D. maculata* могут быть определены косвенно – путем измерения длины и максимальной ширины листа и последующим расчетом с использованием эмпирических уравнений.

Ключевые слова: орхидные, *Dactylorhiza maculata*, площадь листа, сухая масса, регрессионный анализ.

Представители семейства Орхидные (Orchidaceae), крупнейшего среди однодольных растений и насчитывающего более 25 тыс. видов, крайне ограничено изучены с позиций физиологии и до настоящего времени являются для нее нетрадиционным объектом исследования. Это в полной мере касается видов произрастающих как в тропических и субтропических широтах (Hew, Yong, 2004), так и в умеренном климате северного полушария (Марковская и др., 2007; Vakhrameeva et al., 2008).

В нашей стране произрастает более 130 видов орхидных, из которых многие являются редкими и внесены в Красную книгу Российской Федерации и региональные Красные книги (Горохова, Маракаев, 2004; Варлыгина, 2011), что, вероятно, и препятствует исследованию их физиологических особенностей.

Важнейшей частью работ по сохранению орхидных в природных местообитаниях должны стать мониторинговые исследования их ценопопуляций. Наряду с определением их численности и возрастного состава актуальной является оценка жизнеспособности особей. В большинстве случаев для этого используются морфометрические параметры – высота побега, число листьев, их линейные размеры, количество цветков и плодов в соцветии, семенная продуктивность и др. (Заугольнова и др., 1988). Такие морфофизиологические показатели как площадь листьев и содержание в них сухой массы, характеризующие величину ассимилирующей поверхности и уровень фотосинтетической активности, до настоящего времени

не применяются для оценки жизненного состояния особей орхидных при проведении мониторинга их ценопопуляций. Между тем именно по этим параметрам можно достаточно объективно судить о физиологическом состоянии растения.

Известно, что площадь листа и его весовые характеристики – важнейшие показатели функционирования фотосинтетического аппарата, которые свидетельствуют о потенциальной фотосинтетической продуктивности растений (Мокроносов и др., 2006). Содержание сухой массы в листьях отражает динамическое равновесие между процессами биосинтеза ассимилятов при фотосинтезе и их использования в дыхании (Головкин, 1999).

Следует также подчеркнуть, что традиционные методы определения площади листьев и содержания в них сухой массы не могут в полной мере использоваться при изучении орхидных (Баславская, Трубецкова, 1964; Практикум по физиологии растений, 1990). В частности, определение площади методом отпечатков в наибольшей степени подходит для плоскостных листьев, тогда как у орхидных они часто бывают сложены продольно, либо их края приподняты у основания листовой пластинки. Кроме того, они могут вертикально отстоять от стебля под острым углом, что также вызывает методические затруднения при снятии отпечатка. Методы высечек и планиметрирования при определении площади листьев у орхидных требуют их повреждения или удаления с растений, чего нельзя допустить при работе с ред-

кими видами. По этой же причине невозможно использование сканирования листьев с последующим определением их площади с помощью графических компьютерных программ. Определение содержания сухой массы весовым методом подразумевает высушивание отобранных листьев, что трудоемко и опять же связано с травмированием растений, которое негативно скажется на их росте и развитии.

В связи с этим необходима разработка относительно простого нетравмирующего метода, обеспечивающего оценку площади и массы листьев орхидных с высокой производительностью, без отделения листьев от растений и с достаточно высокой точностью. Таким критериям удовлетворяет использование уравнений линейной регрессии, которые косвенно, на основе измерения линейных размеров листьев (длины и ширины), позволяют рассчитывать их площадь и массу. Подобные математические модели в настоящее время активно разрабатываются. Так, для хвойных растений предложены аллометрические уравнения для расчета площади листьев на одной ветви и во всей кроне, а также массы листьев (Monserud, Marshall, 1999). Линейные и полиномиальные уравнения разработаны для расчета площади листьев ряда сельскохозяйственных и технических культур, а также декоративных растений (Медведева, 2009; Pinto et al., 2004; Ramirez-Builes et al., 2008).

В большинстве математических линейных моделей для расчета площади листа (S) предлагаются уравнения следующего вида: $S = f \cdot a \cdot b$, где a – наибольшая ширина листа, b – длина листа, f – поправочный коэффициент. Такой подход в зависимости от видовой и сортовой принадлежности растений, а также формы их листовой пластинки позволяет получать более или менее адекватные результаты. Отметим, что для некоторых геометрических форм (например, для эллиптической или треугольной) поправочный коэффициент известен, однако для других форм листьев вычисление его точного значения является открытой задачей.

Необходимо также отметить, что большинство имеющихся в настоящее время математических моделей позволяют рассчитать лишь площадь ассимиляционной поверхности, и разработаны они, в основном, для двудольных растений. Что касается представителей однодольных, к числу которых принадлежат орхидные, то основное внимание среди них обращено на злаковые культуры, определение площади поверхности листьев для которых имеет первостепенное значение в связи с необходимостью оценки фотосинтетической продуктивности посевов (Беденко, 2005; Sezer et al., 2009).

У орхидных подобные работы были проведены лишь с тропическим родом *Phalaenopsis*. Для четырех его гибридов, выращиваемых в контролируемых условиях закрытого грунта, предложены формулы расчета площади листьев: $S = a \cdot K$, где a – коэффициент, K – произведение длины на максимальную ширину листа, а также содержания в них сухой массы: $\ln M = -a + b \cdot \ln K$, где a , b – коэффициенты, K – произведение длины на максимальную ширину листа (Chen, Lin, 2004). Особенности листьев растений тропического рода (их форма, толщина, фотосинтетическая продуктивность и др.) не позволяют использовать эти формулы для орхидных, произрастающих в умеренном климате России, для которых подобные математические модели до настоящего времени отсутствуют.

Цель настоящего исследования – разработка нетравмирующего метода определения площади и сухой массы листьев *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae), основанной на измерении их линейных размеров. В связи с этим рассматривается возможность построения линейных регрессионных уравнений зависимости площади поверхности и сухой массы листа от произведения его длины на максимальную ширину. Для оценки площади поверхности и сухой массы листа предлагается линейная регрессионная модель следующего вида: $X = K \cdot L \cdot W$, где K – коэффициент линейной регрессии, L – длина листа, W – максимальная ширина листа. Параметр K представляет собой поправочный коэффициент, являющийся оценкой отношения площади листа к площади описанного около него прямоугольника длины L и ширины W . Этот коэффициент может различаться для каждой формы листа, что требует построения соответствующих регрессионных моделей.

Материалы и методы

Объектом исследования являлись генеративные растения пальчатокоренника пятнистого – *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (семейство Orchidaceae), произрастающие в естественных условиях центрально-европейской части России (Ярославская обл.). Этот вид достаточно широко распространен на территории России (Вахрамеева, 2000). Характеристики его листьев во многом схожи с таковыми у ряда других тубероидных орхидных (например, у представителей родов *Dactylorhiza*, *Orchis*, *Gymnadenia*, *Platanthera*, *Herminium* и др.), что позволяет использовать их в качестве модельных при разработке математических способов определения площади и содержания сухой

массы. Растения для исследования были собраны в третью декаду июня 2007 г. в фазу цветения растений, когда их листовая аппарат был полностью сформирован. Генеративные особи имели хорошо развитые срединные нормальные зеленые листья (Смирнова, 1990). Среди них выделяли нижний, средние и верхний листья. Низовые (чешуевидные, влагалищные) и верхушечные (брактеи) листья в работе не учитывали. Интенсивность естественного освещения на уровне срединных листьев в полуденные часы не превышала 25 000 лк.

Определяли длину (L) и максимальную ширину (W) листьев, местонахождение наибольшей их ширины – ближе к основанию, посередине или ближе к верхушке. Выделение форм листовых пластинок осуществляли по отношению их длины к ширине и расположению максимальной ширины (Васильев и др., 1988). Всего было проанализировано 56 особей и 195 листьев. Размеры выборок листьев каждой формы представлены в табл. 1.

Определение площади поверхности листьев (S) проводили методом отпечатков (Практикум по физиологии растений, 1990), который обеспечивал высокую точность благодаря отделению ассимиляционных органов от стеблей растений.

Сырую массу листьев определяли через три часа с момента сбора растений в природе. Сухую массу (M) устанавливали после их высушивания до постоянного веса в течение двух-трех часов при температуре 100–105°C (Баславская, Трубецкова, 1964). Рассчитывали содержание воды, а также поверхностную массу листьев как отношение массы (г) к площади (дм²), а

их удельную поверхность как отношение площади (дм²) к массе (г).

Статистическую обработку полученных экспериментальных данных проводили по стандартным методикам (Зайцев, 1984). Для численных расчетов применяли программу Excel'2007. Использовали встроенные статистические функции для вычисления выборочного коэффициента корреляции, коэффициентов линейной регрессии, двустороннего обратного t -распределения Стьюдента, а также базовые алгебраические функции. В таблицах представлены средние арифметические величины (x), их средние квадратические отклонения (σ), ошибки средней арифметической (m) и коэффициенты вариации (C_v). Достоверность различий между вариантами устанавливали с помощью критерия Стьюдента (при уровне значимости $p \leq 0,05$).

Для построения регрессионной математической модели использовали следующие параметры листьев: длина (L), максимальная ширина (W), площадь поверхности (S) и сухая масса (M). Для установления зависимости площади и сухой массы листовой пластинки от ее длины и ширины использовали линейные регрессионные модели. Их параметры (линейные коэффициенты моделей) получены стандартным для регрессионного анализа методом наименьших квадратов (Зайцев, 1984; Дрейпер, Смит, 2007). После нахождения параметров моделей рассматривали нулевую гипотезу о независимости результативных переменных (площади и сухой массы листа) от факторной переменной (параметра LW). Значимость полученных коэффициентов проверяли

Т а б л и ц а 1

Распределение листьев разных форм на стебле *D. maculata* (шт.)

Форма листа	Нижний лист	Средние листья	Верхний лист	Число листьев
Широколанцетный	20	3	0	23
Обратнойцевидный	10	2	0	12
Продолговато-ланцетный	8	17	0	25
Продолговато-обратнойцевидный	9	8	0	17
Продолговато-линейный	3	43	27	73
Линейный	6	12	3	21
Линейно заостренный	0	0	24	24
Число листьев	56	85	54	195

с помощью *t*-критерия Стьюдента при уровне значимости $p \leq 0,01$.

Результаты

Пальчатокоренник пятнистый принадлежит к орхидным с тубероидной жизненной формой. Для него характерна большая изменчивость размеров, формы и окраски листьев, что может быть следствием генетической неоднородности особей в ценопопуляциях, возможностью образования многочисленных гибридных форм, возрастным состоянием растений, условиями произрастания и др. В связи с этим разработка математических моделей для расчета площади поверхности листьев *D. maculata* и содержания в них сухой массы потребовала критического подхода к выделению форм листовых пластинок, поскольку разработанные шкалы для данного вида до настоящего времени отсутствуют.

На основе соотношения линейных размеров (длины и ширины) и расположения их максимальной ширины нами были выделены семь форм срединных нормальных зеленых листьев у генеративных особей *D. maculata*: широколанцетные, продолговато-ланцетные, продолговато-линейные, обратнойцевидные, продолговато-обратнойцевидные, линейные и линейно заостренные листья (табл. 2). Изучение

их расположения на стебле показало, что широколанцетные, обратнойцевидные, продолговато-ланцетные и продолговато-обратнойцевидные листья, длина которых превышает ширину в 2–5 раз, занимают нижнее и среднее положения (табл. 1). Листья с длиной более чем в 5 раз превышающей ширину (продолговато-линейные и линейные) могут быть нижними, средними и верхними. Листья линейно-заостренной формы располагаются исключительно в верхней части стебля. При этом форма нижнего листа *D. maculata* сильно варьирует, но преобладающей является широколанцетная. Средние листья также существенно различаются по форме, хотя наиболее часто среди них встречается продолговато-линейная. У верхнего листа отмечено три формы – линейно заостренная, линейная и продолговато-линейная, с преобладанием последней.

Морфометрические характеристики листьев *D. maculata* свидетельствуют о том, что наибольшая их длина характерна для продолговато-линейной и линейной их форм, а наименьшая – для широколанцетных и обратнойцевидных (табл. 3). При этом ширина широколанцетных, обратнойцевидных, продолговато-ланцетных и продолговато-обратнойцевидных листьев практически одинакова и на 21–62% превышает значения, установленные для листьев

Т а б л и ц а 2

Параметры форм листьев у генеративных особей *D. maculata*

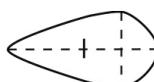
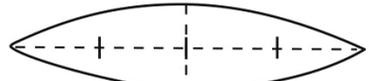
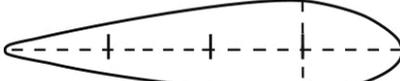
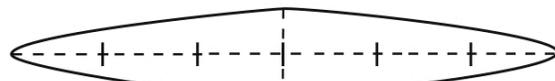
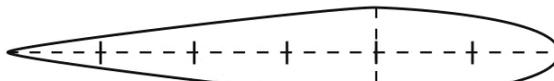
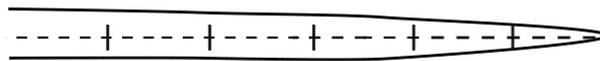
Длина превышает ширину	Максимальная ширина находится	
	посередине листа	ближе к верхушке листа
в 2,0–3,5 раза	 Широколанцетный	 Обратнойцевидный
в 3,6–5,0 раза	 Продолговато-ланцетный	 Продолговато-обратнойцевидный
более чем в 5 раз	 Продолговато-линейный	 Линейный
	 Линейно заостренный	

Таблица 3

Морфологические параметры листьев *D. maculata*

Форма листа	Параметры*	Длина, см	Ширина, см	Площадь, см ²	Сырая масса, г	Сухая масса, г	Содержание воды, г	Содержание воды, %
Широколанцетная	x	8,7	2,9	20,9	0,45	0,05	0,40	87,0
	σ	2,75	0,64	10,12	0,315	0,032	0,284	3,97
	m	0,56	0,13	2,07	0,074	0,008	0,067	0,94
	C_{12} , %	31,5	22,2	48,5	69,5	61,5	70,8	4,56
Обратно-яйцевидная	x	8,6	2,9	20,3	0,42	0,05	0,37	86,4
	σ	1,82	0,56	7,40	0,218	0,025	0,194	2,20
	m	0,53	0,16	2,14	0,073	0,008	0,065	0,73
	C_{12} , %	21,1	19,0	36,4	52,0	45,9	53,2	2,6
Продолговато-ланцетная	x	12,4	2,9	27,6	0,63	0,07	0,56	88,3
	σ	2,50	0,48	10,29	0,331	0,032	0,300	2,08
	m	0,49	0,09	2,02	0,075	0,007	0,068	0,47
	C_{12} , %	20,2	16,4	37,2	52,3	45,4	53,3	2,35
Продолговато-обратно-яйцевидная	x	11,2	2,8	22,8	0,48	0,06	0,43	88,1
	σ	1,56	0,47	5,23	0,152	0,018	0,135	1,13
	m	0,38	0,11	1,27	0,044	0,005	0,039	0,33
	C_{12} , %	14,1	16,8	23,0	31,6	32,3	31,8	1,3
Продолговато-линейная	x	13,6	1,9	20,5	0,46	0,05	0,41	88,7
	σ	2,85	0,57	9,09	0,315	0,026	0,291	1,86
	m	0,33	0,07	1,05	0,042	0,004	0,039	0,25
	C_{12} , %	21,0	30,6	44,3	68,2	53,0	70,6	2,1
Линейная	x	14,5	2,3	24,2	0,54	0,06	0,47	88,5
	σ	2,48	0,41	6,29	0,175	0,018	0,159	1,552
	m	0,54	0,09	1,37	0,042	0,004	0,039	0,377
	C_{12} , %	17,1	18,1	26,0	32,7	29,2	33,5	1,8
Линейно заостренная	x	11,0	1,1	10,0	0,18	0,02	0,16	88,8
	σ	1,84	0,22	2,27	0,064	0,004	0,061	2,21
	m	0,38	0,04	0,46	0,014	0,001	0,013	0,47
	C_{12} , %	16,8	19,9	22,8	36,0	21,7	38,8	2,5

* x – средняя арифметическая; σ – среднее квадратическое отклонение; m – ошибка средней арифметической; C_{12} – коэффициент вариации (%).

остальных форм. Самыми узкими на растении являются верхние линейно заостренные листья, за ними по увеличению ширины располагаются продолговато-линейные и линейные.

