

БЮЛЛЕТЕНЬ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 124, вып. 5 **2019** Сентябрь — Октябрь
Выходит 6 раз в год

BULLETIN OF MOSCOW SOCIETY OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 124, part 5 **2019** September — October
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С О Д Е Р Ж А Н И Е

<i>Романов А.А., Мелихова Е.В.</i> Анализ современного распространения птиц в горах Северо-Восточной Азии	3
<i>Арапова М.Ю., Камаев И.О., Галинская Т.В.</i> Современное состояние методов диагностики карантинных видов мух-пестрокрылок (Diptera, Tephritidae) Российской Федерации и Евразийского экономического союза	18
<i>Максимов С.А., Марущак В.Н., Дорофеева Л.М.</i> О механизме массовых размножений боярышницы <i>Aporia crataegi</i> (L.) (Lepidoptera, Pieridae) на Урале	24
<i>Никитский Н.Б., Королькова И.О.</i> Некоторые особенности отбора редких и исчезающих видов жесткокрылых насекомых (Insecta, Coleoptera) для Красной книги Московской области и их распределение по этой территории	34
<i>Жмылев П.Ю., Лазарева Г.А., Морозова О.В., Татаренко И.В.</i> Корнеотпрысковые растения: обзор возможной повестки	40
<i>Чурикова О.А., Криницына А.А.</i> Изучение влияния состава питательной среды и тидиазулона на реализацию морфогенетического потенциала различных сортов сирени в культуре <i>in vitro</i>	55
<i>Попкова Е.Г., Благовещенская Е.Ю.</i> Колонизация различных органов <i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill. эндофитными грибами	65

УДК 598.2.9591.553(571.56)

АНАЛИЗ СОВРЕМЕННОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПТИЦ В ГОРАХ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

А.А. Романов¹, Е.В. Мелихова²

Исследована география фауны птиц гор Северо-Восточной Азии: хребтов Верхоянского, Черского, Сунтар-Хаята, Сетте-Дабан, а также Колымского и Корякского нагорий. Уточнены границы ареалов, статус пребывания и характер распространения 32 видов птиц на площади около 300 000 км². Для 20 видов подтверждена устойчивость границ их ареалов. Граница распространения ряда видов проходит по Верхоянскому хребту и хребту Сетте-Дабан, что дает основание считать их важными биогеографическими рубежами в пределах Северо-Восточной Азии. За пределами известных границ гнездовых ареалов в горах Северо-Восточной Азии впервые встречено 32 вида птиц, большинство из них ($n = 19$) – к северу от известных границ их распространения. Доля видов, впервые встреченных в авифауне обследованных горных регионов, максимальна в южных отрогах Колымского нагорья, где из 74 гнездящихся видов впервые зарегистрированы 16 (21%). Встречи видов, обнаруженных за пределами известных границ гнездовых ареалов, зафиксированы в 1–15 пунктах на расстоянии от 20 до 1200 км от известных мест гнездования. На северо-востоке Азии для одной группы видов в 2014–2017 гг. впервые обнаружены значительные по площади очаги устойчивого гнездования с относительно высокой численностью, позволяющие считать их частями основной области гнездования. Для других выявлены лишь локальные, вероятно изолированные, территориальные группировки, площадь обитания которых не превышает 50–100 км², образующие самую окраину ареала вида в Северо-Восточной Азии. Это, возможно, области спорадического гнездования или области ареала, где граница имеет явно выраженный пульсирующий характер. Обилие видов, впервые обнаруженных в новых районах гнездования за пределами известных границ ареалов, различно. Предполагаем, что ряд видов, впервые зарегистрированных в горах Северо-Восточной Азии, появились здесь в результате гнездования за пределами своего ареала или его расширения. Вероятно, существующая динамика границ ареалов указывает на продолжение расселения видов и формирования авифауны гор Северо-Восточной Азии в условиях изменения климата.

Ключевые слова: авифауна, обилие, ареал, граница, распространение, территориальная группировка, видовое разнообразие, горы Северо-Восточной Азии, высотный пояс.

Мониторинг ареалов птиц – важный элемент орнитологических и биогеографических исследований (Кривенко, 1991). Исключительную актуальность он приобретает в современных условиях нестабильности или изменения климата на севере Палеарктики (Мелешко, 2004, 2007; Lehtikoinen et al., 2019). В качестве одного из наиболее показательных объектов подобных мониторинговых работ могут служить ареалы видов птиц, населяющих тайгу Северной Евразии. Продолжающееся расширение северных границ ареалов птиц в Северной Евразии подтверждено большим количеством исследований (Успенский, 1969; Ларионов,

1984; Борисов, 1987; Рогачева, 1988; Романов, 2013; Морозов, 1987, 1995, 2002, 2003; Головатин, Пасхальный, 2005; Рябицев, 2014а,б). Правоммерно полагать, что столь глобальный процесс не мог не затронуть и горные области Северо-Восточной Азии, где примеров достоверного расселения выявлено пока немного (Романов, Мелихова, 2016а,б). Вероятно, это обусловлено не объективно меньшим масштабом расширения ареалов птиц в горах, а значительно более слабой изученностью как этого вопроса в частности, так и авифауны гор Северо-Восточной Азии в целом. Большинство горных районов

¹ Романов Алексей Анатольевич – профессор кафедры биогеографии географического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук (putorana05@mail.ru); ² Мелихова Евгения Владимировна – ст. науч. сотр. ФГБУ «ВНИИ Экология», канд. геогр. наук (max-kun@yandex.ru).

Северо-Восточной Азии исследовали экспедиционными маршрутами, которые, как правило, никогда не повторялись, что, соответственно, не позволяло проводить мониторинг ареалов. Фундаментальная монография А.А. Кищинского (1988) содержит сведения, собранные 50 лет назад, поэтому правомерно предположить, что какая-то их часть могла устареть и требует пересмотра и корректировки. В свете этого представляется весьма актуальным анализ распространения птиц на пределе их распространения – в горных ландшафтах Северо-Восточной Азии. Современные границы ареалов птиц и характер их пребывания в горных районах этой обширной труднодоступной части суши до сих пор изучены явно неудовлетворительно.

Основная цель настоящей работы – выявление или уточнение границ ареалов птиц в горах Северо-Восточной Азии, установление эколого-географических закономерностей высотно-поясной, широтной и меридиональной дифференциации фауны и населения птиц.

Объекты, материалы и методы исследований

Территориально арена наших исследований в 2014–2017 гг. составила около 300 000 км² в пределах 60°00'–65°00' с.ш., 132°00'–177°00' в.д. Исследованиями, проведенными в горных регионах Северо-Восточной Азии на высоте 40–2300 м над ур. моря, охвачены хребты Верхоянский, Черского, Сунтар-Хаята, Сетте-Дабан, а также южные отроги Колымского нагорья и северные окраины Корякского нагорья. С 15 мая по 29 июня 2014 г. обследованы труднодоступные участки Верхоянского хребта в бассейне р. Нямни (в радиусе 10 км от точки 64°30' с.ш., 132°34' в.д.). С 23 мая по 30 июня 2015 г. обследованы горные районы вдоль отрезка федеральной трассы «Колыма» (Якутск – Магадан) длиной 600 км, протянувшегося с северо-востока от пос. Усть-Нера (64°40' с.ш., 143°00' в.д.) на юго-запад до пос. Развилка (63°00' с.ш., 138°00' в.д.). С 24 мая по 10 июля 2016 г. обследованы горные районы, сопредельные с федеральной трассой «Колыма» (Якутск – Магадан) и Тенькинской трассой, расположенной южнее. Протяженность кольцевого маршрута, пройденного на автомашине по этим трассам составила 2000 км. Самый северный район исследований в горах Северо-Восточной Сибири – окрестности Уольчанского хребта (64°37' с.ш., 142°32' в.д.), самый южный – окрестности гор Делурэкчэн (60°26' с.ш., 150°59' в.д.). С 7 июня по 5 июля 2017 г. обследованы северные отроги Корякского нагорья:

котловина оз. Майниц, долина впадающей в него р. Гытгыпонткынваам и хребет Тыныльвэ Нангагтэ (63°08'–63°14' с.ш.; 176°42'–176°48' в.д.).