Что касается площади ассимилирующей поверхности, то наибольшие показатели отмечены для продолговато-ланцетных и линейных листьев *D. maculata*, тогда как достоверных различий для широколанцетных, обратно-яйцевидных, продолговато-обратнояйцевидных и продолговато-линейных не обнаружено (табл. 3). Минимальные параметры имеют линейно заостренные листья. По сравнению с другими морфометрическими показателями площадь ассимилирующей поверхности листьев имеет высокий коэффициент вариации (от 22,8% у линейно заостренных до 48,5% у широколанцетных листьев).

Определение сырой массы листьев *D. maculata* показало, что она выше у продолговато-ланцетных и линейных листьев, имеющих наибольшую площадь, но по содержанию сухой массы достоверных различий не отмечено (табл. 3). У верхних листьев, имеющих линейно заостренную форму, сырая и сухая массы в 2,3–3,5 раза ниже, чем у других ассимиляционных органов. Содержание воды во всех листьях колеблет-

ся от 86% (у листьев обратно-яйцевидной формы) до 89% (у листьев продолговато-линейной, линейной и линейно заостренной форм).

Показателем потенциальной активности фотосинтетического аппарата служит поверхностная масса листа, связывающая процессы роста и фотосинтеза. Для *D. maculata* при расчете на сырую массу она составляет от $1,79 \pm 0,082$ (линейно заостренный) до $2,15 \pm 0,068$ г/дм² (продолговато-ланцетный, линейный), а при расчете на сухую массу от $0,20 \pm 0,007$ (линейно заостренный) до $0,25 \pm 0,015$ г/дм² (обратно-яйцевидный, продолговато-ланцетный). Что касается показателя удельной поверхности листа, то при расчете на сырую массу он составляет от $0,48 \pm 0,020$ (продолговато-ланцетный, линейный) до $0,58 \pm 0,020$ дм²/г (линейно заостренный), а на сухую массу – от $4,06 \pm 0,256$ (обратно-яйцевидный) до $5,24 \pm 0,169$ дм²/г (линейно заостренный). Максимальные его значения указывают на меньшую массу листа, приходящегося на единицу площади.

Коэффициент корреляции между площадью поверхности листовой пластинки и произведением длины листа на его максимальную ширину превышает 0,95, что свидетельствует о сильно выраженной

Т а б л и ц а 4

Линейные коэффициенты регрессионных уравнений для площади поверхности и сухой массы листа

Форма листа	K	m_K	R^2	$T_{набл}$	$T_{крит}$
Широколанцетная	$\frac{0,7797}{2,0220}$	$\frac{0,0115}{0,0571}$	$\frac{0,9751}{0,9712}$	$\frac{28,7057}{22,4734}$	$\frac{2,8314}{2,9467}$
Обратно-яйцевидная	$\frac{0,7682}{1,9660}$	$\frac{0,0122}{0,0996}$	$\frac{0,9810}{0,8908}$	$\frac{22,7217}{7,5579}$	$\frac{3,1693}{3,4995}$
Продолговато-ланцетная	$\frac{0,7411}{1,8936}$	$\frac{0,0126}{0,0538}$	$\frac{0,9436}{0,9294}$	$\frac{19,6170}{14,9623}$	$\frac{2,8073}{2,8982}$
Продолговато-обратно-яйцевидная	$\frac{0,6934}{1,7876}$	$\frac{0,0186}{0,0499}$	$\frac{0,8647}{0,9122}$	$\frac{9,7912}{10,1936}$	$\frac{2,9467}{3,1693}$
Продолговато-линейная	$\frac{0,7755}{1,8620}$	$\frac{0,0061}{0,0281}$	$\frac{0,9759}{0,9487}$	$\frac{53,6148}{31,0171}$	$\frac{2,6469}{2,6737}$
Линейная	$\frac{0,7286}{1,7786}$	$\frac{0,0081}{0,0399}$	$\frac{0,9661}{0,8996}$	$\frac{23,2566}{11,5930}$	$\frac{2,8609}{2,9467}$
Линейно заостренная	$\frac{0,8237}{1,5397}$	$\frac{0,0162}{0,0722}$	$\frac{0,8782}{0,4167}$	$\frac{12,5961}{3,7802}$	$\frac{2,8188}{2,8453}$
Универсальная (без учета формы)	$\frac{0,7554}{1,8664}$	$\frac{0,0043}{0,0184}$	$\frac{0,9679}{0,9442}$	$\frac{76,2292}{50,2272}$	$\frac{2,6015}{2,6095}$

Пр и м е ч а н и е. В числителе приведены значения для площади поверхности, в знаменателе – для сухой массы листа. Основные параметры: K – коэффициент линейной регрессии (для сухой массы в мг/см²), m_K – стандартная ошибка коэффициента линейной регрессии (для сухой массы в мг/см²), R^2 – коэффициент детерминации, $T_{набл}$ – наблюдаемое значение критерия Стьюдента, $T_{крит}$ – критическое значение критерия Стьюдента.

прямой зависимости этих показателей (рис. 1, а), в отличие от корреляционной связи между площадью поверхности и длиной или максимальной шириной. Это подтверждает допустимость предложенной рабочей гипотезы о возможности построения линейного регрессионного уравнения зависимости площади поверхности листа от произведения его длины на максимальную ширину ($S = K \cdot L \cdot W$). Следует подчеркнуть, что при оценке площади листа параметр K является безразмерным, и в этом случае площадь поверхности листа выражается как квадрат линейных параметров.

Эмпирические оценки параметров K регрессионного уравнения для каждой выделенной формы листа приведены в табл. 4. Показателями значимости и точности оценок линейных коэффициентов являются значения стандартной ошибки линейного коэффициента регрессии (m_K) и коэффициента детерминации (R^2). Коэффициент R^2 является показателем доли вариации площади поверхности листа, вычисленные значения которого позволяют качественно оценить величину связи между площадью поверхности и линейными размерами листа по шкале Чеддока как высокую (от 0,7 до 0,9) и весьма высокую (более 0,9). Стандартная ошибка (m_K) мала по отношению к значению самого коэффициента, что является показателем его точности.

На основе оценок коэффициентов регрессии для вычисления площади поверхности листа ($S = K \cdot L \cdot W$) рассчитаны коэффициенты линейной регрессии (K). Их значения определяются формой листовой пластинки. Полученные коэффициенты линейной регрессионной модели значимы, поскольку $T_{\text{набл}}$ (наблюдаемые значения критерия Стьюдента при $p = 0,01$) превышают $T_{\text{крит}}$ (критические значения).

Для оценки площади поверхности листа без учета его формы или в случае затруднения при отнесении к какой-либо форме целесообразно использовать универсальную формулу. С этой целью был проведен регрессионный анализ общей выборки листьев без отнесения их к определенным формам. При этом, если значение R^2 находится между величиной площади поверхности листа и произведением его линейных размеров, можно считать величину связи между данными показателями очень высокой.

По результатам оценки коэффициентов регрессии для расчета площади поверхности листа независимо от формы получено универсальное регрессионное уравнение: $S = 0,7554 \cdot LW$. С учетом погрешности измерения линейных размеров, допустимо также использовать упрощенную эмпирическую формулу для оценки площади поверхности листа: $S = 3/4 \cdot LW$. В

этом случае $T_{\text{набл}}$ значительно превышает $T_{\text{крит}}$ (при $p = 0,01$), что позволяет сделать вывод о значимости полученной оценки коэффициента линейной регрессии, а следовательно и об адекватности предложенной математической модели.

Для сухой массы (M) листа также был проведен корреляционный анализ с линейными параметрами (табл. 4). Выявлена выраженная корреляционная связь сухой массы листа с произведением его длины на максимальную ширину (более 0,95). Это позволяет рассматривать для расчета сухой массы листа линейную регрессионную модель: $M = K \cdot L \cdot W$, где K – коэффициент линейной регрессии, L – длина листа, W – максимальная ширина листа (рис. 1, б). В этом случае параметр K не является безразмерным и его значения приведены в мг/см². Отсутствие в регрессионной модели для расчета сухой массы листа значения его толщины представляется допустимым с учетом соотношения массы и площади листьев, поскольку принципиальных различий по толщине листьев, занимающих на *D. maculata* нижнее и среднее положения, не было выявлено. Кроме того, точное измерение толщины листа в природных условиях затруднено, а изготовление для этих целей анатомических срезов потребовало бы повреждения растений.

Линейные коэффициенты (K) регрессионного уравнения, описывающего для каждой выделенной формы листовой пластинки зависимость сухой массы через произведение длины на максимальную ширину листа, и их эмпирические оценки (m_K , R^2 , $T_{\text{набл}}$, $T_{\text{крит}}$) приведены в табл. 4. Полученные значения R^2 позволяют качественно оценить величину связи между сухой массой листа и произведением его линейных размеров как высокую (0,7–0,9) и весьма высокую (более 0,9).

Для расчета сухой массы листа ($M = K \cdot L \cdot W$, мг/см²) рассчитаны коэффициенты линейной регрессии (K), которые представлены в табл. 4. Для выделенных форм листьев вычисленные значения $T_{\text{набл}}$ превышают соответствующие значения $T_{\text{крит}}$ (при $p = 0,01$), что позволяет сделать вывод об адекватности полученных коэффициентов линейного регрессионного уравнения для оценки сухой массы листа.

Регрессионный анализ общей выборки листьев без отнесения их к определенным формам был проведен для построения универсального регрессионного уравнения, позволяющего оценивать сухую массу листа без учета его формы или при затруднении в определении формы (табл. 4). Значение R^2 между сухой массой листа и его линейными размерами, полученное по общей выборке, позволяет качественно

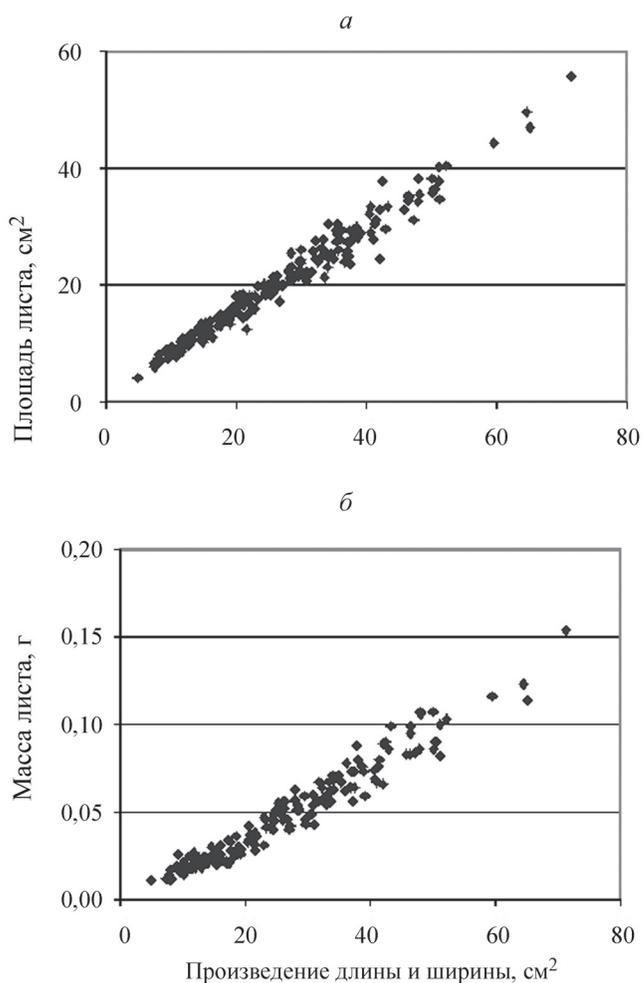


Рис. 1. Статистическая зависимость площади (а) и сухой массы (б) листа от произведения его длины на максимальную ширину

оценить величину связи между данными показателями как весьма высокую.

По результатам оценки коэффициентов регрессии для расчета сухой массы (M , мг) листа на основе всей выборки получено универсальное регрессионное уравнение: $M = 1,8664 \cdot LW$. С учетом погрешности измерения линейных размеров, допустимо также использование упрощенной эмпирической формулы для оценки сухой массы листа: $M = 1,87 \cdot LW$. В этих уравнениях длина (L) и ширина (W) листа выражены в сантиметрах. Значимость полученной оценки коэффициента линейной регрессии для универсального уравнения показана с помощью критерия Стьюдента для уровня значимости $p = 0,01$.

Обсуждение

Ранее отмечалось, что листья *D. maculata* могут иметь линейную, широколинейную, ланцетную, широколанцетную, продолговато-ланцетную и шило-

видно-линейную формы (Vakhrameeva et al., 2008). Нами выделены семь форм срединных листьев – широколанцетные, продолговато-ланцетные, продолговато-линейные, обратнойцевидные, продолговато-обратнойцевидные, линейные и линейно заостренные, что в целом согласуется с данными литературы. Проведенный подробный анализ листьев, длина которых превышает ширину более чем в 5 раз, позволил наряду с линейной формой выявить еще продолговато-линейную (с максимальной шириной посередине) и линейно заостренную (сужающуюся к верхушке). Кроме того, отмечены обратнойцевидная и продолговато-обратнойцевидная формы листьев, в большей степени характерные для *D. fuchsii* – близкородственного вида, с которым *D. maculata* может образовывать гибридные формы (Вахрамеева, 2000).

Линейные размеры листьев *D. maculata* (длина и ширина) зависят от формы листовой пластинки и ее расположения на цветоносном стебле. По нашим данным, длина листьев исследуемого вида меняется от 8,6 до 14,5 см, а ширина – от 1,1 до 2,9 см (табл. 3). Эти значения согласуются с приведенными в литературе линейными размерами нижнего и средних листьев орхидных (Вахрамеева, 2000) и на 39–64% превышают длину средних листьев *D. maculata*, растущих на северной границе ареала (Блинова, 1998). В нашем случае коэффициент вариации, позволяющий судить о степени изменчивости линейных размеров листьев *D. maculata*, был достаточно высоким – 14,1–31,5% (табл. 3). Наиболее изменчивыми признаками у генеративных особей в исследуемой нами ценопопуляции являются длина широколанцетных (31,5%) и ширина продолговато-линейных (30,6%) листьев.

Площадь листьев, в отличие от их линейных размеров, позволяет с физиологических позиций оценить ассимилирующую поверхность, величина которой характеризует их потенциальную фотосинтетическую продуктивность (Мокроносов и др., 2006). По-видимому, у *D. maculata* значительный вклад в поглощение солнечной радиации вносят продолговато-ланцетные и линейные листья, занимающие преимущественно среднее положение на стебле и имеющие наибольшую площадь (табл. 3). Площадь широколанцетных, обратно-яйцевидных, продолговато-обратнойцевидных и продолговато-линейных листьев незначительно меньше (на 19–25%) по сравнению с площадью продолговато-ланцетных и линейных листьев, но им также отводится важная роль в поглощении света. Это подтверждается более высокой поверхностной массой этих листьев, обусловленной увеличением их толщины. Известно, что данное

обстоятельство может способствовать более полному поглощению и использованию световой энергии при сокращении площади ассимиляционной поверхности (Мокроносов и др., 2006). В листе происходит сильное рассеивание света и многократно изменяются его направления, что связано с наличием в толще листа множества поверхностей раздела с разными коэффициентами преломления.

Накопление сухого вещества в листьях является достаточно объективным отражением ассимиляционной деятельности и интенсивности дыхания у растений (Головки, 1999). Так, у *D. maculata* они содержат от 20 до 70 мг сухой массы (табл. 3). Накопление примерно равного количества сырого и сухого вещества в единице площади листьев разной формы, о чем свидетельствуют показатели их поверхностной массы, характеризует высокий уровень адаптационной способности фотосинтетического аппарата этого вида.

Степень обводненности листьев растений является важнейшим показателем их водного режима, определяющим концентрацию клеточного сока, водный потенциал, транспирацию, транспорт веществ и др. В нашем случае содержание воды в листьях *D. maculata* является высоким и составляет 86–89% (табл. 3), что характерно для гигрофитов, к которым может быть отнесен исследуемый вид (Vakhrameeva et al., 2008). Для большинства растений средней полосы России этот показатель составляет 65–82% и зависит от погодных условий, этапов онтогенеза и физиологического состояния (Практикум по физиологии растений, 1990). Как известно, *D. maculata* растет на сырых и очень влажных почвах, избегая сухих участков (Вахрамеева, 2000), т.е. «требователен» к увлажнению. Показатель обводненности листьев у исследуемого вида не проявляет видимых зависимостей от формы и расположения ассимиляционного органа на стебле, поскольку наряду с морфофизиологическими особенностями растения на него оказывает влияние водообеспеченность конкретного местообитания.

Необходимо отметить, что верхние листья *D. maculata*, имеющие линейно заостренную форму, существенно отличаются по всем морфофизиологическим параметрам от ассимиляционных органов, расположенных ниже на цветоносном стебле. Наряду с минимальной ассимиляционной поверхностью они характеризуются более низким (в 2,3–3,5 раза) содержанием сырой и сухой массы (табл. 3), а также высоким показателем удельной поверхности. Повидимому, эти листья имеют недостаточно развитую паренхиму и небольшую толщину, что способствует проникновению света, но сокращает длину его опти-

ческого пути в толще листа, снижая вероятность поглощения лучей пигментами и приводя к менее эффективному использованию энергии в фотосинтезе (Мокроносов и др., 2006).

Анализ параметров коэффициентов регрессионных моделей (табл. 4) позволяет сделать вывод, что для линейных коэффициентов предложенных нами формул вычисления площади поверхности листа через его линейные размеры стандартная ошибка заметно ниже, нежели для коэффициентов регрессии при расчете сухой массы. Однако стандартная ошибка регрессии при оценке сухой массы остается в пределах, допускающих достаточно точное вычисление интересующих физиологических параметров. Вероятно, причиной такого соотношения погрешностей является более сложная связь между сухой массой листа и его линейными размерами, а также отсутствие в предлагаемой регрессионной модели показателя толщины листовой пластинки.

Точность предложенных моделей характеризует средняя относительная погрешность аппроксимации. При оценке площади листа с помощью отдельных регрессионных уравнений для выделенных форм листьев она меняется от 4,1% (линейная форма) до 8,6% (продолговато-обратнояцевидная форма), а при использовании универсального уравнения – от 4,9% (линейная форма) до 11,3% (линейно заостренная форма). Для всей выборки средняя относительная погрешность аппроксимации при использовании универсального уравнения составляет 7,4% (рис. 2, а). Использование отдельных регрессионных уравнений для выделенных форм листьев дает меньшую погрешность по сравнению с универсальным уравнением (рис. 2, б). Для большинства форм листовых пластинок эта разница невелика. Заметное отклонение наблюдается только для продолговато-обратнояцевидной (8,6 и 10,2% при использовании отдельного и универсального уравнений соответственно) и линейно заостренной (7,9 и 11,3% соответственно) форм.

Отметим, что абсолютная ошибка инструментальных измерений линейных размеров листьев позволяет оценить для существующей выборки относительную погрешность определения длины (0,5–3,7%) и ширины (2,4–14,3%). Относительные погрешности при измерении базовой переменной регрессионной модели (LW) складываются из относительных погрешностей измерения длины и максимальной ширины листа и находятся в диапазоне от 2,9 до 18,0%. Таким образом, погрешность регрессионной модели для оценки площади листьев сопоставима с погрешностью инструментального измерения.

Одновременно со средней относительной погрешностью аппроксимации показателем точности предложенных моделей является средняя квадратическая погрешность. При оценке площади листьев с использованием отдельных регрессионных уравнений она меняется от 0,96 до 2,49 см², а при расчете с помощью универсального регрессионного уравнения составляет 1,79 см². Это значительно меньше средней площади листа по общей выборке (20,76 см²), что также свидетельствует о достаточно высокой предсказательной способности модели (рис. 2).

При оценке сухой массы листа с помощью отдельных регрессионных уравнений для выделенных форм листьев средняя относительная погрешность аппроксимации меняется от 8,1 до 15,0%, а при использовании универсального уравнения – от 9,8 до 23,1% (продолговато-обратнояйцевидная и линейно заостренная формы соответственно). При использовании универсального уравнения для всей выборки она составляет 13,3%. Для большинства форм листовых пластинок

эта разница невелика, поэтому при расчете сухой массы листьев целесообразно использовать универсальное регрессионное уравнение (рис. 3). Заметное отклонение погрешностей наблюдается для линейно заостренной формы (15,0 и 23,1% при использовании отдельного и универсального уравнений соответственно), что требует расчета с помощью предложенного для этих листьев специального уравнения.

Высокие значения погрешностей при оценке массы линейно заостренных листьев через длину и ширину связаны с их специфической формой (рис. 3, б). Погрешность инструментального измерения максимальной ширины узких листьев значительно выше, чем более широких. Это обуславливает высокую относительную погрешность при вычислении базовой переменной (LW) и рост погрешности при нахождении сухой массы листьев. Кроме того, высокая погрешность при оценке сухой массы линейно заостренных листьев с использованием универсального регрессионного уравнения обусловлена их незначительной толщиной по сравнению с другими формами листьев. Тем не менее погрешность регрессионной модели для оценки сухой массы листьев независимо от их формы имеет тот же порядок, что и погрешность инструментального измерения.

Высокую предсказательную способность модели оценки сухой массы также можно подтвердить с помощью анализа средней квадратической погрешности. При использовании отдельных регрессионных уравнений она меняется от 4,06 до 9,25 мг, а при расчете с помощью универсального регрессионного уравнения составляет 6,92 мг, что намного меньше значения средней сухой массы по общей выборке (50,40 мг).

Использование математических уравнений для расчета площади и сухой массы листьев *D. maculata* позволяет проводить определения без срезания с растений ассимиляционных органов, что обеспечивает нетравмирующую технологию мониторинговых исследований физиологических параметров у редких видов, нуждающихся в охране. Предлагаемый математический метод простой, быстрый, недорогой и удобен для применения в полевых условиях, поскольку требует измерения лишь двух показателей – длины и максимальной ширины листа. С его помощью возможно определение физиологических параметров на живых экземплярах *D. maculata* в ценопопуляциях и неоднократное повторение этих определений для конкретных особей в течение вегетационного сезона в целях установления динамики изменений.

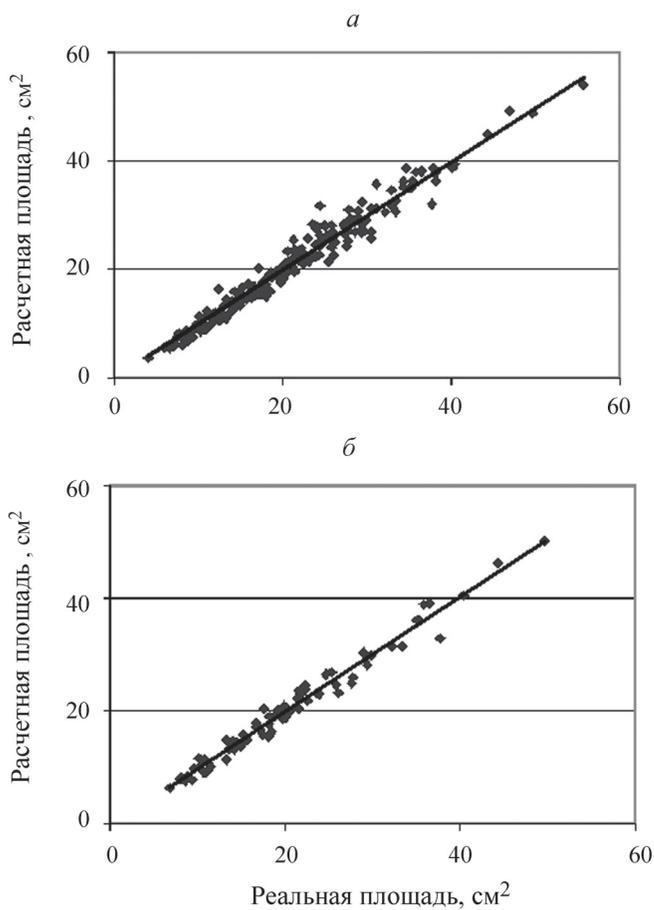


Рис. 2. Оценка погрешности математической модели для площади листа в случае инвариантной (а) и продолговато-линейной (б) форм

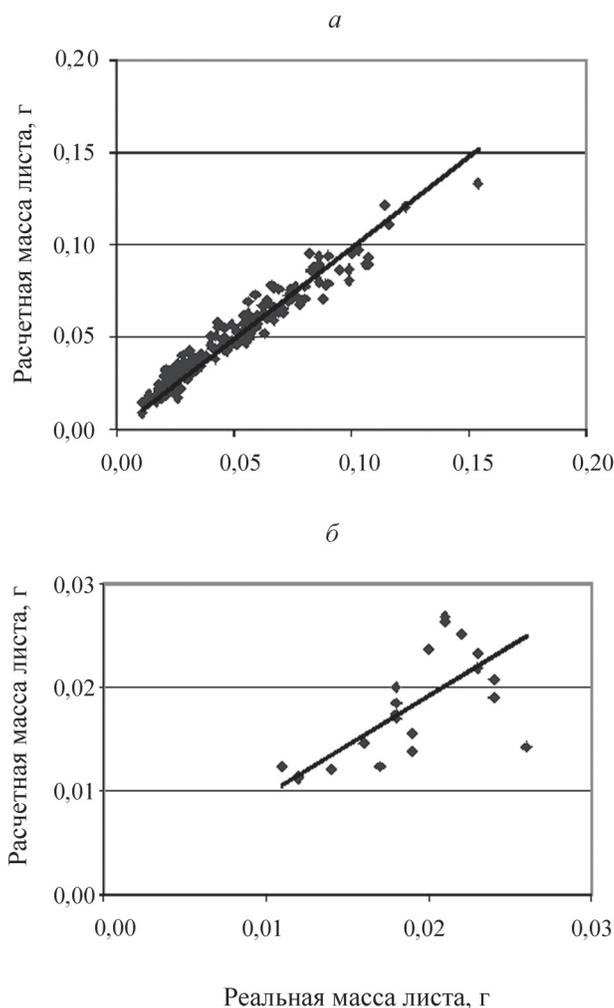


Рис. 3. Оценка погрешности математической модели для сухой массы листа в случае инвариантной (а) и линейно заостренной (б) форм

Разработанные на примере *D. maculata* уравнения могут быть использованы для определения площади ассимиляционной поверхности и у ряда дру-

гих орхидных, имеющих аналогичные формы листьев (*Dactylorhiza*, *Orchis*, *Gymnadenia*, *Platanthera*, *Herminium* и др.). При этом расчет площади возможен с применением уравнений для конкретных форм листовых пластинок или универсальной математической модели. Использование уравнений для расчета сухой массы листьев других видов орхидных целесообразно в случае установления их одинаковой толщины с листьями *D. maculata*, что потребует предварительного определения поверхностной массы листьев у исследуемых объектов.

Таким образом, составление схемы разнообразия листьев *D. maculata*, анализ их линейных размеров (длины и ширины), площади и массы позволили разработать математические модели расчета их площади поверхности и содержания сухой массы отдельно для каждой выделенной формы листовых пластинок и в целом по выборке.

Полученные в работе эмпирические уравнения будут способствовать оценке физиологического состояния орхидных в естественных местообитаниях и развитию функционального подхода при организации природоохранных мероприятий. Результаты определений площади и сухой массы листьев *D. maculata* традиционными методами не имеют существенных отклонений от данных, получаемых с помощью математического метода. При использовании универсальных регрессионных моделей погрешность при расчете площади листьев составляет 7,4%, а сухой массы – 13,3%, что является вполне допустимым при определении этих физиологических параметров. Отмеченные условия применимости универсальных моделей позволяют получать адекватные оценки площади и сухой массы листьев *D. maculata* с максимальным приближением к их реальным значениям для выделенных форм.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баславская С.С., Трубецкова О.М. Практикум по физиологии растений. М., 1964. 328 с.
- Беденко В.П. Пшеница // Частная физиология полевых культур / Под ред. Е.И. Кошкина. М., 2005. С. 50-87.
- Блинова И.В. Особенности онтогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (Orchidaceae) Крайнего севера // Ботанический журнал. 1998. Т. 83. С. 85–94.
- Варлыгина Т.И. Охрана орхидных России на государственном и региональном уровнях // Охрана и культивирование орхидей. М., 2011. С. 76–80.
- Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И., Шорина Н.И. Ботаника: морфология и анатомия растений. М., 1988. 207 с.
- Вахрамеева М.Г. Род Пальчатокоренник // Биологическая флора Московской области. М., 2000. Вып. 14. С. 55–86.
- Головки Т.К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб., 1999. 204 с.
- Горохова В.В., Маракаев О.А. Семейство Орхидные (Orchidaceae) // Красная книга Ярославской области. Ярославль, 2004. С. 85–108.
- Дрейнер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. М., 2007. 912 с.
- Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.
- Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1988. 184 с.

- Марковская Н.В., Дьячкова Т.Ю., Марковская Е.Ф., Шредерс М.А. Орхидные Заонежья. Петрозаводск, 2007. 82 с.
- Медведева З.Н. Сравнительная оценка методов определения площади листьев сои // Вестн. Новосибирского государственного аграрного университета. 2009. № 9. С. 23–25.
- Мокроносоев А.Т., Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М., 2006. 448 с.
- Практикум по физиологии растений / Под ред. Н.Н. Третьякова, Т.В. Карнаухова, Л.А. Паничкина и др. М., 1990. 271 с.
- Смирнова Е.С. Морфология побеговых систем орхидных. М., 1990. 208 с.
- Chen C., Lin R.-S. Nondestructive estimation of dry weight and leaf area of *Phalaenopsis* leaves // Applied Engineering in Agriculture. 2004. Vol. 20. P. 297–303.
- Hew C.S., Yong J.W.H. The Physiology of tropical orchids in relation to the industry. Singapore, 2004. 370 p.
- Monserud R.A., Marshall J.D. Allometric grown relations in three northern idaho conifer species // Can. J. For. Res. 1999. Vol. 29. P. 521–535.
- Pinto A.R., Rodrigues T.D., Barbosa J.C., Leite I.C. Leaf area prediction models for *Zinnia elegans* Jacq., *Zinnia haageana* Regel and 'Profusion Cherry' // Sci. Agric. (Piracicaba, Braz.). 2004. Vol. 61. P. 47–52.
- Ramirez-Builes V.H., Porch T.G., Harmsen E.W. Development of linear models for estimation of leaflet area in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) // J. Agric. Univ. P.R. 2008. Vol. 92. P. 171–182.
- Sezer I., Oner F., Mut Z. Non-destructive leaf area measurement in maize (*Zea mays* L.) // Journal of Environmental Biology. 2009. Vol. 30. P. 785–790.
- Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Varlygina T.I., Torosyan G.K., Zagulskii M.N. Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of the former USSR). Konigstein, 2008. 690 p.

Поступила в редакцию 29.11.13

NONTRAUMATIC METHOD FOR DETERMINING THE MORPHOPHYSIOLOGICAL PARAMETERS IN LEAVES OF ORCHIDS (FOR EXAMPLE *DACTYLORHIZA MACULATA* (L.) SOÓ)

O. A. Marakaev, Y. V. Bogomolov, A. V. Sidorov, N. V. Zagoskina

The non-traumatic method of assessing the assimilative surface in *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae) has been proposed, which allows to determine the leaf area and the accumulation of dry weight in them without the removal of organs from plants. Four indicators – the length, the maximum width, the area ratio of the maximum width to length and the dry matter content have been used. For the first time the detailed analysis of the leaves with the establishment of their shape, orientation on the flowering stems and physiological characteristics of *D. maculata* have been did. Area and leaf dry weight of *D. maculata* can be determined indirectly – by measuring the maximum length and width of the sheet and subsequent calculation using empirical equations.

Key words: orchids, *Dactylorhiza maculata*, leaf area, dry weight, regression analysis.

Сведения об авторах: *Маракаев Олег Анатольевич* – декан факультета биологии и экологии Ярославского государственного университета им. П.Г. Демидова, доцент, канд. биол. наук (marakaev@uniyar.ac.ru); *Богомолов Юрий Викторович* – ст. преподаватель кафедры дискретного анализа Ярославского государственного университета им. П.Г. Демидова (mathematics@inbox.ru); *Сидоров Андрей Владимирович* – аспирант Ярославского государственного университета им. П.Г. Демидова (sidan43@yandex.ru); *Загоскина Наталья Викторовна* – заведующая группой фенольного метаболизма растений ФГБУН Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, докт. биол. наук, профессор (nzagoskina@mail.ru).

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ
SCIENTIFIC COMMUNICATIONS

УДК 595. 733

**ВИДЫ СТРЕКОЗ (ODONATA), НОВЫЕ ДЛЯ РАЗЛИЧНЫХ
РЕГИОНОВ РОССИИ**

В.В. Онишко

Представлены сведения о 22 видах стрекоз, новых для шести регионов Европейской России: Астраханская, Владимирская, Воронежская, Московская, Мурманская и Тверская области. Находки 1998–2011 гг.

Ключевые слова: стрекозы, Odonata, Астраханская область, Владимирская область, Воронежская область, Московская область, Мурманская область, Тверская область, новые находки, фаунистика, список.

Предлагаемая статья является первым дополнением по видовому составу стрекоз ряда административно-территориальных выделов в пределах Российской Федерации. По ним опубликованы значительные базовые фаунистические списки. Которые, в свою очередь, были даны В.Э. Скворцовым в монографии по стрекозам Восточной Европы и Кавказа (Скворцов, 2010). В статье отражены результаты наших специальных обследований целого ряда регионов страны. Все приведенные виды стрекоз определены автором статьи.