Материалы о распространении птиц, определение их обилия и статуса пребывания – результат наших работ на пеших маршрутных учетах по методике Ю.С. Равкина (1967), суммарная протяженность которых составила 1564 км, из которых 899 км – в горно-таежном поясе, 302 км – в подгольцовом поясе, 172 км – в гольцовом поясе, 191 км – в нижнем поясе крупных стлаников и гипоарктических тундр Корякского нагорья. В номенклатуре и при составлении списков птиц мы следовали Л.С. Степаняну (2003). Названия некоторых видов приняты по Списку птиц Российской Федерации (Коблик и др., 2006).

Ареал перелетных птиц дифференцирован на области размножения (гнездования), миграций, кочевок и зимовок. Материалы нашей статьи построены на анализе только области гнездования каждого обсуждаемого вида. Эту область вслед за Е.Г. Лаппо с соавторами (2012) мы условно называем гнездовым ареалом, рассматривая ее как часть видового ареала. В работе приводятся наши находки видов вне известных гнездовых ареалов, границы которых на настоящий момент принимаются по В.К. Рябицеву (2014а), «Атласу ареалов гнездящихся куликов Российской Арктики» (Лаппо и др., 2012) и информационно-поисковой системе «Позвоночные животные России» (<http://www.sevin.ru/vertebrates/>). Новые оригинальные данные о распространении приведены только для видов достоверно, вероятно и возможно гнездящихся на обследованной территории (таблица). Достоверность гнездования определяли в соответствии с критериями, рекомендованными Европейским комитетом по учету птиц (The EBCC Atlas..., 1997). Гнездование считалось подтвержденным при обнаружении гнезд с птенцами или яйцами, встрече взрослых птиц с кормом, встрече слетков или выводков; вероятным – при наблюдении территориального или брачного поведения птиц в подходящих для гнездования местообитаниях, строительства гнезд; возможным – при встрече вида в подходящих для гнездования местообитаниях.

Физико-географическая характеристика района исследований

Обследованной территории Северо-Восточной Азии, где по абсолютным высотам господствуют среднегорные участки, свойственно мозаичное сочетание горных хребтов с типично альпийскими формами рельефа и горных массивов с плоскими выровненными вершинами. Горы в исследованном

География встреч видов птиц, зарегистрированных за пределами известных границ гнездовых ареалов

Вид	Пункт встречи	Географические координаты	Расстояние от известных границ гнездового ареала, км	Даты встреч	Высотный пояс – обилие в пункте встречи, ос./км ²	Характер распространения
Большая выпь (<i>Botaurus stellaris</i> (Linnaeus, 1758))	р. Ават-Юрюете	64°27'10,15" с.ш. 144°38'33,02" в.д.	250	23 мая 2015 г.	Г/т – 0,8	единично
	р. Сарылах	64°26'34,45" с.ш. 142°47'16,96" в.д.	300	6 июня 2015 г.	Г/т – 0,6	единично
Кряква (<i>Anas platyrhynchos</i> Linnaeus, 1758)	р. Сарылах	64°26'34,45" с.ш. 142°47'16,96" в.д.	100	5–6, 8 июня 2015 г.	Г/т – 5,5	локально
	федеральная трасса «Колыма», между пос. Усть-Нера и перевалом Лошкалах	–	50	6 июня 2016 г.	–	локально
Чирок-трескунок (<i>Anas querquedula</i> Linnaeus, 1758)	хребет Черге	62°42'02,50" с.ш. 148°50'00,62" в.д.	250	29 июня 2016 г.	Г/т – 2,7	единично
Зимняк (<i>Buteo lagopus</i> (Pontoppidan, 1763))	Нельканский перевал	64°30'38,46" с.ш. 143°25'25,08" в.д.	350	26 мая 2016 г.	П/г – 0,005	единично
	р. Кинжал	62°17'05,15" с.ш. 151°57'00,07" в.д.	650	27 июня 2016 г.	Г – 10	единично
Обыкновенный канюк (<i>Buteo buteo</i> (Linnaeus, 1758))	р. Тирехтях	64°03'41,88" с.ш. 141°03'04,10" в.д.	100	14 июня 2015 г.	Г/т – 0,1	единично
	Майманджинский хребет	61°09'36,69" с.ш. 152°07'26,65" в.д.	250	19 июня 2016 г.	П/г – 0,7	единично
	федеральная трасса «Колыма», между поворотом на пос. Омсукчан и поворотом на пос. Сеймчан	–	250	22 июня 2016 г.	–	единично
Большой улит (<i>Tringa nebularia</i> (Gunnerus, 1767))	р. Тирехтях	64°03'41,88" с.ш. 141°03'04,10" в.д.	100	14 июня 2015 г.	Г/т – 0,9	единично
	р. Эльги	64°32'38,01" с.ш. 141°47'35,90" в.д.	200	1 июля 2016 г.	Г/т – 4,8	локально
	р. Ават-Юрюете	64°27'10,15" с.ш. 144°38'33,02" в.д.	250	23 мая 2015 г.	Г/т – 47,4	повсеместно
	федеральная трасса «Колыма», между хребтом Черге и поворотом на пос. Эльгинский	–	100	30 июня 2016 г.	–	повсеместно
Сибирский пепельный улит (<i>Heteroscelus brevipes</i> (Vieillot, 1816))	р. Куранах	63°01'04,82" с.ш. 138°25'22,67" в.д.	30	23 июня 2015 г., 9–10 июля 2016 г.	Г/т – 0,3	единично
Большой песочник (<i>Calidris tenuirostris</i> (Horsfield, 1821))	р. Нямни	64°29'42" с.ш. 132°34'19" в.д.	0	23 мая 2014 г.	Г – 0,9	единично
	Нельканский перевал	64°30'38,46" с.ш. 143°25'25,08" в.д.	0	5 июня 2016 г.	Г – 0,8	локально
	р. Салтахан	60°45'49,63" с.ш. 149°56'39,35" в.д.	500	14 июня 2016 г.	Г – 11,4	единично
	р. Кинжал	62°17'05,15" с.ш. 151°57'00,07" в.д.	450	27 июня 2016 г.	Г – 10	единично

Продолжение таблицы

Вид	Пункт встречи	Географические координаты	Расстояние от известных границ гнездового ареала, км	Даты встреч	Высотный пояс – обилие в пункте встречи, ос./км ²	Характер распространения
Халей (<i>Larus heuglini</i> Bree, 1876)	р. Сеторым	63°12'28,56" с.ш. 139°27'20,78" в.д.	400	4 июля 2016 г.	Г/т – 0,1	единично
	Майманджинский хребет	61°09'36,69" с.ш. 152°07'26,65" в.д.	800	18 июня 2016 г.	Г/т – 0,2	единично
	р. Колыма	62°28'18,95" с.ш. 152°13'11,13" в.д.	700	23 июня 2016 г.	Г/т – 0,2	единично
Вертишейка (<i>Jynx torquilla</i> Linnaeus, 1758)	Нельканский перевал	64°30'38,46" с.ш. 143°25'25,08" в.д.	300	1 июня 2015 г.	Г/т – 0,3	единично
	Уольчанский хребет	64°36'49,59" с.ш. 142°32'29,45" в.д.	300	12 июня 2015 г.	Г/т – 1,8	единично
Сибирский конек (<i>Anthus gustavi</i> Swinhoe, 1863)	Нельканский перевал	64°30'38,46" с.ш. 143°25'25,08" в.д.	300	29 мая 2015 г.	Г/т – 1,1	единично
Краснозобый конек (<i>Anthus cervinus</i> (Pallas, 1811))	р. Кынгырайдах	64°28'46,65" с.ш. 143°44'37,30" в.д.	400	27 мая 2015 г.	Г/т – 12,1	единично
Альпийская завирушка (<i>Prunella collaris</i> (Scopoli, 1769))	р. Сеторым	63°12'28,56" с.ш. 139°27'20,78" в.д.	100	18, 21 июня, 6 июля 2016 г.	Г – 12	локально
	Нельканский перевал	64°30'38,46" с.ш. 143°25'25,08" в.д.	150	3–4 июня 2015 г., 4–5 июня 2016 г.	Г – 4,9	локально
	р. Салтахан	60°45'49,63" с.ш. 149°56'39,35" в.д.	0	14 июня 2016 г.	Г – 5,7	единично
	горы Делурэкчэн	60°26'01,05" с.ш. 150°58'36,57" в.д.	0	16 июня 2016 г.	Г – 5	единично
Пятнистый сверчок (<i>Locustella lanceolata</i> (Temminck, 1840))	оз. Майниц	63°8'–63°14'с.ш. 176°42'–176°48'в.д.	600	10–15 июня 2017 г.	Ст/Гпа – 0,2	единично
Зеленая пеночка (<i>Phylloscopus trochiloides</i> (Sundevall, 1837))	хребет Черге	62°42'02,50" с.ш. 148°50'00,62" в.д.	100	29 июня 2016 г.	Г/т – 1,3 П/г – 1,5	единично
	перевал Лошкалах	62°38'46,15" с.ш. 147°23'16,49" в.д.	50	7 июня 2016 г.	Г/т – 7,7	единично
	перевал Гаврюшка	62°27'00,95" с.ш. 147°18'24,72" в.д.	50	8–9 июня 2016 г.	Г/т – 5,7 П/г – 5,6	Г/т – повсеместно П/г – единично
	перевал Кулу	61°47'51,54" с.ш. 147°45'31,75" в.д.	50	10 июня 2016 г.	П/г – 8	единично
	горы Делурэкчэн	60°26'01,05" с.ш. 150°58'36,57" в.д.	100	16–17 июня 2016 г.	Г/т – 6,7	единично
	р. Герба	61°43'10,05" с.ш. 152°26'20,79" в.д.	200	20–21 июня 2016 г.	Г/т – 3,5	единично
	р. Кинжал	62°17'05,15" с.ш. 151°57'00,07" в.д.	150	26 июня 2016 г.	Г/т – 0,8	единично
	р. Колыма	62°28'18,95" с.ш. 152°13'11,13" в.д.	150	23–24 июня 2016 г.	Г/т – 3,6	единично