Настоящая номенклатура дана по В.Э. Скворцову (2010).

Дополнения по регионам России (в алфавитном порядке)

Астраханская область

Один новый вид для региона.

Красноярский р-н, окрестности пос. Досанг (47,903106 в.д., 46,923708 с.ш.)

Anax ephippiger (Burmeister, 1839)

Первая и пока единственная находка этого вида (самец) хранится в коллекции Кружка юных натуралистов Зоологического музея МГУ.

Владимирская область

Девять новых видов для региона.

Кольчугинский р-н, окрестности дер. Козлятьево; небольшой стоячий водоем вблизи садоводческого товарищества «Преображенское» и небольшой лесной стоячий водоем вблизи дер. Новофролово (бывш. Глиняный карьер) (39,181334 в.д., 56,198326 с.ш.).

1. *Sympsectra paedisca* (Eversmann, 1836)

Единственный самец найден в 2010 г. Затем повторно обнаружен в апреле 2012 г. там же уже как популяция. Лёт до середины мая.

2. *Aeschna serrata* (Hagen, 1856).

Неоднократно отмечался в 2003 г. – несколько ювенильных самцов найдено в конце июня, а в августе отмечен один половозрелый самец. В 2004 г. несколько взрослых самцов отмечены в конце июля и середине августа, после чего находки резко прекратились. Возможно, *A. serrata* распространен здесь локально и представлен нестабильной популяцией, значительно оторванной от основного ареала. Существуют неподтвержденные данные о наличии этого вида в соседней Ярославской обл. Не исключено, что *A. serrata* имеет более обширный ареал в пределах Средней России, но везде редок.

3. *Aeschna viridis* Eversmann, 1835.

Самец этого вида был отмечен 25.VIII 2009. Экземпляр держался достаточно далеко от берега, летал высоко (как *A. grandis*), но быстрее. Патрулировал весь водоем, облетая его по кругу.

4. *Anax imperator* Leach, 1815.

Впервые самец этого вида был отмечен 6.VII 2002. Повторно самцы отмечались в 2007 и 2008 г. Это позволяет предположить, что отдельные экземпляры данного вида лишь залетают на рассматриваемую территорию. Неоднократно выдвигались предположения (Харитонов, 2001) о том, что этот вид едва ли размножается севернее Московской обл. Однако 27.VI 2010 нами впервые была зарегистрирована самка этого вида, откладывающая яйца на надводные участки растительности и мусор.

5. *Anax parthenope* (Selys, 1839)

Найден во Владимирской обл. Самец этого вида достоверно отмечен 8.VII 2002. Нельзя исключить, что он попал сюда случайно вследствие залета или миграции и постоянно в области не встречается. Однако не исключены повторные находки.

6. *Leucorhinia albifrons* (Burmeister, 1839)

Отмечался многократно с 2003 г. Сроки лёта – с середины июня до середины июля, на протяжении этого периода вид достаточно обычен. Самцы держаться, как правило, вдали от берега, постоянно присаживаясь на торчащую из воды растительность. При длительном заходе солнца за облака покидают свою территорию и садятся в траву на берегу.

7. *Sympetrum fonscolombii* (Selys, 1840)

Было выявлено по шести самцов и самок в период с 25.VI 2010 по 15.VII 2010. Требуется более детальное изучение ареала данного вида, который в основном приводится для южных и западных территорий России (Скворцов, 2010).

8. *Sympetrum pedemontanum* Müller in Allioni, 1766

Редкий для области вид. Стабильно наблюдается здесь с 2002 г. В основном держится открытых прибрежных зон в районе стоячих водоемов.

9. *Sympetrum striolatum* (Charpentier, 1840)

Достоверно отмечается с 2009 г. Лёт половозрелых имаго наблюдался с середины июня по конец июля. Достаточно обычен. Вместе с *S. fonscolombii* стал формировать вполне конкурентоспособный комплекс видов рода *Sympetrum* в первой половине лета, который в июле резко сменяется другим комплексом (*S. vulgatum*, *S. flaveolum*, *S. danae* и *S. sanguineum*).

Воронежская область

Четыре новых для региона вида

Воронежский р-н, окрестности дер. Сомово, турбаза Воронежского университета Веновитино (39,336516 в.д., 51,762343 с.ш.).

1. *Brachytron pratense* (Müller, 1764).

В период с 5.VII 2010 по 15.VII 2010 пойманы два самца. Возможно, вид обычен для области, но поскольку в южных регионах вылет имаго достаточно ранний, то сроки, указанные выше, можно считать поздними.

2. *Epitchea bimaculata* (Charpentier, 1825).

Встречено несколько самцов этого вида в 2010 г. Возможно, ситуация сходна с таковой в этой области у *Brachytron pratense*.

3. *Libellula fulva* Müller, 1764

Много раз был отмечен с 1.VI 2010 по 15.VI 2010.

Обилен на обочинах дорог и вместе с *L. quadrimaculata* по берегам небольших стоячих водоемов. В основном являлся доминантом среди видов своего семейства. Судя по всему, вид очень обычен в области.

4. *Leucorhinia pectoralis* (Charpentier, 1825).

В массе обнаружен в 2010 г. на заболоченных участках леса, болотах и стоячих озерах. Численность вида очень высока – в районе некоторых озер при наблюдении в поле зрения находились десятки стрекоз этого вида.

Московская область

Три новых для региона вида.

Дмитровский р-н, окрестности пос. Карманово (37,18517 в.д., 56,697159 с.ш.).

1. *Ischnura pumilio* (Charpentier, 1825).

Найден в июле 2011 г. Половозрелый самец был пойман на заброшенном карьере в дер. Карманово приблизительно в 200 м от берега р. Малая Сестра. К настоящему времени это самая северная достоверная находка этого вида на территории России (для европейской части границу ареала до этого определяли по линии Брянская–Курская–Воронежская–Саратовская области (Скворцов, 2010).

2. *Erythromma viridulum* Charpentier, 1840.

Найден в июле 2011 г. Половозрелых самца и самку в момент откладки яиц удалось добыть в небольшом затоне р. Малая Сестра на территории дер. Карманово. На данный момент это самая северная достоверная находка этого вида на территории России (для европейской части границу ареала до этого определяли по линии Воронежская–Саратовская–Самарская область (Скворцов, 2010).

3. *Anax parthenope* (Selys, 1839).

Встречен на небольшом деревенском водоеме в июле 2011 г. Половозрелый самец патрулировал индивидуальный участок.

Мурманская область

Пять новых видов для региона.

Кандалакшский р-н, окрестности пос. Пояконда; мелкие озера и болота в окрестности горы Пояконда (32,772443 в.д., 66,596002 с.ш.).

1. *Coenagrion hastulatum* (Charpentier, 1825).

Найден в 2009 г. Отмечался в период с начала и до середины августа. На крупных озерах часто был единственным представителем своего семейства. За один световой день можно было видеть от 1 до 10 особей.

2. *Coenagrion johanssoni* (Wallengren, 1894).

Найден в 2009 г. Встречался с начала августа. На

многих верховых болотах мог быть единственным представителем семейства. Скорее всего вид в норме встречается по всей области, для более полной картины нужно исследовать северные районы области.

3. *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer, 1776).

В Мурманской обл. Несколько раз отмечался на двух небольших озерах в середине августа 2009 г. Западноевропейский или южный вид (Скворцов, 2010). На территории европейской части России распространен достаточно неравномерно и всегда локально.

Кандалакшский р-н, окрестности пос. Пояконда; ручей и верховые болота у подножия горы Горелая и оз. Черное (32.7618 в.д., 66.607535 с.ш.).

4. *Lestes dryas* Kirby, 1890.

Несколько взрослых особей *Lestes dryas* были пойманы в 2009 г. на верховых болотах. Возможно, что вид проникает в регион из соседней Карелии и распространен в южной части Мурманской обл. локально.

5. *Enallagma cyathigerum* (Charpentier, 1840).

Найден в 2009 г. Отмечался только на оз. Черное в августе. Всего было поймано три самца. Имаго заметно отличались по окраске и размерам от более южных популяций. Особи Мурманской популяции в целом крупнее, и пятна на брюшке самцов более ши-

роко расплзаются по сегментам, от чего стрекозы казались более темными.

Тверская область

Два новых вида для региона.

Конаковский р-н, окрестности дер. Единоново (36,464793 в.д., 56,676472 с.ш.).

1. *Gomphus (Stylurus) flavipes* (Charpentier, 1825)

Отмечается с 2006 г. Однако в 2008 г. находки отсутствовали. Но в 2009 г. вид вновь стал достаточно обычным на данной территории. Занимает в основном лесные просеки вдоль ЛЭП, опушки и луга рядом с р. Чёрная. Возможно, имеет в регионе локальное распространение.

2. *Sympetrum pedemontanum* Müller in Allioni, 1766

Отмечены две самки в 2006 и 2008 гг., в районе ЛЭП. В области вид, вероятно, довольно редок.

Таким образом, обнаружено, что ареалы ряда видов рода *Anax*, а также *Aeschna serrata*, *Sympetrum fonscolombii*, *S. pedemontanum*, *S. striolatum*, *Gomphus flavipes*, *Pyrrhosoma nymphula*, *Erythromma viridulum*, *Ischnura pumilio* значительно шире, чем предполагалось ранее. Фауна Владимирской обл. пополнена девятью видами, Московской – тремя, Мурманской – пятью, Воронежской – тремя, Тверской – двумя и Астраханской – одним.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Скворцов В.Э. Стрекозы Восточной Европы и Кавказа: Атлас-определитель. М., 2010. 623 с.

Харитонов А.Ю., Борисов С.Н., Попова О.Н. Дозорщик-император *Anax imperator* Leach, 1815 // Красная Книга Российской Федерации. М., 2001. С. 103–104, 222–236.

Поступила в редакцию 28.02.13

THE DRAGONFLIES (ODONATA) SPECIES NEW FOR DIFFERENT REGIONS OF THE RUSSIA

V.V. Onischko

The article provides information about the 24 new discoveries 22 species of dragonflies in the territory of European Russia, made from 1998 to 2011. add significantly to the species composition of this group of insects six regions, Astrakhan, Moscow, Murmansk, Tver, Vladimir and Voronezh oblasts. A total of 22 new species for the regions.

Key words: Dragonflies, Odonata, Astrakhan oblast, Moscow oblast, Murmansk oblast, Tver oblast, Vladimir oblast and Voronezh oblast, new records, faunistics, check-list.

Сведения об авторе: *Онишко Владимир Владимирович* – студент-дипломник Московского областного педагогического университета (wervolf999@yandex.ru)..

УДК 582.683.2+581.41

БИОЛОГИЯ И ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВАЙДЫ РЕБРИСТОЙ (*ISATIS COSTATA* С.А. МЕУ.) (CRUCIFERAE)

Ю.Е. Алексеев

В Заочье на территории Каширского р-на Московской обл. (крутой щебнистый склон рядом с железной дорогой) обнаружена долговременно существующая популяция заносного вида вайды ребристой – *Isatis costata* С.А. Меу. Жизненная форма растения – двулетник, очень редко однолетник. Оно ежегодно проходит полный жизненный цикл и формирует жизнеспособные семена. Описан онтогенез вида, морфология вегетативных органов и изменчивость плодов, обладающих важными диагностическими признаками представителей рода вайда.

Ключевые слова: *Isatis*, Cruciferae, Brassicaceae, жизненный цикл, онтогенез, заносные растения.

Род вайда (*Isatis* L.) насчитывает 79 видов (Warwick et. al., 2006), которые распространены в Центральной Европе, Передней и Центральной Азии. В Восточной Европе встречаются 8–9 видов этого рода (Буш, 1939; Котов, 1979; Дорофеев, 1998, 2006, 2012). Вид *I. sabulosa* Stev. ex Ledeb. имеет крупные стручочки длиной около 30 мм, а у остальных видов длина стручков не превышает 20 мм (Аветисян, 1963). Разграничение мелкоплодных видов вайд в Восточной Европе и смежных районах продолжает оставаться важной проблемой. Это заключение относится и к двум наиболее широко распространенным видам – вайде красильной (*I. tinctoria* L.) и вайде ребристой (*I. costata* С.А. Меу.), несмотря на то что их сравнительное изучение началось еще в конце XIX в. Уже тогда С.И. Коржинский (1892) констатировал неустойчивость признаков у видов вайд. В начале XX в. Н.А. Буш (1913), изучая вайды Сибири и Дальнего Востока, писал, что определения вайды сделаны «только по аналогии, по экземплярам, не имеющим зрелых плодов» (Буш, 1913, с. 157). В данной работе Н.А. Буш, используя морфологические признаки плодов, выделил 4 подвиды у *I. tinctoria* и 3 формы у *I. costata*. В работах систематиков, опубликованных в течение минувшего столетия, преобладала монотипическая концепция видов указанного рода, хотя объем видов понимался неоднозначно.

Одной из причин существования проблемы систематики этих и других видов вайд является использование в диагностических целях только признаков плода и недоиспользование других признаков. При этом даже для одного вида указаны разные размеры плода: например, для вайды красильной (в мм)

9–13×3–4,5(6) (Дорофеев, 1998) или 14–17×5–7 (Цвелев, 2000). Эти различия связаны с тем, что только в последнее время уточнены ареал и структура плода вайды красильной и вайды ребристой. Раньше считалось, что вайда красильная – дикорастущий и широко распространенный вид в Восточной Европе. И лишь недавно было установлено, что вайда красильная – вид приморских местообитаний, а на Русской равнине она является редким адвентивным видом (Дорофеев, 2012). В то же время вайда ребристая естественно распространена в степной зоне Русской равнины и Западной Сибири.

В разных региональных флористических работах, относящихся к европейской части России, фигурируют оба или какой-то один из вышеназванных видов. Поэтому получение точных данных по диагностике и распространению вайды красильной и вайды ребристой продолжает оставаться насущной задачей. Очевидно, что необходимо расширение числа признаков для диагностирования видов, определение изменчивости признаков и их систематического значения.

Материал и методы

В течение 5 лет (2009–2013) нам удалось изучать морфологию и биологию вайды ребристой в составе ее популяции, находящейся в 1 км к северу от железнодорожной станции Ожерелье в Заочье (Павелецкая железная дорога, Московская обл.). Популяция занимает крутой склон юго-западной экспозиции, который обращен к железной дороге и возвышается над ней на высоту около 8 м. Склон покрыт крупной щебенкой и примыкает к мосту шоссе на дороге, расположенному над железнодорожным полотном. Заросли вайды занимают участок склона (к югу от

моста), протяженность участка около 30 м. Численность особей вайды варьирует год от года, но ежегодно вырастают цветущие и плодоносящие особи. Нормально развитые экземпляры вайды ребристой можно также наблюдать около полотна железной дороги между станциями Ожерелье и Тесна.

Результаты

Ежегодное и неоднократное обследование указанной популяции вайды ребристой позволяет следующим образом описать морфолого-биологические особенности этого вида. Это двулетник или, реже, однолетник. Семена вайды прорастают как осенью, так и весной следующего года. Преобладает второй способ прорастания. Как показала комнатная культура, жизнеспособность семян сохраняется не менее 3 лет. Можно предположить, что часть семян вайды попадает в семенной банк почвы. В некоторые годы семена эти «воссоздают» популяцию, поскольку иногда заросли вайды выкашиваются в момент цветения (в конце мая), что резко сокращает семенную продукцию популяции.

Прорастание семян надземное, семядоли длинночерешковые, обратнойцевидные. Проростки, как правило, розеточного типа, но иногда нижние междоузлия у них бывают несколько удлиненные. Первые листья черешковые, обратноланцетные, по краю слегка волнистые (рис. 1). На протяжении всего вегетационного периода проросток (побеги) нарастает моноподиально, на нем формируются около 12 листьев. В пазухах листьев закладываются почки. В конце сентября листья молодой виргинильной особи буреют и полегают на поверхность почвы (рис. 2). На второй год из верхушечной почки растения вырастает новый участок моноподиального побега. Его энергичный рост в высоту продолжается до конца мая. В начале июня у него полностью формируется крупное соцветие и распускаются ярко желтые цветки.

Листья на втором (весеннем) приросте побега резко отличаются от листьев однолетнего (прошлогоднего) побега – они сидячие, полустеблеобъемлющие, ланцетовидные со стреловидным основанием. Репродуктивные побеги вайды именно с такими листьями представлены на гербарных образцах, однолетние особи видов этого рода в коллекциях отсутствуют. Плоды вайды ребристой в Подмоскowie созревают в начале июля, более месяца находятся на побегах и одновременно опадают в конце августа или в сентябре.

Параметры метамерии вайды ребристой как двулетнего растения таковы: в первый год вырастает уко-

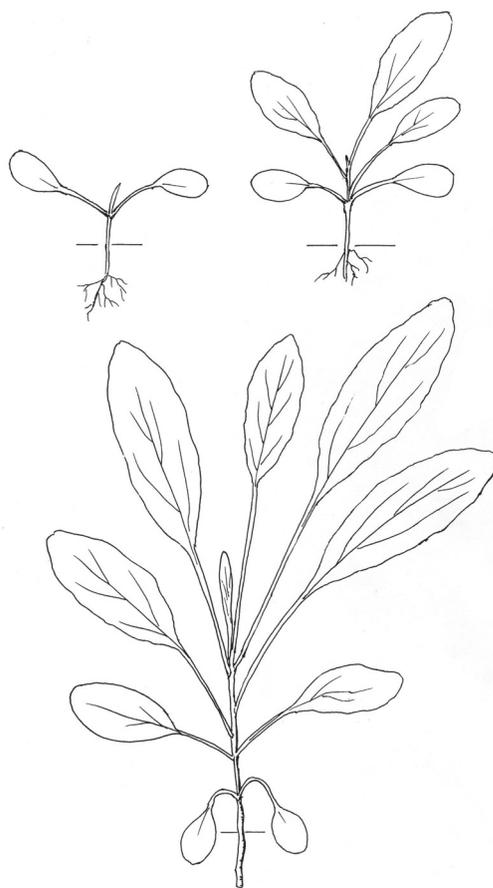


Рис. 1. Проросток и ювенильные особи Вайды ребристой в весенний период



Рис. 2. Виргинильная однолетняя особь Вайды ребристой в конце вегетационного периода

роченный побег из 10–12 метамеров. На второй год образуется 38–40 метамеров до соцветия (зона торможения) и около 10 метамеров в области соцветия. Таким образом, двулетняя нормально развитая особь вайды ребристой имеет побеги с 50–60 метамерами. У однолетних особей вайды число метамеров в два раза меньше (23–27). Приводимые показатели являются средними, они немного варьируют в зависимости от микроусловий.

Двулетние особи вайды ребристой представлены двумя формами. Одна из них не имеет боковых побегов в вегетативной сфере главного побега. У другой формы боковые побеги второго порядка развиваются из пазушных почек, которые расположены на приросте первого года. Развитие боковых почек в побеги зависит от локальных экологических условий. На возвышенных сухих местах эти почки не пробуждаются, а в ложбинах стока и в основании склона из почек вырастают боковые побеги. Участок однолетнего прироста с боковыми почками и формирующимися из них боковыми побегами представляет собой зону кущения, а почки и побеги на ней могут быть развиты в разной степени (рис. 3, 4). В самых благоприятных условиях боковые побеги энергично растут, у них образуются более 10 метамеров, а на верхушках небольшие соцветия.

Необходимо отметить, что вайду красильную, как и вайду ребристую, обычно относят к двулетникам и, реже, к однолетникам. Но некоторые ученые не относят вайду красильную к однолетникам, а считают

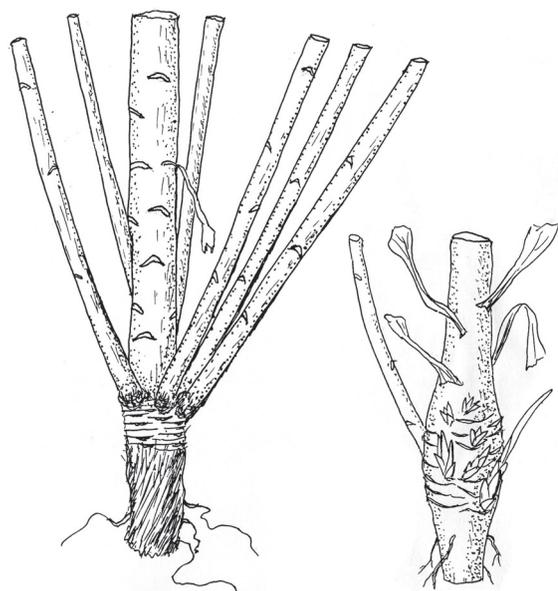


Рис. 3. Основания главного и боковых побегов двулетней плодоносящей особи Вайды ребристой в середине лета



Рис. 4. Плоды Вайды ребристой из нижней (слева), средней и верхней (справа) частей паракардия

ее двулетником или многолетником (Крупкина, 2006; Kirschner, Sutory, 1992). На рисунке, представленном в работе Л.И. Крупкиной, вайда красильная имеет разветвленное корневище с двумя побегами – укороченным вегетативным и удлиненным репродуктивным (Крупкина, 2006, табл. 35). Возможно, что у многолетних особей репродуктивные побеги дициклические. Для установления особенностей жизненных форм вайды ребристой и вайды красильной необходимо изучение онтогенеза и изменчивости второго вида.

Общее соцветие вайды ребристой – сложный щиток из более чем 10 паракардиев, каждый из которых имеет веточки третьего порядка. Последние представляют собой кисти с 15–20 цветками. К моменту плодоношения на верхушках кистей сохраняются бутоны недоразвитых неопавших цветков. Зрелые плоды поникают верхушками вниз. Самые нижние веточки могут быть простыми, не ветвистыми.

Морфология цветков вайды ребристой и близких к ней видов практически не используется в их систематике. Размеры цветков или лепестков у них перекрываются и поэтому нуждаются в тщательном сравнительном изучении.

Плоды видов рода вайда – невскрывающиеся специализированные стручочки с крыловидными придатками, которые считаются приспособлением к анемохории (Бобров и др., 2009). Форма и размеры стручочков являются наиболее важными систематическими признаками и всегда используются в описаниях видов и ключах для их определения. Интересующие нас близкие виды – вайда ребристая и вайда красильная – помимо различий в соотношениях длины и ширины плодов отличаются особенностями их жилкования (Дорофеев, 2006). У вайды ребристой на боковой

стороне стручочка имеются три сильно сближенные жилки, а у вайды красильной – только одна сильно выступающая жилка.

Поскольку особенности жилкования плодов имеют большое значение в систематике крестоцветных, мы изучили изменчивость этого признака на створках стручочков вайды ребристой. Нами установлено, что соотношение длины и ширины стручочка изменяется в процессе онтогенеза. Длина плода достигает своих предельных значений раньше, чем их ширина. Поэтому незрелые плоды уже, чем зрелые. Даже вполне зрелые плоды, находящиеся в отдельной кисти, неодинаковы по размерам. Эти размеры изменяются в соответствии с правилом одновершинной кривой: самые нижние и самые верхние в кисти мельче, чем плоды на среднем участке кисти. Если «средние плоды» имеют длину около 10 мм, то верхние и нижние на 2–3 мм короче средних. Заметим, что в ключах для определения видов вайд размеры плодов указаны с пределами изменчивости, но без указания местоположения отдельных форм плодов. Поэтому имеющиеся в литературе данные о размерах плодов вайд использовать трудно.

Особенности жилкования или реберной структуры плодов вайды ребристой могут быть описаны, по нашему мнению, следующим образом. На уплощенной стороне стручочка по средней линии расположен валик (ребро) – место контакта плодолистиков. Этот валик (назовем его основной) при внимательном рассмотрении представляет собой «конструкцию» из трех тонких валиков, слитых в основной валик.

Ширина основного валика (ребра) составляет около 1 мм, а ширина каждого из трех образующих его тонких валиков около 0,3 мм. По обе стороны от основного валика находятся по одному валику, которые обычно называют ребрами. По своей морфологической природе эти ребра являются жилками плодолистиков, точнее их стенок и устроены они неодинаково даже у плодов одной особи (рис. 4). Жилки могут отходить как от основания плодолистика, так и немного выше основания. Иногда с каждой стороны от среднего валика формируются по две параллельных жилки. Таким образом, на каждой стороне оказывается в общей сложности не 3, а 5 ребер. Разнообразие реберных структур подчинено

определенной закономерности, которая проявляется на отдельной веточке паракладия в направлении от его основания к верхушке. Нижние стручочки на веточке имеют центральное ребро и, как правило, не имеют боковых ребер. У средних стручочков кроме центрального ребра есть с каждой стороны по одному или по два боковых ребра. Верхние стручочки, всегда более мелкие по сравнению с остальными, имеют центральное ребро (у него средний валик обычно недоразвит) и два боковых ребра, заметно отставленных от центрального.

Таким образом, изменчивость признаков плода у вайды ребристой носит возрастной характер и, следовательно, не отвечает на другие важные для систематики вопросы: какова амплитуда экологической и географической изменчивости? Присутствует ли гетерокарпия скрытого типа?

Выводы

Впервые в зоне хвойно-широколиственных лесов Заочья Московской обл. обнаружена долговременно существующая адвентивная по происхождению популяция вайды ребристой. Популяция занимает склон около полотна железной дороги. Очевидно, этот степной вид может быть не только эфемерофитом в лесной зоне.

Изученная популяция представлена как однолетними, так и двулетними особями. Особи разных жизненных форм различаются числом метамеров вегетативных побегов, но имеют одинаковый ритм сезонного развития. Для выяснения факторов, определяющих жизненную форму растения необходимы наблюдения за ним в разных экологических условиях, а также экспериментальные посеы.

Форма стручочка изменяется в процессе его созревания. Сначала стручочек удлиненно-продолговатый, а в завершении роста – овально-продолговатый. В указанной популяции вайды формировались только голые плоды.

Форма, размеры и жилкование стручочков изменяются вдоль продольной оси веточки соцветия, отражая в целом ту закономерность в строении побегов, которая называется «правило одновершинной кривой». Для сравнения плодов вайды ребристой и других видов рода необходимо использовать средние по положению на побеге плоды.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 12-04-00467).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аветисян В.Е.* Критический обзор кавказских видов рода *Isatis* L. // Заметки по систематике и географии растений АН Грузинской ССР. 1963. Вып. 23. С. 71–86.
- Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С.* Морфогенез плодов Magnoliophyta. М., 2009. 400 с.
- Буш Н.А.* 25 Cruciferae // Флора Сибири и Дальнего Востока. Вып. 1. Двудольные. СПб., 1913. С. 80–176.
- Буш Н.А.* Род 600 Вайда – *Isatis* L. // Флора СССР. Т.8. М.;Л. 1939. С. 203–222.
- Дорофеев В.И.* Семейство крестоцветные – Cruciferae (Brassicaceae) средней полосы европейской части Российской Федерации // Turczaninowia. 1998. Т. 1. Вып. 3. С. 5–94.
- Дорофеев В.И.* Сем. 65 Cruciferae V.Juss., nomen altern. (Brassicaceae) – Крестоцветные / Флора средней полосы европейской части России. М., 2006. С. 256–283.
- Дорофеев В.И.* Сем. 83 Brassicaceae Burnett. (Cruciferae Juss.) – Крестоцветные // Конспект флоры Восточной Европы. Т. 1 (под ред. Н.Н. Цвелева). М.;СПб, 2012. С. 364–437.
- Коржинский С.И.* Флора Востока Европейской России в ее систематических и географических отношениях // Изв. Томского ун-та. 1892. Кн. 5. Отд.2. С. 81–299.
- Котов М.И.* Род 16. Вайда – *Isatis* L. // Флора европейской части СССР. Т. 4. Л., 1979. С. 62–65.
- Крупкина Л.И.* Сем. Cruciferae Juss. (Brassicaceae Burnett.) – Крестоцветные / Иллюстр. определитель растений Ленинградской области (под ред. А.Л. Буданцева и Г.П. Яковлева). М., 2006. 799 с.
- Цвелев Н.Н.* Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.
- Kirschner J., Sutory K.* 5. *Isatis* L. – Boryt. / Kvetena České republiky 3. (ed. S. Hejny, B. Slavik). Praha, 1992. P. 42–44.
- Warwick S.I., Francis A. I.A./Fl-Shehbaz.* Brassicaceae: Species checklist and database on CD – Rom // Pl. Syst. Evol., 2006. Vol. 256. P. 249–258.

Поступила в печать 25.09.13

**BIOLOGY AND INTRAPOPULATIONAL VARIABILITY OF *ISATIS COSTATA*
C.A. MEY. (CRUCIFERAE)**

Yu. Ye. Alexeyev

I recorded an established population of the alien *Isatis costata* C.A. Mey. (Cruciferae) in the Trans-Oka part of Kashirsky District (Moscow Oblast, Russia). It is situated on a steep slope of the railway embankment. Biennial plants as well as some annuals were recorded within this population. *Isatis costata* successfully completes its life cycle every year and forms ripe seeds. I describe ontogenesis, vegetative morphology and variability of fruits, an important diagnostic character of *Isatis* species.

Key words: *Isatis*, Cruciferae, Brassicaceae, life cycle, ontogenesis, alien plants.

Сведения об авторе: *Алексеев Юрий Евгеньевич* – доцент кафедры геоботаники биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (zhmylev@gmail.com).

УДК 582.681.81:581.47(470.311)

К СИСТЕМАТИКЕ РОДА *POPULUS* L. II. ЗНАЧЕНИЕ ПРИЗНАКОВ КОРОБОЧЕК ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СИСТЕМАТИЧЕСКОГО СТАТУСА ТОПОЛЕЙ, КУЛЬТИВИРУЕМЫХ И ДИЧАЮЩИХ В МОСКОВСКОМ РЕГИОНЕ

М.В. Костина, Ю.А. Насимович

На основании литературных, гербарных (МНА, LE) и собственных данных проведено описание и сравнение коробочек у разных видов тополей (*Populus* L.) из секций *Populus*, *Tacamahaca*, *Aigeiros*, а также их гибридов, используемых в озеленении Москвы. Показано, что в городском озеленении коробочки образуются в основном у гибридов *P. × sibirica*, *P. × moskoviensis* и *P. × canadensis*. Неожиданным оказалось отсутствие в Москве женских растений *P. balsamifera* L. Ранее за них принимались гибридогенные *P. × moskoviensis* и *P. × sibirica*. Высказаны новые предположения о происхождении *P. tristis* (*P. longifolia*).

Ключевые слова: *Populus*, коробочки, гибриды, внутривидовая систематика, городское озеленение.

Многие мегаполисы и крупные города можно рассматривать как экспериментальные площадки по изучению вопросов, связанных с гибридизацией и другими проблемами эволюции растений. Это обусловлено тем, что в озеленении городских территорий нередко используются древесные растения, относящиеся к одному роду, но к разным видам, привезенным нередко из весьма отдаленных регионов. При совместном произрастании многие виды начинают гибридизировать. Выяснение систематической принадлежности используемых в озеленении древесных пород осложняется еще и тем, что высаживаются многочисленные культивары и сорта. Именно такая ситуация сложилась с тополями во многих крупных городах, в том числе и в Москве.

Определение тополей основывается, главным образом, на вегетативных признаках. Признаки репродуктивной сферы, в том числе и особенности строения коробочек, обычно не используются. Это обусловлено рядом причин. Во-первых, тополя растения двудомные, поэтому признаки строения коробочек играют роль только при определении женских экземпляров, во-вторых, сбор кобочек иногда затруднен из-за большой высоты деревьев, в-третьих, период плодоношения тополей весьма непродолжителен.

Во внутривидовой систематике тополей признаки строения коробочек учитываются (Комаров,

1936; Скворцов, 2008; Schneider, 1916; Rehder, 1949), но не всегда последовательно и не всеми исследователями.

Цель данной работы состояла в том, чтобы выявить особенности строения коробочек у видов рода *Populus*, а также установить возможность использования этих признаков для уточнения систематического статуса и частоты встречаемости тополей Московского региона.

Материал и методы

В работе были использованы гербарные материалы Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина в Москве (МНА) и Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН в С.-Петербурге (LE). Кроме того, в 2011 и 2012 гг. в Москве и в Московской обл. целенаправленно собирался гербарий с коробочками. Определение тополей производилось с использованием вегетативных признаков, описанных в сводке «Адвентивная флора Москвы и Московской области» (Майоров и др., 2012).

Рассматривались следующие хорошо формализуемые признаки: длина плодоножек, число створок, которыми раскрываются коробочки, форма и опушение коробочек.

В понимании объема *P. suaveolens* Fisch., *P. laurifolia* Ledeb., *P. tristis* Fisch., *P. nigra* L., *P. × jackii* Sarg. мы следовали А.К. Скворцову (2010).