Продолжение таблицы

Вид	Пункт встречи	Географические координаты	Расстояние от известных границ гнездового ареала, км	Даты встреч	Высотный пояс – обилие в пункте встречи, ос./км ²	Характер распространения
Пеночка-зарничка (<i>Phylloscopus inornatus</i> (Blyth, 1842))	оз. Майниц	63°8'–63°14' с.ш. 176°42'–176°48' в.д.	350	13–22 июня 2017 г.	Ст/Гпа – 0,2	единично
Корольковая пеночка (<i>Phylloscopus proregulus</i> (Pallas, 1811))	р. Куранах	63°01'04,82" с.ш. 138°25'22,67" в.д.	50	23–30 июня 2015 г., 9–10 июля 2016 г.	Г/т – 132,5	повсеместно
	р. Сеторым	63°12'28,56" с.ш. 139°27'20,78" в.д.	100	22 июня 2015 г., 8 июля 2016 г.	Г/т – 2	2015 г. – единично 2016 г. – локально
	Нельканский перевал	64°30'38,46" с.ш. 143°25'25,08" в.д.	400	25 мая 2015 г.	Г/т – 0,3	единично
	хребет Черге	62°42'02,50" с.ш. 148°50'00,62" в.д.	400	29 июня 2016 г.	Г/т – 60 П/г – 47,1	повсеместно
	перевал Лошкалах	62°38'46,15" с.ш. 147°23'16,49" в.д.	300	7 июня 2016 г.	Г/т – 18,5 П/г – 1,1	Г/т – повсеместно П/г – единично
	перевал Гаврюшка	62°27'00,95" с.ш. 147°18'24,72" в.д.	300	8–9 июня 2016 г.	Г/т – 92,9 П/г – 25	Г/т – повсеместно П/г – единично
	перевал Кулу	61°47'51,54" с.ш. 147°45'31,75" в.д.	300	10 июня 2016 г.	Г/т – 98,4 П/г – 44,8	повсеместно
	р. Омчуг	61°09'19,17" с.ш. 149°30'23,22" в.д.	350	12 июня 2016 г.	Г/т – 213	повсеместно
	р. Салтахан	60°45'49,63" с.ш. 149°56'39,35" в.д.	350	14 июня 2016 г.	Г/т – 123,6 П/г – 4	Г/т – повсеместно П/г – единично
	горы Делурэкчэн	60°26'01,05" с.ш. 150°58'36,57" в.д.	400	16–17 июня 2016 г.	Г/т – 244,2 П/г – 102,9 Г – 7,5	Г/т, П/г – повсеместно Г – единично
	Майманджинский хребет	61°09'36,69" с.ш. 152°07'26,65" в.д.	500	18–19 июня 2016 г.	Г/т – 24 П/г – 24	повсеместно
	р. Гербя	61°43'10,05" с.ш. 152°26'20,79" в.д.	500	20–21 июня 2016 г.	Г/т – 96	повсеместно
	р. Кинжал	62°17'05,15" с.ш. 151°57'00,07" в.д.	450	26–27 июня 2016 г.	Г/т – 79,7 П/г – 33,3	повсеместно
	р. Колыма	62°28'18,95" с.ш. 152°13'11,13" в.д.	450	23–25 июня 2016 г.	Г/т – 3,7	единично
	оз. Майниц	63°8'–63°14' с.ш. 176°42'–176°48' в.д.	1200	14–19 июня 2017 г.	Ст/Гпа – 0,7	единично

Продолжение таблицы

Буряя пеночка (<i>Phylloscopus fuscatus</i> (Blyth, 1842))	р. Нямни	64°29'42" с.ш. 132°34'19" в.д.	50	6–7, 21 июня 2014 г.	Г/т – 1,6	единично
	р. Сарылах	64°26'34,45" с.ш. 142°47'16,96" в.д.	30	6, 8 июня 2015	Г/т – 5,7	единично
	Нельканский перевал	64°30'38,46" с.ш. 143°25'25,08" в.д.	200	3–4 июня 2015 г.	Г/т – 3,3	единично
	хребет Черге	62°42'02,50" с.ш. 148°50'00,62" в.д.	30	29 июня 2016 г.	Г/т – 30,7 П/г – 28,2	повсеместно
	перевал Лошкалах	62°38'46,15" с.ш. 147°23'16,49" в.д.	20	7 июня 2016 г.	Г/т – 26,1 П/г – 42,1	Г/т – повсеместно П/г – единично
	р. Колыма	62°28'18,95" с.ш. 152°13'11,13" в.д.	30	23–24 июня 2016 г.	Г/т – 0,9	единично
Черноголовый чекан (<i>Saxicola torquata</i> (Linnaeus, 1766))	оз. Майниц	63°8'–63°14'с.ш. 176°42'–176°48'в.д.	250	9–21 июня 2017 г.	Ст/Гпа – 1,3	локально
Варакушка (<i>Luscinia svecica</i> (Linnaeus, 1758))	р. Нямни	64°29'42" с.ш. 132°34'19" в.д.	500	27, 30 мая, 5 июня 2014 г.	П/г – 1,9	единично
Синий соловей (<i>Luscinia cyane</i> (Pallas, 1776))	р. Куранах	63°01'04,82" с.ш. 138°25'22,67" в.д.	200	9–10 июля 2016 г.	Г/т – 1,6	локально
	горы Делурэкчэн	60°26'01,05" с.ш. 150°58'36,57" в.д.	500	17 июня 2016 г.	Г/т – 3,3	локально
	р. Герба	61°43'10,05" с.ш. 152°26'20,79" в.д.	600	20–21 июня 2016 г.	Г/т – 0,5	единично
	р. Кинжал	62°17'05,15" с.ш. 151°57'00,07" в.д.	550	26 июня 2016 г.	Г/т – 2,5	локально
	р. Колыма	62°28'18,95" с.ш. 152°13'11,13" в.д.	550	24 июня 2016 г.	Г/т – 3,2	локально
Соловей-свистун (<i>Luscinia sibilans</i> (Swinhoe, 1863))	перевал Кулу	61°47'51,54" с.ш. 147°45'31,75" в.д.	350	10 июня 2016 г.	Г/т – 1	единично
	р. Колыма	62°28'18,95" с.ш. 152°13'11,13" в.д.	500	23 июня 2016 г.	Г/т – 0,5	единично
Синехвостка (<i>Tarsiger cyanurus</i> (Pallas, 1773))	оз. Майниц	63°8'–63°14'с.ш. 176°42'–176°48'в.д.	50	9–23 июня 2017 г.	Ст/Гпа – 1,6	локально
Оливковый дрозд (<i>Turdus obscurus</i> Gmelin, 1789)	р. Салтахан	60°45'49,63" с.ш. 149°56'39,35" в.д.	500	14 июня 2016 г.	Г/т – 0,2	единично
	горы Делурэкчэн	60°26'01,05" с.ш. 150°58'36,57" в.д.	500	17 июня 2016 г.	Г/т – 0,4	единично
	р. Герба	61°43'10,05" с.ш. 152°26'20,79" в.д.	600	20 июня 2016 г.	Г/т – 1,2	единично

Продолжение таблицы

Вид	Пункт встречи	Географические координаты	Расстояние от известных границ гнездового ареала, км	Даты встреч	Высотный пояс – обилие в пункте встречи, ос./км ²	Характер распространения
Рябинник (<i>Turdus pilaris</i> Linnaeus, 1758)	р. Сеторым	63°12'28,56" с.ш. 139°27'20,78" в.д.	150	7–8 июля 2016 г.	Г/т – 0,4	единично
	р. Эльги	64°32'38,01" с.ш. 141°47'35,90" в.д.	300	1 июля 2016 г.	Г/т – 10,9	локально
	Уольчанский хребет	64°36'49,59" с.ш. 142°32'29,45" в.д.	400	24 мая 2016 г.	Г/т – 0,4	единично
	р. Сарылах	64°26'34,45" с.ш. 142°47'16,96" в.д.	350	5–6, 8 июня 2015	Г/т – 8	локально
	перевал Гаврюшка	62°27'00,95" с.ш. 147°18'24,72" в.д.	500	8 июня 2016 г.	Г/т – 0,4	единично
	федеральная трасса «Колыма», на протяжении 2–3 км от 916 км от Магадана и на протяжении 2–3 км от р. Мекчирге	–	350	30 июня 2016 г.	–	локально
Белобровик (<i>Turdus iliacus</i> Linnaeus, 1766)	р. Куранах	63°01'04,82" с.ш. 138°25'22,67" в.д.	200	23 июня 2015 г.	Г/т – 0,2	единично
Сибирский дрозд (<i>Zoothera sibirica</i> (Pallas, 1776))	перевал Гаврюшка	62°27'00,95" с.ш. 147°18'24,72" в.д.	50	8 июня 2016 г.	Г/т – 2,1	единично
Пестрый дрозд (<i>Zoothera varia</i> (Pallas, 1811))	р. Куранах	63°01'04,82" с.ш. 138°25'22,67" в.д.	200	27–28 июня 2015 г.	Г/т – 0,2	единично
Буроголовая гаичка (<i>Parus montanus</i> Baldenstein, 1827)	р. Эльги	64°32'38,01" с.ш. 141°47'35,90" в.д.	100	1 июля 2016 г.	Г/т – 4,4	единично
	хребет Черге	62°42'02,50" с.ш. 148°50'00,62" в.д.	50	29 июня 2016 г.	Г/т – 1,3	единично
	перевал Лошкалах	62°38'46,15" с.ш. 147°23'16,49" в.д.	40	7 июня 2016 г.	Г/т – 3,7	единично
	р. Кинжал	62°17'05,15" с.ш. 151°57'00,07" в.д.	30	26 июня 2016 г.	Г/т – 2,5	единично
	р. Колыма	62°28'18,95" с.ш. 152°13'11,13" в.д.	40	23–25 июня 2016 г.	Г/т – 5,1	локально
Вьюрок (<i>Fringilla montifringilla</i> Linnaeus, 1758)	оз. Майниц	63°8'–63°14'с.ш. 176°42'–176°48'в.д.	100	9–21 июня 2017 г.	Ст/Гпа – 9,5 П/г – 4,0	локально

Окончание таблицы

Чиж (<i>Spinus spinus</i> (Linnaeus, 1758))	р. Куранах	63°01'04,82" с.ш. 138°25'22,67" в.д.	550	23, 28 июня 2015 г., 9–10 июля 2016 г.	Г/т – 9,2	2015 – единично 2016 г. – повсеместно
	р. Сеторым	63°12'28,56" с.ш. 139°27'20,78" в.д.	650	3–4, 6–8 июля 2016 г.	Г/т – 2	локально
	р. Омчуг	61°09'19,17" с.ш. 149°30'23,22" в.д.	750	10 июня 2016 г.	Г/т – 5,8	локально
	р. Салтахан	60°45'49,63" с.ш. 149°56'39,35" в.д.	800	14 июня 2016 г.	Г/т – 7,3	единично
	горы Делурэкчэн	60°26'01,05" с.ш. 150°58'36,57" в.д.	800	16–17 июня 2016 г.	Г/т – 5,3	локально
	р. Колыма	62°28'18,95" с.ш. 152°13'11,13" в.д.	900	23–24 июня 2016 г.	Г/т – 1,1	единично
	федеральная трасса "Колыма", между пунктами р. Герба и р. Колыма	–	900	22 июня 2016 г.	–	единично
Обыкновенный снегирь (<i>Pyrrhula pyrrhula</i> (Linnaeus, 1758))	оз. Майниц	63°8'–63°14' с.ш. 176°42'–176°48' в.д.	500	16–19 июня 2017 г.	Ст/Гпа – 2,0	единично

О б о з н а ч е н и я: «–» – не определялось; Г/т – горно-таежный пояс, П/г – подгольцовый пояс, Г – гольцовый пояс, Ст/Гпа – нижний пояс крупных стлаников и гипоарктических тундр в северных отрогах Корякского нагорья.

регионе достигают высоты 3000 м над ур. моря. Для большей части территории характерны континентальный или резко континентальный типы умеренного климата (Гвоздецкий, Михайлов, 1987; Голубчиков, 1996; Куваев, 2006). Почти вся территория обследованных горных регионов Северо-Восточной Азии лежит в подзоне северной тайги. В связи с распространением горного ландшафта, здесь хорошо развита вертикальная поясность. При этом растительность принято подразделять на три высотно-ландшафтных пояса: горно-таежный (лесной), подгольцовый (горные редколесья и кустарники) и гольцовый (горно-тундровый) (Юрцев, 1968; Сочава, 1980).

Горно-таежный пояс, где повсеместно господствует лиственница Каяндера (*Larix dahurica* Turcz. ex Trautvetter), охватывает пространство от подножий склонов до 1000 м над ур. м. С высотой горная лиственничная тайга постепенно переходит в лиственничные редколесья и редины. Подгольцовый пояс расположен в пределах высот 1000–1700 м над ур. моря. Здесь господствует кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) с участием березы карликовой (*Betula nana* L.), березы

растопыренной (*Betula divaricata* Ledeb.), рододендрона мелколистного (*Rhododendron parvifolium* Adams), можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.). Пояс горных тундр и гольцовых пустынь (гольцовый пояс) распространен до высот 2000–2600 м над ур. моря. В гольцовом поясе преобладают мохово-травяные тундры, дриадовые тундры с дриадой точечной (*Dryas punctata* Juz.), мертвые и накипно-лишайниковые пустыни. По глубоким речным долинам распространены галерейные лиственные леса из благовонного тополя (*Populus suaveolens* Fisch.) и чозении (*Chosenia arbutifolia* (Pall.) A.K. Skvortsov).

Обследованная нами северная часть Корякского нагорья лежит в тундровой зоне, подзоне южных гипоарктических чукотско-корякских тундр (Карта «Зоны и типы...», 1999). Здесь выражены гольцовый (от 500–600 м над ур. моря и выше), подгольцовый (до 360–560 м над ур. моря) высотно-ландшафтные пояса и нижний пояс крупных стлаников и гипоарктических тундр (до 100–150 м над ур. моря) (Голубчиков, 1996; Куваев, 2006). Лесная растительность полностью отсутствует и ее замещают заросли

кустарников и кедрового стланика (в терминологии А.А. Кищинского [1988] – «берингийская лесотундра»).

Результаты исследования

В 2014–2017 гг. нами зарегистрированы виды птиц ($n = 32$), статус пребывания и характер географического распространения которых в горах Северо-Восточной Азии до сих пор были не известны, не точны, противоречивы или подтверждены единичными наблюдениями (Кищинский, 1980, 1988; Степанян, 2003; Андреев и др., 2006; Находкин и др., 2008; Романов, 2013; Рябицев, 2014а). Это может быть связано с недостатком фактической информации о распространении здесь этих видов. Не исключено также, что некоторые виды, впервые зарегистрированные нами в горах Северо-Восточной Азии, появились здесь в результате гнездования за пределами своего ареала или, возможно, даже его расширения. Параметры актуальных встреч птиц приведены в таблице.

О распространении в Северо-Восточной Азии трех видов – большого песочника, сибирского конька, альпийской завирушки – сведений до сих пор явно недостаточно (Лаппо и др., 2012; Рябицев, 2014а). Их ареалы представлены разрозненными изолированными участками или пунктами встреч, в которых характер пребывания вида не всегда ясен.