Результаты

Секция *Populus*

Для всех видов секции *Populus*, в том числе и встречающихся в озеленении Москвы и Московской обл. (*P. tremula* L., *P. alba* L., *P. × canescens* Sm.), характерны короткие (3,5–5,0 мм) и узкие (1,0–2,0 мм) коробочки с длинным носиком, сидящие на плодоножках длиной 0,5–1,0 мм (иногда до 1,5 мм). Коробочки, по нашим наблюдениям, раскрываются двумя створками, на что указывали также А. Rehder (1949) и J.E. Eckenwalder (1977). Поэтому признаки, связанные со строением коробочек, подтверждают естественность секции *Populus*, но при определении видов этой секции не информативны.

Иная ситуация складывается с видами секций *Tacamahaca* Sprach и *Aigeiros* Duby, поскольку в обеих секциях есть виды и с двустворчатými, и с трехстворчатými коробочками. В данном случае особенности коробочек наряду с вегетативными признаками имеют диагностическое значение.

Секция *Tacamahaca*

P. suaveolens Fisch. Результаты изучения гербарных материалов, которые совпадают с литературными данными (Комаров, 1936; Соколов и др., 1951; Скворцов, Белянина, 2006; Бакулин, 2010; Schneider, 1916; Rehder, 1949; Krüssmann, 1977), показали, что у этого вида формируются округлые или чуть вытянутые неопушенные коробочки, вскрывающиеся большей частью тремя, реже четырьмя створками. Длина коробочек 6,0–9,0 мм, ширина 4,0–6,5 мм. Плодоножки обычно очень короткие (0,5–1,0 мм), но попадаются коробочки с плодоножками от 2,0 до 5,0 мм.

В настоящее время *P. suaveolens* редко используется в озеленении Москвы, на что указывала уже Э.И. Якушина (1982), которая отмечала, что эта древесная порода встречается в основном в парковых массивах и является малоперспективной для озеленения города.

P. laurifolia Ledeb. Результаты изучения гербарных материалов, которые совпадают с литературными данными (Поляков, 1972; Коропачинский и др., 2001), показали, что коробочки у *P. laurifolia* округлые, голые или опушенные, почти сидячие, вскрывающиеся обычно тремя, реже четырьмя створками. Длина коробочек 6,0–8,0 мм, ширина 4,5–7,5 мм.

В XIX в. и позднее тополь лавролиственный использовался в озеленении Москвы (Якушина, 1987; Майоров и др., 2012). В настоящее время он очень редок или вообще отсутствует. Указание на наличие вида

на Щукинском полуострове (Майоров и др., 2012) на самом деле может относиться к внутрисекционному гибриду.

P. × moskoviensis R.I. Schröd. По мнению ряда исследователей (Комаров, 1936; Соколов и др., 1951; Богданов, 1965; Цвелев, 2001; Скворцов, 2006), *P. × moskoviensis* представляет собой гибрид *P. suaveolens* и *P. laurifolia*. По нашим данным, коробочки *P. × moskoviensis* округлые, почти сидячие (длина плодоножки 0,5 мм), вскрываются тремя створками. Коробочки могут быть опушенными. Длина коробочек 6,0–7,0 мм, ширина 4,0–6,5 мм.

Следует отметить, что в литературных источниках тополь московский описывается по-разному (Майоров и др., 2012). Наши наблюдения показывают, что гибриды между *P. suaveolens* и *P. laurifolia* могут уклоняться как в сторону одного, так и другого родительского вида. Из-за сходства листьев и округлых побегов гибриды между *P. suaveolens* и *P. laurifolia*, уклоняющиеся в сторону первого вида, наиболее часто принимают за *P. balsamifera*.

Тополь московский встречается в озеленении гораздо чаще, чем его родительские виды. 30–40 лет назад этот гибрид использовался при озеленении улиц, например, в подмосковных городах Королев (Болшево), Одинцово, Щёлково.

P. balsamifera L. Для этого вида характерны слегка продолговатые коробочки, вскрывающиеся двумя створками, что единодушно отмечали все исследователи (Комаров, 1936; Schneider, 1916; Rehder, 1949; Krüssmann, 1977; Eckenwalder, 1977; Koltzenburg, 1999). В своих последних работах А.К. Скворцов (2006) также указывал на двухстворчатость коробочек *P. balsamifera*, сидящих на отчетливо выраженных плодоножках длиной 1,5–3,0 мм. По гербарным образцам из Аляски коробочки имеют длину и ширину 6,0–8,5 и 3,5–6,0 мм соответственно.

Результаты исследования показали, что в московских гербариях (МНА, MW, МСХА) образцы из Московского региона, определенные как *P. balsamifera*, принадлежат межсекционным гибридам черных и бальзамических тополей.

P. tristis Fisch. В 2011 и в 2012 гг. в четырех точках Москвы были обнаружены плодоносящие экземпляры *P. tristis* (var. *longifolia*), с почти сидячими неопушенными коробочками, вскрывающимися тремя, реже двумя створками (Майоров и др., 2012). Длина коробочек 8,0–9,0 мм, ширина 6,0–7,0 мм. До этого предполагалось, что у нас распространен только один мужской клон (Скворцов, 2008).

По предположению А.К. Скворцова (2008), *P. tristis* представляет собой клон *P. trichocarpa* Носк., вывезенный из южной части бывшей русской Аляски. Однако, как отмечал А.К. Скворцов (2008), на Южной Аляске, а также в тех частях Северной Америки, где ареалы *P. balsamifera* и *P. trichocarpa* перекрываются, наблюдается довольно широкая гибридизация между *P. balsamifera* и *P. trichocarpa*. А.К. Скворцов в разных районах Аляски собрал серию образцов *P. balsamifera* и *P. trichocarpa*, часть из которых он расценил как гибриды между этими видами. Срежки у этих экземпляров имеют как двухстворчатые, так и трехстворчатые коробочки.

На основании строения коробочек *P. tristis* мы допускаем, что этот вид может представлять собой клон *P. balsamifera* × *P. trichocarpa*. Тем не менее следует проанализировать также версию о близости *P. tristis* к *P. suaveolens* из Восточной Сибири (Майоров и др., 2012).

***P. simonii* Carrière.** Изучение гербарных материалов показало, что все имеющиеся в коллекции образцы (даже присланные из Китая) собраны не в природе, а в посадках. Поэтому вопрос о том, имеет ли этот вид свой собственный ареал, остается открытым. Многие исследователи (Комаров, 1936; Rehder, 1949; Krüssmann, 1977) отмечали, что для *P. simonii* характерны практически сидячие коробочки длиной до 3 мм, вскрывающиеся двумя, реже тремя створками. Результаты нашего исследования показали, что в коллекциях МНА и LE под названием *P. simonii* представлен весьма разнородный материал. Однако часть образцов, присланных из Китая, действительно имеет небольшие генеративные побеги и мелкие коробочки, вскрывающиеся двумя створками.

Этот вид часто используется в озеленении. На территории Москвы и в Подмоскovie плодоносящих экземпляров не обнаружено.

Секция *Aigeiros*

***P. nigra* L.** Коробочки *P. nigra* вскрываются двумя створками, на что единодушно указывают все исследователи (Скворцов, 2006; Бакулин, 2007; Schneider, 1916; Rehder, 1949; Krüssmann, 1977; Eckenwalder, 1977; Koltzenburg, 1999) и что согласуется с нашими данными. Для этого вида характерны округлые коробочки без носика. Длина коробочек 5,0–7,0 мм, ширина 3,5–5,0 мм. Плодоножки *P. nigra* обычно отчетливо выражены 2,0–4,0 мм. Э.В. Якушина (1982) указывала, что *P. nigra* представляет собой традиционный для старой Москвы вид тополя. В настоящее время этот

вид редко встречается в Москве, причем плодоносящих экземпляров мы не обнаружили.

***P. deltoides* Batram ex Marshall.** Этот североамериканский вид часто указывается для Европы и Азии (Комаров, 1936; Соколов и др., 1951; Скворцов, 2006, 2008). Систематические отношения *P. deltoides* с другими североамериканскими видами весьма неопределенны. Так, С.К. Schneider (1916), отмечая, что генеративные побеги у *P. deltoides* Marshall могут достигать 25 см, а коробочки (сидячие на коротких ножках) вскрываются обычно тремя, реже двумя створками, сближал *P. deltoides* с другим североамериканским видом – *P. monilifera* Ait.

Populus fremontii S. Watson и *P. wislizenii* Sarg. С.К. Schneider считал самостоятельными видами, обращая внимание на крупные коробочки (до 1,3 см длиной) и длинную плодоножку у *P. wislizenii* Sarg.

A. Rehder (1949) и G. Krüssmann (1977), описывая *P. deltoides* Marshall, отмечали, что для этого вида характерны генеративные побеги длиной до 20 см с 3–4-створчатыми коробочками на коротких ножках. Они не признавали *P. monilifera* Ait. самостоятельным видом и приводили это название как синоним к *P. deltoides* Marshall. Для *Populus wislizenii* (S. Watson) Sarg. A. Rehder (1949), как и С.К. Schneider (1916), отмечал крупные размеры коробочек (до 1 см длиной) и длинные плодоножки (до 1,5 см). *Populus fremontii* S. Watson и *P. arizonica* Sarg. он рассматривал как виды близкородственные к *P. wislizenii* (S. Watson) Sarg. Krüssmann (1977) *P. wislizenii* S. Watson и *P. arizonica* (Sarg.) Jeps. приводит как разновидности *P. fremontii* S. Watson. Оба эти исследователя признают самостоятельность *P. sargentii* Dode.

J.E. Eckenwalder (1977) понимает *P. deltoides* широко, рассматривая *P. monilifera* и *P. wislizenii* как подвиды *P. deltoides*, признавая при этом самостоятельность *P. fremontii* S. Watson. При этом J.E. Eckenwalder обращает внимание на длину генеративных побегов (до 30 см) и короткие плодоножки у *P. deltoides* Bartram ex Marshall. Он подчеркивает наличие крупных коробочек на длинных плодоножках у *P. deltoides* subsp. *wislizenii* (S. Watson) и небольшие размеры генеративных побегов (до 12 см) у *P. deltoides* subsp. *monilifera* (Aiton) Eckenwalder (syn. *P. sargentii* Dode). Вставая на предлагаемую J.E. Eckenwalder (1977) точку зрения широкого понимания *P. deltoides*, следует признать широкий полиморфизм этого вида по длине генеративных побегов и плодоножек, а также по размерам и форме коробочек. Однако в отношении другого рассматриваемого

нами признака – числа створок, которыми коробочки вскрываются, J.E. Eckenwalder высказывается совершенно определенно, отмечая их трехстворчатый, реже четырехстворчатый характер.

В Москве и в Подмоскowie в 2010–2012 гг. в нескольких точках были собраны типичные образцы *P. deltoides* subsp. *monilifera* (более северный подвид дельтовидного тополя), но растений с коробочками найти не удалось, что позволяет предположить, что дельтовидный тополь представлен мужским клоном. *P. × canadensis* Moench – часто втекающийся московский гибрид (Якушина, 1982), который использовался в озеленении не только Москвы, но и Подмоскowie, например, в городах Королев (Болшево), Щёлково. Считается, что *P. × canadensis* представляет собой гибрид между *P. nigra* и *P. deltoides* (Комаров, 1936; Соколов и др. 1951; Сковцов, 2006, 2008; Schneider, 1916; Rehder, 1949; Krüssmann, 1977).

P. × canadensis. Moench Наши данные показали, что для *P. × canadensis* характерны продолговатые, довольно крупные коробочки. Длина коробочек 6,0–9,5 мм, ширина 3,5–5,0 мм. Коробочки с отчетливо выраженными плодоножками длиной 2–4 мм, вскрывающиеся в пределах одной кисти разным числом створок (чаще двумя–тремя, изредка – четырьмя). Такая особенность *P. × canadensis* подтверждает предположение о гибридогенном происхождении этого таксона от видов, коробочки которых вскрываются двумя (*P. nigra*) или тремя (*P. deltoides* s.l.) створками. J.E. Eckenwalder (1977) также обращал внимание на то, что коробочки у *P. × canadensis* вскрываются разным числом створок. Следует отметить, что листья у *P. × canadensis* в Москве распускают позже, а плоды созревают раньше, чем у всех других тополей секций *Tacamahaka* и *Aigeiros*.

Межсекционные гибриды

P. × jackii Sarg. считается гибридом *P. balsamifera* × *P. deltoides* (Schneider, 1916; Rehder, 1949; Krüssmann; 1977; Koltzenburg, 1999; Eckenwalder, 1977), хотя применительно к среднерусским экземплярам этого вида высказывались и другие предположения (Майоров и др., 2012). Для *P. × jackii* характерны мелкие неопушенные двухстворчатые коробочки на хорошо выраженной плодоножке. Длина коробочек 4,0–5,5 мм, ширина 2,5–3,5 мм. А.К. Сковцов (2010) отмечал также, что *P. × jackii* регулярно цветет, но не дает семян. В Москве изредка встречаются растения, определяемые по призна-

кам вегетативной сферы как *P. × jackii*. Плодоносящий экземпляр был обнаружен в Зеленограде.

P. × sibirica G. Kryl. et Grig. ex Skvortsov является, согласно А.К. Сковцову (2007, 2010), наиболее частым в Москве и ближайших областях гибридом, возникшим при гибридизации *P. balsamifera* и *P. nigra*. По описанию, данному А.К. Сковцовым (2007), у этого вида коробочки двухстворчатые, почти сидячие и часто недоразвитые. Мы установили, что плодоножки у *P. × sibirica* достаточно хорошо выражены и имеют длину от 1,0 до 1,5 мм. Коробочки (по крайней мере, в 2011–2012 гг.) хорошо завязывались и вызревали. Длина коробочек 6,0–9,0 мм, ширина 3,5–5,0 мм. Кроме того, следует отметить, что для коробочек *P. sibirica* характерен отчетливо выраженный тупой носик, и после вскрытия коробочки ее створки немного закручиваются снаружи.

Однако предварительные молекулярно-генетические исследования тополей методом ISSR маркирования показали, что образцы *P. × sibirica* отчетливо группируются с *P. nigra*, а не с *P. balsamifera*. Поэтому вопрос о происхождении этого широко распространенного гибрида остается открытым и нуждается в дальнейшем изучении, хотя участие *P. nigra* в его образовании теперь не вызывает сомнений (Безр и др., 2008).

В 2012 г. мы обследовали 25 деревьев, соответствующих по своим характеристикам *P. × sibirica*, у которых наряду с двухстворчатыми коробочками присутствовали и трехстворчатые, причем доля последних варьировала от 0 до 79%. Однако, если коробочки родительских видов вскрываются двумя створками, то коробочки их гибрида должны вскрываться сходным образом. Наличие трехстворчатых коробочек у *P. × sibirica* свидетельствует о том, что в образовании этого гибрида должен был участвовать вид с трехстворчатыми коробочками.

Наши новые данные подтверждают ранее высказанное предположение (Майоров и др., 2012), что бальзамической составляющей *P. × sibirica* мог быть *P. × moskoviensis*, который, как уже отмечалось выше, нередко принимается за *P. balsamifera*.

P. × berolinensis K. Koch. обычно рассматривается как гибрид *P. laurifolia* и *P. nigra* var. *italica* (Комаров, 1936; Соколов и др., 1951; Сковцов, 2010; Цвелев, 2001; Rehder, 1949; Krüssmann, 1977). В литературе отсутствуют сведения о строении коробочек этого гибрида. По нашим данным, тополь берлинский изредка образует почти круглые двухстворчатые коробочки на хорошо выраженной

плодоножке (до 3 мм), похожие на коробочки *P. nigra*. Длина коробочек 5,0–7,0 мм, ширина 3,5–5,5 мм.

Обсуждение

Проведенное исследование показало, что женские особи таких видов как *Populus suaveolens* и *P. laurifolia*, имеющие обширные естественные ареалы, очень редко встречаются в озеленении города. Женские экземпляры других широко распространенных в природе видов – *Populus balsamifera*, *P. nigra* и *P. deltoides* – на обследуемой территории нами обнаружены не были. Не найдены также коробочки у *P. simonii*, вида, таксономический статус которого до сих пор остается неопределенным.

Наиболее массово в городе плодоносит *P. × sibirica*. Однако систематический статус данного таксона требует дальнейшего изучения, поскольку строение коробочек ставит под сомнение участие в его образовании тополя бальзамического и показывает его неоднородность. Также в Москве и Подмоскowie встречается довольно много женских плодоносящих растений *P. × canadensis* и *P. × moskoviensis*, реже можно обнаружить коробочки у *P. × berlinensis*. Изредка в городе встречаются женские особи *P. × jackii*.

По-видимому, в Москве имеются и другие межсекционные гибриды (Майоров и др., 2012). Вероятно,

доля их участия в озеленении Москвы также довольно высока. Систематический статус этих гибридов требует дальнейшего изучения. Данные о строении коробочек у них отсутствуют, возможно, потому что некоторые из них принимаются за *P. × sibirica*.