Альпийская завирушка впервые отмечена нами в двух пунктах на расстоянии 100–150 км от известных фрагментов своего ареала. Новые, ранее неизвестные, территориальные фрагменты ареала выявлены на хребте Черского ($64^{\circ}27'$ с.ш., $143^{\circ}20'$ в.д.) и хребте Сунтар-Хаята ($63^{\circ}12'$ с.ш., $139^{\circ}27'$ в.д.). Территориальные гнездовые пары альпийской завирушки зафиксированы нами также в горах Делурэкчен ($60^{\circ}26'$ с.ш., $150^{\circ}58'$ в.д.) и горных массивах бассейна р. Салтахан ($60^{\circ}45'$ с.ш., $149^{\circ}56'$ в.д.), где ее гнездование ранее считалось неподтвержденным (Рябицев, 2014а). В этом же районе, в горах в среднем течении р. Детрин альпийскую завирушку отмечал А.А. Кищинский (1968). Таким образом, установлено, что северо-восточный фрагмент ее ареала (охватывающий горы Северо-Востока Сибири от хребта Черского до Колымского нагорья) обширнее, чем считалось до сих пор. В местообитаниях гольцового пояса всех пунктов встреч альпийская завирушка – обычный или многочисленный вид ($5\text{--}15$ ос./км²; доля участия в населении $6\text{--}31\%$). Весьма мозаичный ареал большого песочника (Рябицев, 2014а) дополнен новыми фрагментами, впервые обнаруженными нами в горах бассейнов

рек Салтахан ($60^{\circ}45'$ с.ш., $149^{\circ}56'$ в.д.) и Кинжал ($62^{\circ}17'$ с.ш., $151^{\circ}57'$ в.д.) и удаленными на 500 км от известных районов обитания. Гнездование песочника в этом районе подтверждают данные А.А. Кищинского (1968), который отмечал его недалеко от мест наших находок. Большой песочник также встречен нами в двух известных пунктах гнездования вне ареала (горы бассейна р. Нямни, Верхоянский хребет), Нельканский перевал (хребет Черского), таблица). Во всех пунктах встреч этот кулик был редок. Пункт возможного гнездования сибирского конька впервые обнаружен нами на Нельканском перевале (хребет Черского) (таблица) на расстоянии около 300 км от ранее известных мест обитания.

Ареалы остальных 29 рассматриваемых видов в пределах Северо-Восточной Азии сплошные. У некоторых видов они также включают в себя относительно небольшие по площади участки или отдельные пункты гнездования, удаленные на значительное расстояние от границ основной части ареала.

По дальности обнаружения от известных мест находок виды ($n = 22$), отмеченные нами в 1–4 пунктах, условно разделены на 3 группы.

К первой группе отнесены виды ($n = 4$), впервые зарегистрированные нами на расстоянии менее 100 км от известных границ их распространения. Для сибирского пепельного улита, синехвостки и сибирского дрозда наши данные, вероятно, уточняют границы ареалов. Крякву южнее наших пунктов встреч (на Колымском нагорье) А.А. Кищинский (1968) 50 лет назад характеризовал как редкий пролетный вид. Мы отметили явные признаки гнездового поведения, поэтому можно предположить пульсацию границ или расширение ареала этого вида.

Виды ($n = 10$) второй группы были впервые встречены нами на расстоянии 100–400 км от известных мест их гнездования. Вероятно, гнездящиеся выпь и варакушка отмечены в разрывах их ареалов. Возможно, эти разрывы не столь существенны, как считалось ранее. Для белобровика нами отмечен еще один пункт гнездования (в дополнение к известным) за пределами ареала. На Колымском нагорье мы зарегистрировали единичную встречу чирка-трескунка. Аналогичное явление А.А. Кищинский (1968) также отмечал в этом регионе, но севернее нашего пункта встречи. Вертишейка отмечена нами в двух новых пунктах. К.А. Воробьев (1963) обнаружил вертишейку в районе Зеленого Мыса на р. Колыма и высказал предположение, что она может быть распространена по всей долине р. Колыма, но, будучи мало-

заметным видом, не всегда может быть встречена даже при ее присутствии. Руководствуясь этим и с учетом нашей находки, мы можем предположить, что вертишейка достаточно широко распространена по долине р. Индигирка. Встречи большого улита, зарнички, пестрого дрозда, черноголового чекана и вьюрка могут свидетельствовать как об уточнении имеющихся данных, так и о расширении или пульсации ареала.

Виды ($n = 7$) третьей группы впервые встречены нами на расстоянии 400 км и более от известных границ их ареалов. Для халея, восточный подвид которого (*Larus heuglini vegae* Palmen, 1887) ранее считался подвидом серебристой чайки (*Larus argentatus* Pontoppidan, 1763) (Рябицев, 2014а), наши находки дополняют имеющуюся информацию. А.А. Кищинский (1968) наблюдал на Колымском нагорье только пролетных особей этого вида, а В.В. Брунов (2001) отмечал его как гнездящийся вид хребта Сунтар-Хаята, что подтверждают и наши данные. Пункты, где мы впервые встретили зимняка и краснозобого конька, вероятно, могут быть местами неизвестного, нового или нерегулярного гнездования. А.А. Кищинский (1968) также отмечал неизвестные пункты гнездования зимняков недалеко от региона наших исследований – в приохотских горных массивах. Для краснозобого конька К.А. Воробьев (1963) регистрировал проникновение из основной области его гнездового ареала в лесную зону по р. Индигирка (с. Крест-Майор). Нами отмечено проникновение его по Индигирке еще южнее. А.А. Кищинский (1980) наблюдал обыкновенного снегиря только на юге Корякского нагорья, причем характеризовал его как обычный для этой области вид. Пятнистого сверчка он считал видом, гнездящимся, вероятно, на самом западе и юге нагорья. Новые находки этих видов на севере Корякского нагорья можно расценивать как дополнение имеющейся информации либо как свидетельство расширения или пульсации ареала. О распространении соловья-свистуна и оливкового дрозда вне гнездового ареала в регионе наших исследований нет литературных данных, поэтому наши находки могут свидетельствовать как о появлении новых, так и о существовании ранее абсолютно неизвестных фрагментов ареалов этих видов. Обыкновенный канюк отмечен нами в 3 пунктах на расстоянии 100–250 км от известной границы ареала. А.А. Кищинский также регистрировал канюка в 70 км севернее Магадана. Поэтому допустимо

интерпретировать наши находки как уточнение границ ареала этого вида.

Самостоятельную группу формируют 7 видов птиц, зарегистрированных нами во многих пунктах ($n = 5–15$), разноудаленных (20–1200 км) от известных границ распространения. Наши данные о пребывании чижа и рябинника, к сожалению, не с чем сравнить, так как они не наблюдались другими исследователями. Поэтому наши находки этих видов могут свидетельствовать как о недостатке информации, так и о расширении или пульсации их ареалов. По современным данным о распространении птиц на Северо-Востоке Азии (Рябицев, 2014а), гнездовые ареалы нескольких видов, встреченных нами на Колымском нагорье, не включают в себя этот регион. Однако здесь они отмечены еще А.А. Кищинским (1968). Зеленую пеночку он встречал в подгольцовом поясе гор по р. Детрин, а также в низовье р. Колыма; он высказал предположение, что она населяет весь бассейн этой реки, но спорадична и немногочисленна. По данным А.К. Воробьева (1963) и В.В. Брунова (2001), корольковая пеночка не отмечена за пределами известного гнездового ареала, но А.А. Кищинский (1968) характеризовал ее как гнездящийся вид по всему Колымскому нагорью к северу до низовья р. Детрин. Бурую пеночку А.А. Кищинский (1968) отмечал на Колымском нагорье к северу до долины р. Тэукич и в горах по р. Детрин. Буроголовая гаичка была охарактеризована им как вид, гнездящийся по всему горно-таежному поясу Колымского нагорья. Наши наблюдения также подтверждают пребывание этих видов на Колымском нагорье. Кроме того, буроголовая гаичка встречена нами также на Аркачанском плато (Романов и др., 2016), что, возможно, указывает на пульсацию или расширение ее ареала. Синий соловей зарегистрирован А.А. Кищинским (1968) только около Магадана, в Колымском нагорье он не встречен. Учитывая, что исследования А.А. Кищинского отличались полнотой и широким охватом, можно предположить, что около 50 лет назад этот вид не распространялся севернее Магадана, и зарегистрированные нами встречи свидетельствуют о расширении его ареала.

Обсуждение

Встречи в 2014–2017 гг. 20 видов на границах известных ареалов подтверждают устойчивость границ их распространения в обследованных горных областях Северо-Восточной Азии. На северной границе своего ареала на хребте Черско-

го отмечены белопопый стриж (*Apus pacificus* (Latham, 1801)) и соловей-красношейка (*Luscinia calliope* (Pallas, 1776)), одновременно на хребтах Сетте-Дабан и Сунтар-Хаята – зеленая пеночка, на хребте Сетте-Дабан – соловей-свистун, оливковый дрозд и желтобровая овсянка (*Ocyris chrysophrys* (Pallas, 1776)). На северо-восточной границе на хребте Сетте-Дабан отмечен лесной конек (*Anthus trivialis* (Linnaeus, 1758)). На западной границе на Верхоянском хребте и хребте Сетте-Дабан – камешка (*Histrionicus histrionicus* (Linnaeus, 1758)). На южной границе ареала на Верхоянском хребте встречены кречет (*Falco rusticolus* Linnaeus, 1758), хрустан (*Eudromias morinellus* (Linnaeus, 1758)), кроншнеп-малютка (*Numenius minutus* Gould, 1841), сибирский пепельный улит и сибирский вьюрок (*Leucosticte arctoa* (Pallas, 1811)), а на хребтах Верхоянском и Сетте-Дабан – берингийская желтая трясогузка (*Motacilla tschutschensis* Gmelin, 1789). На юго-восточной границе на Колымском нагорье отмечена теньковка (*Phylloscopus collybita* (Vieillot, 1817)), а на Верхоянском хребте и хребте Черского – белобровик. На границе части своего ареала на Верхоянском хребте зарегистрированы тундрная куропатка (*Lagopus mutus* (Montin, 1781)), рогатый жаворонок (*Eremophila alpestris* (Linnaeus, 1758)), гольцовый конек (*Anthus rubescens* (Tunstall, 1771)) и сибирская чечевица (*Carpodacus roseus* (Pallas, 1776)). Гольцовый конек, кроме этого, встречен на хребте Сунтар-Хаята, а сибирская чечевица – на хребте Сетте-Дабан. Приведенные данные указывают, что граница распространения ряда видов устойчиво проходит по Верхоянскому хребту и хребту Сетте-Дабан, что дает основание считать их важными биогеографическими рубежами в пределах Северо-Восточной Азии.

За пределами известных границ гнездовых ареалов в горах Северо-Восточной Азии нами впервые встречено 32 вида птиц, большинство из них ($n = 19$) – к северу и северо-востоку от известных границ их распространения. В других регионах Северной Евразии расширение ареалов птиц в последние десятилетия также происходит преимущественно в северном направлении (Романов, 2013), что, вероятно, обусловлено в первую очередь потеплением климата в Северном полушарии (Loarie et al., 2009; Post et al., 2009). Доля впервые встреченных видов в авифауне обследованных горных регионов существенна. Например, из 74 видов птиц, гнездящихся в южных отрогах Колымского нагорья, впервые зарегистрированы 16 видов (21%), а из 76 видов птиц,

гнездящихся в северных отрогах Корякского нагорья, – 7 (9%).

В пределах горных территорий обширных водоразделов бассейнов рек Лена и Индигирка уточнен северный предел распространения (приблизительно по параллели 64°40' с.ш.) большого улита и вертишейки.

В целом встречи видов ($n = 32$), обнаруженных в 2014–2017 гг. за пределами известных границ гнездовых ареалов, зафиксированы в 1–15 пунктах на расстоянии от 20 до 1200 км от известных мест гнездования.

Синий соловей, пестрый дрозд, чиж зарегистрированы в 2015–2016 гг. в тайге речных долин хребта Сетте-Дабан, расположенного на удалении 200–550 км от известных ранее северных границ основных ареалов этих видов.

Рябинник и бурая пеночка проникают значительно севернее хребта Сетте-Дабан – вплоть до юго-восточных отрогов хребта Черского. А у таких видов, как зимняк, обыкновенный канюк, халей, зеленая пеночка, корольковая пеночка, синий соловей, соловей-свистун, оливковый дрозд, рябинник, чиж, как выяснилось в 2016–2017 гг., обширные сплошные части ареалов или мозаичные изолированные очаги расположены намного восточнее хребта Черского и в разной степени охватывают территорию южных отрогов Колымского нагорья. Для зеленой и корольковой пеночек обнаружены значительные по площади очаги устойчивого гнездования с высоким (или относительно высоким) обилием, позволяющие считать их частями основной области гнездования. Для других видов выявлены лишь локальные, вероятно изолированные, территориальные группировки. Регистрация всех указанных видов в пределах Колымского нагорья весьма актуальна, так как они встречены в обследованных нами пунктах Колымского нагорья на удалении 300–800 км от известных ранее границ основного ареала этих видов. Большинство из них ($n = 7$) обнаружено к северу от основной области их распространения, и только зимняк и халей – к югу. Почти все указанные виды встречены в лесных массивах речных долин горно-таежного пояса, и лишь зимняк – в гольцовом поясе.

Наши наблюдения подтверждают данные А.А. Кищинского (1968, 1988) о пребывании зеленой и корольковой пеночек на Колымском нагорье. Более того, локальные участки местобитаний корольковой пеночки были обнаружены в 2017 г. значительно северо-восточнее – в пределах северных отрогов Корякского нагорья. Таким образом, установлено, что современный

северный предел ее распространения на северо-востоке Азии проходит почти у тихоокеанского побережья приблизительно на широте 63°10'–63°13' с.ш. (Романов и др., 2019). В 2017 г. выяснены и другие новые данные о распространении птиц на Корякском нагорье. Пребывание таких видов, как черноголовый чекан, корольковая пеночка, пеночка–зарничка, синехвостка, обыкновенный снегирь, пятнистый сверчок и вьюрок, зарегистрировано в северных отрогах Корякского нагорья, расположенных на удалении 50–1200 км от известных ранее северных и северо-восточных границ основных ареалов этих видов (Романов и др., 2019).

Обилие видов, впервые обнаруженных в новых районах гнездования за пределами известных границ ареалов, различно. Для некоторых видов отмечены лишь единичные находки (большая выпь, зимняк, вертишейка, краснозобый конек, пестрый дрозд и др.). Обычны во всех местах встреч были большой и сибирский пепельный улиты. Обилие других видов существенно изменяется в зависимости от места регистрации. Так, например, корольковая пеночка многочисленна на Колымском нагорье и хребте Сетте-Дабан и редка, или даже единична, в остальных пунктах. Бурая пеночка обычна на Колымском нагорье и редка в других пунктах. Чиж единичен или редок во всех пунктах встреч, кроме хребта Сетте-Дабан, где в 2016 г. он был обычен, а местами даже многочислен. Численность синего соловья в каждом пункте встречи составила от 3 до 5 пар. В процессе изучения закономерностей пространственного изменения обилия птиц установлено также, что обилие восточного подвида шура (*Pinicola enucleator kamtschatkensis* (Dybowski, 1883)) последовательно увеличивается с запада на восток от хребта Черского (0,04 ос./км²) через Колымское нагорье (2 ос./км²) к Корякскому нагорью (71,9 ос./км²). Максимально высокие показатели обилия этого вида на крайней северо-восточной окраине ареала обусловлено тем, что Корякское нагорье охватывает оптимум ареала кедрового стланика, заросли которого служат излюбленным гнездовым местообитанием, а его орешки – основным кормом шура (Романов и др., 2019).

Абсолютное большинство видов, встреченных нами за границами известных ареалов, – представители отряда воробьеобразных ($n = 22$; 69%). Меньше в этой группе видов из числа ржанкообразных ($n = 4$; 13%), а также из числа гусеобразных, соколообразных, аистообразных и дятлообразных, представленных 1–2 видами (3–6%).

Группа видов, встреченных нами за границами известных ареалов, формируется видами шести типов фаун (Штегман, 1938), наиболее значимы из которых элементы сибирского типа ($n = 14$; 44%) и широко распространенные виды (обширный ареал, центр происхождения неясен) ($n = 8$; 25%). Менее значима доля видов китайского типа фауны ($n = 6$; 19%) и совсем незначительна – арктического ($n = 2$; 6%), тибетского ($n = 1$; 3%) и европейского ($n = 1$; 3%).