Было установлено, что гибриды по признакам вегетативной сферы могут имитировать природные виды, которые не участвовали в их образовании, как это произошло в случае с тополем московским, который похож на тополь бальзамический. Использование данных о строении коробочек позволило усомниться в факте присутствия тополя бальзамического на исследуемой территории.

Признаки коробочек позволяют также проводить границу между гибридом и видами, участвующими в его образовании. Это особенно актуально, когда по признакам вегетативной сферы гибрид отклоняется в сторону одного из родительских видов, как в случае с тополем канадским.

Особенности строения коробочек *P. tristis* позволили выдвинуть еще одну версию о гибридогенном происхождении этого таксона.

Повышенная репродуктивная активность гибридов тополей подтверждает теоретические предположения о механизмах адаптации адвентивных видов к новым условиям и о способах возникновения инвазивных видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакулин В.Т. Тополь черный в Западной Сибири. Новосибирск, 2007. 121 с.
- Бакулин В.Т. Тополь душистый в Сибири. Новосибирск, 2010. 110 с.
- Безр С.С., Шанцер И.А., Скворцов А.К. Полиморфизм бальзамических тополей (*Populus* секция *Tasatanhaca*) по данным ISSR маркирования // Мат-лы XII съезда Русского Ботанического общества. Петрозаводск, 2008. С. 15–21.
- Богданов П.Л. Тополя и их культура. М., 1965. 104 с.
- Комаров В.Л. Род Тополь // Флора СССР. М.;Л., 1936. Т. 5. С. 215–242.
- Коропочинский И.Ю., Артемов И.А. Определитель растений Республики Тува. Новосибирск, 2007. С. 227–228.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М., 2012. 421 с.
- Поляков П.П. Род – *Populus* L. Иллюстрированный определитель растений Казахстана. Алма-Ата, 1972. С. 484–486.
- Скворцов А.К., Белянина Н.Б. О бальзамических тополях (*Populus* section *Tasatanhaca*, *Salicaceae*) на востоке азиатской России // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 1. С. 1244–1252.
- Скворцов А.К. *Populus* L. – Тополь // П.Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР. М., 2006. С. 179–181.
- Скворцов А.К. О сибирском бальзамическом тополе // Бюл. ГБС. 2007. № 193. С. 41–45.
- Скворцов А.К. О некоторых тополях, описанных Ф.Б. Фишером в 1841 г. // Бюл. ГБС. 2008. № 194. С. 61–67.
- Скворцов А.К. Систематический конспект рода *Populus* в Восточной Европе, Северной и Средней Азии // Бюл. ГБС. 2010. Вып. 196. С. 62–73.
- Соколов С.Я., Шипчинский Н.В., Ярмоленко А.В. *Populus* L. – Тополь // Деревья и кустарники СССР. М.;Л., 1951. Т. 2. С. 174–217.
- Цвелев Н.Н. О тополях Санкт-Петербурга в Ленинградской области // Бот. журн. 2001. Т. 86, № 2. С. 70–78.
- Якушина Э.И. Древесные растения в озеленении Москвы. М., 1982. 158 с.
- Eckenwalder J.E. North American cottonwoods (*Populus*, *Salicaceae*) of section *Abaso* and *Aigeiros* // J. Arnold Arbor. 1977. Vol. 58. N 3. P. 193–208.
- Koltzenburg M. Bestimmungsschlüssel f-r in Mitteleuropa heimische und kultivierte Pappelarten und -sorten (*Populus* spec) / Floristische Rundbriefe. Beih. 6. 1999. 53 s.
- Krüssmann G. Handbuch der Laubgehölze. Berlin, Hamburg, 1977. Bd 2. 466 s.

Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. N.Y., 1949. 996 p.

Schneider C.K. *Populus* // Sargent Ch.S. *Plantae Wilsonianae*. 1916. Vol. 3. N 1. P. 16–39.

Поступила в редакцию 12.11.13

ON THE SYSTEMATICS OF *POPULUS* L. II. IMPORTANCE OF FRUIT CHARACTERS FOR IDENTIFICATION OF CULTIVATED AND ADVENTIVE SPECIES IN MOSCOW REGION

M.V. Kostina, J.A. Nasimovich

Poplars (*Populus* L.) of the sections *Populus*, *Tacamahaca*, *Aigeiros* and their hybrids used as ornamental trees in Moscow are compared as to their capsule structures. It is shown that in urban conditions capsules are mostly set in hybrid trees of *P. × sibirica*, *P. × moskoviensis* and *P. × canadensis*. Unexpectedly, we found no female trees of balsam poplar (*P. balsamifera* L.) in Moscow. Previously, the hybrids *P. × moskoviensis* and *P. × sibirica* were referred to as the balsam poplar. We suggest also some new hypotheses on *P. tristis* (*P. longifolia*) origin.

Key words: *Populus*, capsules, hybrids, intrageneric taxonomy, urban plantations.

Сведения об авторах: *Костина Марина Викторовна* – профессор кафедры биологии и биотехнологии факультета экологии и естественных наук Московского государственного университета им. М.А. Шолохова, докт. биол. наук (mkostina@list.ru); *Насимович Юрий Андреевич* – ст. науч. сотр. лаборатория заповедного дела ВНИИ охраны природы.

ПОТЕРИ НАУКИ
LOSSES OF SCIENCE

СВЕТЛОЙ ПАМЯТИ МАРИИ АНДРЕЕВНЫ ГУЛЕНКОВОЙ
(26.07.1928–05.10.2013)
IN THE BLESSED MEMORY OF MARIA ANDREEVNA
GULENKOVA
(26.07.1928–05.10.2013)



5 октября 2013 года, в День Учителя, в возрасте 85 лет ушла из жизни замечательный Ботаник, Педагог и Человек, Мария Андреевна Гуленкова. Вся ее жизнь была связана с Московским педагогическим государственным университетом (МГПИ им. В.И.Ленина), в котором она проработала почти 60 лет: с 1954 г. – ассистентом, с 1965 – доцентом, в последние годы жизни – профессором кафедры ботаники.

Мария Андреевна Гуленкова (Борисова) – коренная москвичка, жила с родителями на Варварке (Кривой переулок), в двух шагах от Кремля. Мария Андреевна училась в московской школе рабочей молодежи и уже с 12 лет работала помощником швеи. В 1951 г. Мария Андреевна закончила Педагогический инсти-

тут им. В.П. Потёмкина и поступила в аспирантуру, которую закончила в 1954 г.

Как исследователь Мария Андреевна сформировалась под влиянием крупного ученого-морфолога, профессора Ивана Григорьевича Серебрякова (1914–1969), возглавлявшего в то время кафедру ботаники МГПИ им. В.И. Ленина. Под его руководством в 1954 г. Мария Андреевна успешно защитила кандидатскую диссертацию на тему «Побегообразование и ритм сезонного развития северостепных растений». После защиты диссертации она осталась на кафедре, где и проработала много счастливых лет. Мария Андреевна всегда с особой теплотой, любовью и благодарностью вспоминала о своем учителе.

В то время интересы И.Г. Серебрякова лежали в области экологической и сравнительной морфологии, в первую очередь, морфологии вегетативных органов. Это отразилось и в работах Марии Андреевны, в особенности в ее исследовании по морфогенезу разных жизненных форм в роде *Lathyrus*. Серия работ Марии Андреевны посвящена структуре и морфогенезу плодов, сравнительной анатомии семян, листочков сложного листа и стеблей у видов чины. Наряду с изучением растений в природных экотопах она исследовала образцы ею созданной живой коллекции разновозрастных особей многих видов чин, выращенных из семян на биологической станции МГПИ в пос. Павловская слобода Московской обл. К сожалению, на основании углубленных, тщательно выполненных многолетних исследований онтоморфогенеза травянистых и кустарниковых чин не завершились защиты докторской диссертации.

Пристальное внимание Мария Андреевна уделяла анализу концепций метамерной организации растений и метаморфоза, подтвержденного оригинальными исследованиями. В частности, была уточнена морфологическая природа филлокладиев спаржевых, показаны основные элементарные процессы, происходящие при их возникновении и развитии. Было

доказано, что метаморфоз зачатка брахибласта в листовидный орган у спаржи сопровождался его олигомеризацией, недоразвитием или редукцией листьев, ранним заложением и ветвлением пазушных почек, быстрым прекращением деятельности верхушечной меристемы, «перерождением» конуса нарастания, частичной или полной деметамеризацией бокового побега. Возникновение фертильных филлокладиев у иглицы и семелы рассматривалось как результат конгенитального срастания в пазушном комплексе примордия стерильного филлокладия (или филлокладиев) с зачатком соцветия (или соцветий). В статье «Элементарный метамер побега цветкового растения» (1983) впервые указывается, что элементарный метамер выступает не только как единица ритма развития побега, но и как формообразующая единица; порой достаточно изменения одного лишь метамера, чтобы изменилась форма побега и биоморфа растения в целом.

Круг научных интересов Марии Андреевны не ограничивался морфологией растений. Пройдя стажировку на кафедре высших растений Московского университета под руководством доцента О.Н. Чистяковой, она с большим увлечением занялась микроскопическими исследованиями. Следует особо отметить ее работы по нодальной анатомии. В статье «Сериальные почки у некоторых бобовых» (1974) на основании изучения характера связи проводящих систем сериальных почек со стелой стебля Мария Андреевна высказала гипотезу их возникновения в данном таксоне от исходной разветвленной системы пазушной почки при одновременной редукции предлистьев. Большое место занимает анатомия и в других работах Марии Андреевны: «К анатомии стебля копытня европейского *Asarum europaeum*» (1976), «Структура узла у некоторых видов рода *Lupinus* L.» (1981), «Структура узла и ход пучков листового следа у разновозрастных особей сочевичника весеннего» (1981) и др. Результаты проведенных Марией Андреевной анатомических исследований имеют большую ценность. Ее работы до сих пор широко используются специалистами и цитируются во многих анатомических сводках.

Много лет самые теплые, дружеские отношения связывали Марию Андреевну с коллегами из МГУ. Результатом успешного творческого научного сотрудничества, начатого в 70-е годы прошлого столетия и продолжавшегося до последнего времени, явилась серия оригинальных обзорных публикаций. Среди них следует отметить сводку «Онтогенетическая анатомия, ее значение для систематики и филогении»

(1985), где освещен характер возрастных изменений отдельных вегетативных органов в зависимости от особенностей онтогенеза, гомобластного и гетеробластного типов развития растений.

Мария Андреевна Гуленкова принадлежала к числу разносторонне образованных ботаников. Она была признанным специалистом по видам рода *Lathyrus* и семейству Fabaceae, хорошим знатоком флоры средней полосы России, великолепным анатомом и морфологом. Мария Андреевна активно участвовала во многих международных и региональных симпозиумах, конференциях, школах, совещаниях по теоретической морфологии и анатомии. Ее доклады всегда вызывали повышенный интерес и высокую оценку ученых. Неоднократно Мария Андреевна становилась победителем конкурсов на лучшую научную работу естественно-технического цикла в МГПИ. Ею опубликовано более 100 научных работ (тезисов, статей). Мария Андреевна имела высокий авторитет в научном сообществе, ее нередко привлекали к написанию отзывов на диссертации и приглашали в качестве официального оппонента.

Мария Андреевна была педагогом по призванию. Многие годы она читала лекции и проводила семинары, лабораторные работы, спецпрактикумы, полевые практики. Из читаемых ею курсов следует отметить «Экологию растений», «Географию растений с основами ботаники», «Избранные главы по физиологии растений», «Анатомию и морфологию растений», «Избранные главы по морфологии и анатомии растений». Преподавательскому делу она отдавалась всецело, тщательно готовила все читаемые курсы, ежегодно совершенствовала их, вводя новые сведения. Она давала точные и глубокие знания, причем не только в области флоры и растительности, но и животного мира, литературы, истории России и др. Мария Андреевна стремилась к уточнению и проверке любой информации, даже из авторитетных источников. Она постоянно совершенствовала качество изложения материала, нередко выходила за рамки рутинных примеров, неустанно подбирала новые, наиболее показательные объекты, добиваясь требуемой четкости, ясности и наглядности преподавания.

Студенты очень любили Марию Андреевну, несмотря на строгость и высокие требования, которые она к ним предъявляла. Выполненные под ее руководством курсовые и дипломные работы всегда были прекрасного качества.

Мария Андреевна была интеллигентным человеком, любящим литературу и искусство. Проводя

весенние и летние экскурсии по Подмосковию (Ромашково, Абрамцево, Мураново, Архангельское, Коломенское, Останкино и др.), она сочетала флористическую практику с посещением музеев, где студенты могли познакомиться с шедеврами отечественных и зарубежных мастеров живописи. Мария Андреевна передавала свои знания не только студентам и аспирантам, но и молодым сотрудникам, многие из которых свои первые самостоятельные шаги в науке выполняли под ее руководством, а кроме того, проводила занятия по специальной программе для одаренных детей.

Мария Андреевна большое внимание уделяла учебно-методической работе. Она являлась одним из авторов классического учебника «Ботаника с основами экологии» (1979), практикумов: «Летняя полевая практика по ботанике» (1976, 1986), «Учебно-полевая практика по ботанике» (1990, 2012), по которым училось не одно поколение школьных учителей биологии и специалистов-биологов. Ею в соавторстве с профессором А.Г. Еленевским был написан учебник ботаники для средней школы, неоднократно переиздававшийся и переведенный на белорусский и татарский языки (1999, 2001, 2004), а также ряд популярных книг о жизни растений. Многие годы Мария Андреевна поддерживала связь с редакцией журнала «Биология в школе», написала ряд статей по ботанике

и школьной биологии в целом. Ряд научно-популярных статей о растениях для детей был опубликован ею в журналах «Жизнь растений», «Юный натуралист», «ГЕО», «Наука и жизнь».

Мария Андреевна выпустила в самостоятельную большую жизнь много специалистов – учителей биологии, а также ученых-ботаников, среди них профессор В.П. Викторов, доценты С.К. Пятунина и И.А. Савинов, ст. науч. сотр. Т.А. Федотова, канд. биол. наук А.В. Филоненко. Она очень любила своих учеников, всегда интересовалась их успехами, переживала за их неудачи.

Мария Андреевна Гуленкова награждена медалями «За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.», «Ветеран труда», юбилейными медалями «В память 850-летия Москвы», «50 лет Победы в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.», «65 лет Победы в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.», нагрудным знаком «Отличник народного просвещения», а также «Медалью И.М. Сеченова» за лучшую научную работу года.

Обширная эрудиция, богатый педагогический опыт, большой диапазон научных интересов в сочетании с личными качествами оставили неизгладимый след в памяти ее многочисленных учеников, коллег, друзей и всех, кому посчастливилось ее близко знать и общаться.

*И.А. Савинов, А.К. Тимонин,
Р.П. Барыкина, Н.В. Чубатова,
Т.А. Дмитриева*

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ М. А. ГУЛЕНКОВОЙ*

1. *Борисова М.А.* Побегообразование и ритм сезонного развития северостепных растений (на примере растений Стрелецкой степи Курской области). Автореф. ... дис. канд. биол. наук. М., 1954. 15 с.
2. *Борисова М.А.* Материалы к эколого-анатомическому анализу листьев дуба // Ученые записки МГПИ им. В.П. Потемкина (каф. ботаники, дарвинизма и общ. биол.). 1955. Т. 29. Вып. 3. С. 177–184.
3. *Борисова М.А.* Побегообразование у некоторых многолетних злаков, произрастающих на Стрелецкой степи Курской области // Там же. 1957. Вып. 4.
4. *Борисова-Гуленкова М.А.* Способы отрастания растений после скашивания // Там же. 1959. Т. 100, вып. 5. С. 183–201.
5. *Борисова-Гуленкова М.А.* Ритм сезонного развития растений луговой степи // Бюл. МОИП. Отд. биол. М., 1960. Т. 65. Вып. 6. С. 78–91.
6. *Борисова М.А.* Побегообразование у некоторых видов злаков Стрелецкой степи Курской области // Ученые записки Московского городского педагогического института. 1960. Т. 57. Вып. 4. С. 107–136.
7. *Борисова-Гуленкова М.А.* О биологии чемерицы черной (*Veratrum nigrum* L.) // Бот. журн. 1960. № 7. С. 1060–1062.
8. *Борисова-Гуленкова М.А.* К характеристике возрастных особенностей чины черной (*Lathyrus niger* L.) в условиях Московской области // Научн. докл. высшей школы. Биол. науки. М., 1961. № 1. С. 110–112.

*Список подготовлен И.А. Савиновым.