Соотношение представителей различных зонально-ландшафтных групп (Кишинский, 1974, 1977а, б, 1988; Чернов, 1975, 1976, 1980) среди птиц, встреченных нами за границами известных ареалов, следующее: бореальные ($n = 13$; 41%), широко распространенные (распространенные в нескольких природных зонах) ($n = 9$; 28%), бореально-гипоарктические ($n = 5$; 16%), альпийские ($n = 2$; 6%), гипоарктические ($n = 2$; 6%) и гемипоарктические ($n = 1$; 3%) виды.

Заключение

Существующая динамика границ ареалов указывает, вероятно, на продолжение расселения видов и формирования орнитофауны гор Северо-Восточной Азии в условиях изменения климата (Kaufman et al., 2009; Loarie et al., 2009; Post et al., 2009; Григорьев и др., 2013). Недостаточный объем наблюдений не позволяет сделать достоверные выводы о положительных трендах динамики северных границ ареалов. Однако в пользу этого свидетельствует тот факт, что благодаря видам иммигрантам, расселяющимся из более южных областей, за несколько прошедших десятилетий видовое разнообразие плато Путорана и субарктических гор Якутии увеличилось на 6% (Романов, 2013).

На северо-востоке Азии для одной группы видов в 2014–2017 гг. впервые обнаружены значительные по площади очаги устойчивого гнездования с относительно высокой численностью, что позволяет считать их частями основной области гнездования. Для других выявлены лишь локальные, вероятно, изолированные территориальные группировки (площадь обитания которых не превышает 50–100 км²), образующие самую окраину ареала вида в Северо-Восточной Азии. Высока вероятность того, что это области спорадического гнездования или области ареала, где граница имеет явно выраженный пульсирующий характер.

В интерпретации встреч многих видов птиц в горах Северо-Восточной Азии за пределами известных границ гнездовых ареалов возможны варианты. Наиболее очевидное объяснение сво-

дится к неравнозначной изученности этой обширной части суши до начала наших работ в 2014 г. и после их успешного осуществления в 2017 г. Нам удалось обследовать огромные труднодоступные горные территории, которые ранее почти никогда не посещали другие исследователи. Наши исследования позволили впервые обнаружить здесь целый ряд типично таежных видов. При этом нельзя полностью исключить вероятности того, что эти виды появились в горах Северо-Восточной Азии сравнительно недавно в результате расширения своих ареалов, благодаря чему были впервые обнаружены нами, а не нашими предшественниками.

В любом случае, итоги исследований показали, что отдельные горные системы Северо-Восточной Азии служат форпостом распространения целого ряда видов, поэтому они представляют безусловный интерес в зоогеографическом плане. Выявленный в этом регионе характер распространения видов птиц позволяет констатировать, что здесь проходит не только северный, но и отчетливо выраженный южный предел распространения некоторых видов, например, сибирского пепельного улита. В качестве зоогеографического рубежа наиболее отчетливо выступает хребет Сетте-Дабан.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Андреев А.В., Докучаев Н.Е., Кречмар А.В., Чернявский Ф.Б. Наземные позвоночные Северо-Востока России. Магадан, 2006. 313 с. [Andreev A.V., Dokuchaev N.E., Krechmar A.V., Chernyavskij F.B. Nazemnye pozvonochnye Severo-Vostoka Rossii. Magadan, 2006. 313 s].
- Борисов З.З. Птицы долины средней Лены. Новосибирск, 1987. 112 с. [Borisov Z.Z. Ptitsy doliny srednej Leny. Novosibirsk, 1987. 112 s.].
- Брунов В.В. Результаты летней орнитологической разведки в Центральной и Восточной Якутии // Сибирский экологический журнал. 2001. № 1. С. 53–68 [Brunov V.V. Rezultaty letnej ornitologicheskoy razvedki v Tsentral'noj i Vostochnoj Yakutii // Sibirskij ekologicheskij zhurnal. 2001. N 1. S. 53–68].
- Воробьев К.А. Птицы Якутии. М., 1963. 335 с. [Vorob'ev K.A. Ptitsy Yakutii. M., 1963. 335 s.].
- Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И. Физическая география СССР. Ч. 2. М., 1987. 448 с. [Gvozdetskiy N.A., Mikhailov N.I. Fizicheskaya geografiya SSSR. Ch. 2. M., 1987. 448 s.].
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П. Птицы Полярного Урала. Екатеринбург, 2005. 560 с. [Golovatin M.G., Paskhal'nyy S.P. Ptitsy Polyarnogo Urala. Ekaterinburg, 2005. 560 s.].
- Голубчиков Ю.Н. География горных и полярных стран. М., 1996. 304 с. [Golubchikov Yu.N. Geografiya gornyykh i polyarnyykh stran. M., 1996. 304 s.].
- Григорьев А.А., Моисеев П.А., Нагимов З.Я. Динамика верхней границы древесной растительности в высокогорьях Приполярного Урала под влиянием современного изменения климата // Экология. 2013. № 4. С. 284–295. [Grigor'ev A.A., Moiseev P.A., Nagimov Z.Ya. Dinamika verkhney granitsy drevesnoj rastitel'nosti v vysokogor'yakh Pripolyarnogo Urala pod vliyaniem sovremennogo izmeneniya klimata // Ekologiya. 2013. № 4. S. 284–295].
- Карта «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий». Масштаб 1:8 000 000. М., 1999. (Серия карт природы для высшей школы) [Karta "Zony i tipy poynasnosti rastitel'nosti Rossii i sopredel'nykh territorij". Masshtab 1 : 8 000 000. M., 1999 (Seriya kart prirody dlya vysshej shkoly)].
- Кищинский А.А. Птицы Колымского нагорья. М., 1968. 184 с. [Kishchinskij A.A. Ptitsy Kolymского nagor'ya. M., 1968. 184 s.].
- Кищинский А.А. Арктоальпийская авифауна и ее происхождение // Зоологический журнал. 1974. Т. 53. № 7. С. 1036–1051 [Kishchinskij A.A. Arktoal'pijskaya avifauna i ee proiskhozhdenie // Zoologicheskij zhurnal. 1974. T. 53. № 7. S. 1036–1051].
- Кищинский А.А. Понятие о гипоарктической и эоарктической авифаунах // VII Всесоюз. орнитол. конф. Киев, 1977а. С. 65–67 [Kishchinskij A.A. Ponyatie o gipoarkticheskoy i eoarkticheskoy avifaunakh // VII Vsesoyuz. ornitol. konf. Kiev, 1977a. S. 65–67].
- Кищинский А.А. Принципы реконструкции истории авифауны биогеографическим методом // Адаптивные особенности и эволюция птиц. М., 1977б. С. 33–39. [Kishchinskij A.A. Printsipy rekonstruktsii istorii avifauny biogeograficheskim metodom // Adaptivnye osobennosti i evolyutsiya ptits. M., 1977b. S. 33–39].
- Кищинский А.А. Птицы Корьякского нагорья. М., 1980. 336 с. [Kishchinskij A.A. Ptitsy Koryakского nagor'ya. M., 1980. 336 s.].
- Кищинский А.А. Орнитофауна северо-востока Азии. М., 1988. 288 с. [Kishchinskij A.A. Ornitofauna severo-vostoka Azii. M., 1988. 288 s.].
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. М., 2006. 256 с. [Koblik E.A., Red'kin Ya.A., Arkhipov V.Yu. Spisok ptits Rossijskoj Federatsii. M., 2006. 256 s.].
- Кривенко В.Г. Водоплавающие птицы и их охрана. М., 1991. 271 с. [Krivenko V.G. Vodoplavayushchie ptitsy i ikh okhrana. M., 1991. 271 s.].
- Куваев В.Б. Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. М., 2006. 568 с. [Kuvaev V.B. Flora subarktickikh gor Evrazii i vysotnoe raspredelenie ee vidov. M., 2006. 568 s.].
- Лаппо Е.Г., Томкович П.С., Сыроечковский Е.Е. Атлас ареалов гнездящихся куликов Российской Арктики. М., 2012. 448 с. [Lappo E.G., Tomkovich P.S., Syroechkovskij E.E. Atlas arealov gnezdyashchikhsya kulikov Rossijskoj Arktiki. M., 2012. 448 s.].