9. Борисова-Гуленкова М.А. Побего- и корнеобразование у *Valeriana rossica* Smirn. // Там же. 1961. № 3. С. 125–128.
10. Борисова-Гуленкова М.А. Об изменении ботанического состава травостоя луговой степи под влиянием выпаса // Бот. журн. 1963. № 5. С. 729–732.
11. Гуленкова М.А. К вопросу об анатомической структуре корневищ чины лесной и чины луговой // Реф. докл. Всесоюз. межвуз. конфер. по морфол. раст. М., 1968. С. 67.
12. Гуленкова М.А. Становление жизненной формы в процессе онтогенеза у чины гороховидной (*Lathyrus pisisiformis* L.) // Морфология высших растений. М., 1968. С. 128–141.
13. Гуленкова М.А. Становление жизненной формы в процессе онтогенеза у *Lathyrus vernus* L. // Учен. зап. (Перм. пед. ин -т). Т. 64, 1968. С. 91–93.
14. Гуленкова М.А. Характеристика морфологических преобразований в виргинильный период развития у *Lathyrus vernus* (L.) Berkh и *L. rannonicus* Garcke // Реф. докл. Всесоюзного симпозиума по изучению морфол. основ онтогенеза высш. травянист. растений». г. Ставрополь, 1970. С. 19–20.
15. Гуленкова М.А. К построению морфогенетического ряда близких видов секции *Orobus* L. рода *Lathyrus* L. по жизненным формам // Сб. 4-е Московск. совещ. по филогении растений (тезисы). МГУ. 1971. Т. 2. С. 11–12.
16. Гуленкова М.А. Нехлюдова А.С. Побегообразование и структура корневища у некоторых кистекорневых растений // Уч. зап. МГЗПИ. 1971. Вып. 29.
17. Гуленкова М.А. Становление жизненной формы у *Lathyrus rannonicus* (Kramer.) Garcke в онтогенезе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79 Вып. 4. С. 105–114.
18. Гуленкова М.А. Побегообразование и формирование жизненной формы у лядвенца рогатого в предгенеративный период / Возрастные состояния популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М., 1974. С. 119–131.
19. Гуленкова М.А. Побегообразование у *Lothus corniculatus* в первый год жизни // Уч. зап. каф. ботаники МГПИ им. В.И. Ленина. М., 1974.
20. Гуленкова М.А. Сочевичник весенний // Биол. флора Моск. области. Вып. 1. М., 1974. С. 98–105.
21. Гуленкова М.А. Серийные почки у некоторых бобовых // Научн. докл. высшей школы. Биол. науки. 1974. № 12. С. 55–58.
22. Гуленкова М.А. Протодерма, Перидерма, Покровная ткань (статья) // Большая Советская энциклопедия. 1974.
23. Гуленкова М.А., Нехлюдова А.С. Разнообразие корневищ у травянистых многолетников // Тр. МГЗПИ. Вып. 30. М., 1974.
24. Гуленкова М.А., Нехлюдова А.С., Старостенкова М.М., Шафранова Л.М. Учебно-полевая практика по ботанике (Учебное пособие). М., 1975.
25. Гуленкова М.А. К анатомии стебля копытня европейского *Asarum europaeum* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 2. С. 132–136.
26. Гуленкова М.А., Красникова А.А. Летняя полевая практика по ботанике. М., 1976. 224 с.
27. Гуленкова М.А., Федотова Т.А. О структуре узла у двух видов рода *Lathyrus* L. // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. 1976. № 7. С. 94–98.
28. Гуленкова М.А. Становление жизненной формы у *Lathyrus silvestris* L. (Fabaceae) в онтогенезе // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 5. С. 704–712.
29. Гуленкова М.А. К анатомии стебля у *Orobus vernus* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 6. С. 93–100.
30. Гуленкова М.А., Егорова В.Н. Чина луговая / Биол. флора Моск. обл. М., 1978. С. 127–137.
31. Кудряшов Л.В., Гуленкова М.А., Козлова В.Н., Родионова Г.Б. Ботаника с основами экологии. М., 1979. 320 с.
32. Гуленкова М.А. Структура узла и ход пучков листового следа у разновозрастных особей *Orobus vernus* (Fabaceae) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 7. С. 1014–1021.
33. Гуленкова М.А. Структура узла у некоторых видов рода *Lupinus* L. / Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 104–111.
34. Барыкина Р.П., Гуленкова М.А. Метамер как структурная, ростовая и формообразующая единица тела высшего растения / Морфологическая эволюция высших растений». М., 1981. С. 12–15.
35. Гуленкова М.А. Структура узла и ход пучков листового следа у двух видов рода *Lathyrus* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 2. С. 101–106.
36. Гуленкова М.А. Сравнительная морфолого-анатомическая характеристика трех викарирующих видов рода *Lathyrus* (Fabaceae) // Тез. Докл. VII съезда Всесоюз. бот. об-ва. Донецк, 11–14 мая 1983 г. Л., 1983. С. 16.
37. Барыкина Р.П., Гуленкова М.А. Элементарный метамер побега цветкового растения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 4. С. 114–124.
38. Барыкина Р.П., Гуленкова М.А. Деметамерия на примере цветковых растений // Тез. докл. VII Делегат. съезда Всесоюз. бот. о-ва, Донецк, 11–14 мая 1983 г. Л., 1983. С. 225–226.
39. Гуленкова М.А., Никишов А.И. О некоторых типичных ошибках в знаниях абитуриентов, выявленных на вступительных экзаменах по биологии // Биология в школе. 1983. № 3.
40. Серебрякова Т.И., Гуленкова М.А., Дорохина Л.Н., Шорина Н.И. Вегетативные органы растений (Комплект таблиц для школы, с описанием). Пособие для учителя. М., 1983.
41. Гуленкова М.А., Дорохина Л.Н. Из опыта организации научной работы студентов на кафедре ботаники МГПИ им. В.И. Ленина / Отражение достижений ботанической науки в учебном процессе

- естественных факультетов педагогических ин-тов. Пермь, 1983. С. 165.
42. Барыкина Р.П., Гуленкова М.А. Некоторые аспекты онтогенетической анатомии // Тез. докл. I Всесоюз. конф. по анат. растений, Ленинград, октябрь 1984 г. Л., 1984. С. 17–18.
 43. Барыкина Р.П., Гуленкова М.А. Онтогенетическая анатомия, ее значение для систематики и филогении // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 6. С. 82–92.
 44. Барыкина Р.П., Гуленкова М.А. Онтоморфогенез, анатомия и природа листовидных органов *Asparagus sprengeri* // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 3. С. 322–331.
 45. Гуленкова М.А. К использованию таблиц «Вегетативные органы растений» // Биология в школе. 1985. № 6. С. 26–33.
 46. Серебрякова Т.И., Гуленкова М.А., Дорохина Л.Н., Шорина Н.И. Репродуктивные органы растений (Комплект таблиц для школы, с описанием). Пособие для учителя. М., 1985.
 47. Гуленкова М.А. Лесная энциклопедия. Т. II. М., 1986.
 48. Гуленкова М.А. Статьи (более 60) в «Биологическом энциклопедическом словаре». М., 1986.
 49. Гуленкова М.А., Красникова А.А. Летняя полевая практика по ботанике. М., 1986. 173 с.
 50. Гуленкова М.А. Эколого-анатомическое изучение листьев растений / Темы курсовых работ по ботанике. М., 1986. С. 11.
 51. Гуленкова М.А., Купатадзе Г.А. Анатомия листа некоторых видов семейства грушанковых (Rugelaceae) в связи с их экологией / Соврем. пробл. экологической анатомии растений. Мат-лы. I Всесоюз. совещ. по экологической анатомии растений. 27–29 авг. 1986. Ташкент, 1987. С. 41.
 52. Барыкина Р.П., Гуленкова М.А. Метаморфоз надземного побега, его адаптивное значение // Науч. докл. V Всесоюз. школы по теорет. морфол. растений, 15–18 сент. 1987 г. Львов, 1987. С. 24–29.
 53. Гуленкова М.А. Изменение морфологии и анатомии листа у представителей рода *Lathyrus* // Акт. вопр. ботаники в СССР. Тез. докл. VIII Делег. Съезда ВБО. Алма-Ата, 1988.
 54. Гуленкова М.А. Анатомия и морфология плодов *Lathyrus L.* // Теорет. и прикладн. карпология. Тез. докл. Всесоюз. конф. 30 окт. – 01 ноябр. 1989 г. Кичишев, 1989. С. 49–50.
 55. Барыкина Р.П., Гуленкова М.А. Метаморфоз и его значение в жизни растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 5. С. 103–111.
 56. Старостенкова М.М., Гуленкова М.А., Шафранова Л.М., Шорина Н.И. Учебно-полевая практика по ботанике: Учебн. пособие для биол. спец. вузов. М., 1990. 191 с.
 57. Гуленкова М.А., Викторов В.П. Онтоморфогенез *Lathyrus davidii* Hance. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 3. С. 62–69.
 58. Гуленкова М.А., Плотникова И.В. Использование методов экологического анализа растений студентами при выполнении самостоятельных работ по ботанике / Содержание и формы экологического образования в педвузе. Ч. II. Республиканское совещание-семинар. 2–5 окт. 1990 г. (Пермь). Пермь, 1990. С. 71–73.
 59. Дорохина Л.Н., Былова А.М., Гуленкова М.А., Шорина Н.И. Роль полевой практики по ботанике на I курсе в экологическом воспитании и образовании студентов // Там же. С. 46–48.
 60. Гуленкова М.А. Трансформация побега в процессе эволюции рода *Lathyrus L.* (Leguminosae) // Филогения и систематика растений. Мат-лы VIII Московского совещ. по филогении растений. М., 1991. С. 20–22.
 61. Гуленкова М.А. Анатомия стебля как показатель экологической эволюции видов (на примере *Lathyrus*) // Соврем. пробл. экол. анатомии растений, Владивосток, 1991. С. 55–57.
 62. Барыкина Р.П., Гуленкова М.А. К вопросу о природе пластинчатых фотосинтезирующих органов спаржевых // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. Межвуз. сб. науч. тр. М., 1994. С. 65–66.
 63. Гуленкова М.А. Сравнительная морфология, анатомия и гистогенез околоплодника у двух видов *Lathyrus L.* // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. Межвуз. сб. науч. тр. М., 1995. С. 93–98.
 64. Гуленкова М.А. Сравнительная морфолого-анатомическая характеристика двух видов рода *Lathyrus L.* в связи с таксономией // Мат-лы IX Московского совещания по филогении растений. М., 1996. С. 41–43.
 65. Гуленкова М.А., Пятунина С.К. Дрема белая // Биологическая флора Московской области. М., 1997. Вып. 13. С. 88–96.
 66. Гуленкова М.А., Савинов И.А. Основные направления эволюции плодов и семян в семействе Celastraceae // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений (памяти И.П. Бородина). СПб., 1997. С. 39–40.
 67. Гуленкова М.А., Дмитриева Т.А. Анатомия черешков видов *Lathyrus L.* и ее значение для систематики рода // Мат-лы X Московского совещ. по филогении растений (Посвящается памяти В.Н. Тихомирова). М., 1999. С. 62–64.
 68. Гуленкова М.А., Дмитриева Т.А. К вопросу о сериальных почках у цветковых растений // Тр. VI Междунар. конф. по морфол. раст. памяти И.Г. И Т.И. Серебряковых. М., 1999. С. 68–69.
 69. Гуленкова М.А., Дмитриева Т.А., Глушакова А.М. К морфологической и гистологической характеристике видов рода *Lotus L.* // Там же. С. 69–70.
 70. Гуленкова М.А., Дмитриева Т.А., Глушакова А.М. К анатомической характеристике видов рода *Lotus L.* // Там же. С. 70–71.

71. Старостенкова М.М., Гуленкова М.А., Шафранова Л.М., Шорина Н.И., Барабанищкова Н.С. Учебно-полевая практика по ботанике: Учебн. пособие для биол. спец. вузов. М., 2012. 240 с.
72. Еленевский А.Г., Гуленкова М.А. Биология. Краткий курс, 6–7 класс. М., 1997. 96 с.
73. Еленевский А.Г., Гуленкова М.А. Биология. Растения, бактерии, грибы. Учебник для 6 класса общеобразовательных учебных заведений. М., 1999. (1-е изд.); 2001 (2-е изд.). 304 с. .
74. Еленевский А.Г., Викторов В.П., Гуленкова М.А., Дорохина Л.Н., Зернов А.С., Шорина Н.И. Практикум по анатомии и морфологии растений. М., 2001 (1-е изд.); 2004 (2-е изд.). 176 с.
75. Гуленкова М.А. и др. Практикум по физиологии растений. М., 2001 (1-е изд.); 2004 (2-е изд.).
76. Батуев А.С., Еленевский А.Г., Гуленкова М.А. Биология. Большой справочник для школьников и поступающих в вузы. М., 2002. 668 с. (1-е изд.); 2008. 848 с (2-е изд.).
77. Гуленкова М.А., Замятина Н.Г., Сергеева М.Н. Растения болот (2001). Растения в городе (2001). Грибы (2001). Лекарственные растения (2002). М., 2001–2002. 64 с.
78. Гуленкова М.А. и др. Большой атлас родной природы. М., 2003 (1-е изд.), 2004 (2-е изд.).
79. Еленевский А.Г., Гуленкова М.А., Розенштейн А.М., Серебрякова Т.И., Шорина Н.И. Биология. Растения. 6–7 класс. Учебник. М., 2004. 224 с.

Поступила в редакцию 17.03.14

Сведения об авторах: *Савинов Иван Алексеевич* – доцент МГУПП, канд. биол. наук, (savinovia@mail.ru); *Тимонин Александр Константинович* – профессор кафедры высших растений биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова, докт. биол. наук; *Барыкина Римма Павловна* – профессор кафедры высших растений МГУ, докт. биол. наук; *Чубатова Нина Владимировна* – доцент кафедры высших растений МГУ, канд. биол. наук; *Дмитриева Татьяна Андреевна* – доцент МГОУ, канд. биол. наук.

Biological series
Volume 119. Part 5
2014

C O N T E N T S

<i>Dubrovsky V.Yu.</i> River Systems of humid Zones and Similar formations of Arid Regions as the Factor Forming Species' diversity of Palaearctic Natural Zones Faunas (in Terms of Small mammals)	3
<i>Zhirenko N.G.</i> A Break – out of <i>Neuroterus numismalis</i> (Fourc.) and <i>Neuroterus albipes</i> (Schenck) Number in the Tellermanovsky Wood	13
<i>Zakharova E.Yu., Zolotareva N.V., Chibiryak M.V.</i> Distribution and Landscape-Biotopical Diversification of Local Populations of the Heath <i>Coenonympha amaryllis</i> (Stoll, 1782) (Lepidoptera: Satyridae) on the North-Western Boundary of the Range	20
<i>Poltarukha O.P.</i> On the Deep-sea Barnacle (Cirripedia, Thoracica) Fauna of the Southern Pacific Ocean	28
<i>Matveev A.V., Gmoshinsky V.I., Prokhorov V.P.</i> Using of Method of Moist Chamber in Discovery of Myxomycetes Biodiversity	36
<i>Kopylov-Guskov Yu.O., Kramina T.E.</i> Morphological and ISSR Data for <i>Stipa ucrainica</i> and <i>Stipa zaleskii</i> (Poaceae) from the Rostov Region	46
<i>Marakaev O.A., Bogomolov Y.V., Sidorov A.V., Zagoskina N.V.</i> Nontraumatic Method for Determining the Morphophysiological Parameters in Leaves of Orchids (for Example <i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soó)	54
<i>Scientific communications</i>	
<i>Onischko V.V.</i> The dragonflies (Odonata) species new for different regions of the Russia	66
<i>Alexeyev Yu.Ye.</i> Biology and intrapopulational variability of <i>Isatis costata</i> C.A. Mey. (Cruciferae)	69
<i>Kostina M.V., Nasimovich J.A.</i> On the systematics of <i>Populus</i> L. II. Importance of fruit characters for identification of cultivated and adventive species in Moscow Region	74
<i>Losses of science</i>	
<i>Savinov I.A., Timonin A.C., Barykina R.P., Chubatova N.V., Dmitrieva T.A.</i> In the blessed memory of Maria Andreevna Gulenkova	80

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

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

Толмачев А.И. Материалы для флоры европейских арктических островов // 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 глянцевой бумаге 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. Предоставленные 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 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., препринты, рефераты, работы, опубликованные более двух лет назад, не принимаются. Рецензии, как правило, не следует давать названия: ее заголовком служит название рецензируемой книги. Обязательно нужно приводить полные выходные данные рецензируемой работы: фамилии и инициалы всех авторов, точное название (без сокращений, каким бы длинным оно ни было), подзаголовки, место издания, название издательства, год публикации, число страниц (обязательно), тираж (желательно).

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.