- Ларионов Г.П. Изменения в фауне таежной части Западной Якутии, произошедшие за последние десятилетия // Экология наземных позвоночных таежной Якутии. Якутск, 1984. С. 3–17 [Larionov G.P. *Izmeneniya v faune taezhnoy chasti Zapadnoy Yakutii, proizoshedshie za poslednie desyatiletia* // *Ekologiya nazemnykh pozvonochnykh taezhnoy Yakutii*. Yakutsk, 1984. S. 3–17].
- Мелешко В.П. Антропогенные изменения климата в XXI веке в Северной Евразии // Метеорология и гидрология. 2004. № 7. С. 5–26 [Meleshko V.P. *Antropogennye izmeneniya klimata v XXI veke v Severnoy Evrazii* // *Meteorologiya i gidrologiya*. 2004. № 7. S. 5–26].
- Мелешко В.П. Потепление климата: причины и следствие // Химия и жизнь. 2007. № 24. С. 24–39 [Meleshko V.P. *Poteplenie klimata: prichiny i sledstviya* // *Khimiya i zhizn'*. 2007. № 24. S. 24–39].
- Морозов В.В. Новые данные по фауне и распространению птиц на востоке Большеземельской тундры // Орнитология. 1987. Вып. 22. С. 134–147 [Morozov V.V. *Novye dannye po faune i rasprostraneniyu ptits na vostoке Bol'shezemel'skoj tundry* // *Ornitologiya*. 1987. Vyp. 22. S. 134–147].
- Морозов В.В. Фаунистические находки на западном макросклоне Полярного Урала // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 1995. Вып. 1. С. 56–59 [Morozov V.V. *Faunisticheskie nakhodki na zapadnom makrosklone Polyarnogo Urala* // *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri*. 1995. Vyp. 1. S. 56–59].
- Морозов В.В. Новые фаунистические находки на востоке Большеземельской тундры и Полярном Урале // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2002. Вып. 8. С. 60–63 [Morozov V.V. *Novye faunisticheskie nakhodki na vostoке Bol'shezemel'skoj tundry i Polyarnom Urale* // *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri*. 2002. Vyp. 8. S. 60–63].
- Морозов В.В. К орнитофауне Полярного Урала // Русский орнитологический журнал. Экспресс-вып. 2003. Т. XII. № 212. С. 143–169 [Morozov V.V. *K ornitofaune Polyarnogo Urala* // *Russkij ornitologicheskij zhurnal. Ekspress-vyp.* 2003. T. XII. № 212. S. 143–169].
- Находкин Н.А., Гермогенов Н.И., Сидоров Б.И. Птицы Якутии: полевой справочник. Якутск, 2008. 384 с. [Nakhodkin N.A., Germogenov N.I., Sidorov B.I. *Ptitsy Yakutii: polevoj spravochnik*. Yakutsk, 2008. 384 s.].
- Равкин Ю.С. К методике учета птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск, 1967. С. 66–75 [Ravkin Yu.S. *K metodike ucheta ptits v lesnykh landshaftakh* // *Priroda ochagov kleshchevogo entsefalita na Altae*. Novosibirsk, 1967. S. 66–75].
- Рогачева Э.В. Птицы Средней Сибири. Распространение, численность, зоогеография. М., 1988. 309 с. [Rogacheva E.V. *Ptitsy Srednej Sibiri. Rasprostranenie, chislenost', zoogeografiya*. M., 1988. 309 s.].
- Романов А.А. Авифауна гор Азиатской Субарктики: закономерности формирования и динамики. М., 2013. 360 с. [Romanov A.A. *Avifauna gor Aziatskoj Subarktiki: zakonomernosti formirovaniya i dinamiki*. M., 2013. 360 s.].
- Романов А.А., Астахова М.А., Миклин Н.А., Шемякин Е.В. География фауны птиц северных отрогов Корякского нагорья // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. Геогр. 2019. № 1. С. 53–60 [Romanov A.A., Astakhova M.A., Miklin N.A., Shemyakin E.V. *Geografiya fauny ptits severnykh otrogov Koryakskogo nagor'ya* // *Vestn. Mosk. un-ta. Ser. 5. Geogr.* 2019. № 1. S. 53–60].
- Романов А.А., Мелихова Е.В. География и структура авифауны горных областей Восточной Сибири // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. Геогр. 2016а. № 1. С. 71–77 [Romanov A.A., Melikhova E.V. *Geografiya i struktura avi-fauny gornyx oblastej Vostochnoj Sibiri* // *Vestn. Mosk. un-ta. Ser. 5. Geogr.* 2016a. № 1. S. 71–77].
- Романов А.А., Мелихова Е.В. Фауна и население птиц гор Северо-Восточной Якутии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2016б. Т. 121. № 1. С. 3–12 [Romanov A.A., Melikhova E.V. *Fauna i naselenie ptits gor Severo-Vostochnoj Yakutii* // *Byul. MOIP. Otd. Biol.* 2016b. T. 121. № 1. S. 3–12].
- Романов А.А., Мелихова Е.В., Шемякин Е.В., Яковлев В.О. Высотно-поясная дифференциация населения птиц центральной части Верхоянского хребта (Восточная Сибирь, Россия) // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. 2016. № 3 (35). С. 128–148 [Romanov A.A., Melikhova E.V., Shemyakin E.V., Yakovlev V.O. *Vysotno-poyasnaya differentsiatsiya naseleniya ptits tsentral'noj chasti Verkhoyanskogo khrebta (Vostochnaya Sibir', Rossiya)* // *Vestn. Tomsk. gos. un-ta. Biologiya*. 2016. № 3 (35). S. 128–148].
- Рябицев В.К. Птицы Сибири: справочник-определитель. Т. 1. М., Екатеринбург, 2014а. 438 с. [Ryabitsev V.K. *Ptitsy Sibiri: spravochnik-opredelitel'*. T. 1. M., Ekaterinburg, 2014a. 438 s.].
- Рябицев В.К. Птицы Сибири: справочник-определитель. Т. 2. М., Екатеринбург, 2014б. 452 с. [Ryabitsev V.K. *Ptitsy Sibiri: spravochnik-opredelitel'*. T. 2. M., Ekaterinburg, 2014b. 452 s.].
- Сочава В.Б. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск, 1980. 256 с. [Sochava V.B. *Geograficheskie aspekty sibirskoj tajgi*. Novosibirsk, 1980. 256 s.].
- Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М., 2003. 727 с. [Stepanyan L.S. *Konspekt ornitologicheskoy fauny Rossii i sopredel'nykh territorij*. M., 2003. 727 s.].
- Успенский С.М. Жизнь в высоких широтах на примере птиц. М., 1969. 463 с. [Uspenskij S.M. *Zhizn' v vysokikh shirotakh na primere ptits*. M., 1969. 463 s.].
- Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 222 с. [Chernov Yu.I. *Prirodnaya zonal'nost' i zhivotnyj mir sushi*. M., 1975. 222 s.].
- Чернов Ю.И. Животный мир Субарктики и зональные факторы среды. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1976. 52 с. [Chernov Yu.I. *Zhivotnyj mir Subarktiki i zonal'nye faktoty sredy: avtoref. diss. ... dokt. biol. nauk*. M., 1976. 52 s.].
- Чернов Ю.И. Жизнь тундры. М., 1980. 236 с. [Chernov Yu.I. *Zhizn' tundry*. M., 1980. 236 s.].
- Штегман Б.К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. Т. 1. Вып. 2. М.; Л., 1938. 157 с. [Stegman B.K. *Osnovy ornitogeograficheskogo deleniya Palearktiki* // *Fauna SSSR. Ptitsy*. T. 1. Vyp. 2. M.; L., 1938. 157 s.].
- Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л., 1968. 235 с. [B.A. *Flora Suntar-Khayata. Problemy istorii vysokogornyx landshaftov Severo-Vostoka Sibiri*. L., 1968. 235 s.].

- Kaufman B., Schneider D., McKay N., Ammann K., Bradley R., Briffa R., Miller G., Otto-Bliesner B., Overpeck J., Vinther B. Arctic Lakes 2k Project Members. Recent Warming Reverses Long-Term Arctic Cooling // *Science*. 2009. Vol. 325. N 5945. P. 1236–1239.
- Lehikoinen A., Brotons L., Calladine J., Campedelli T., Escandell V., Flousek J., Grueneberg Ch., Haas F., Harris S., Herrando S., Husby M., Jiguet F., Kålås J., Lindström Å., Lorrillière R., Molina B., Pladevall C., Calvi G., Sattler T., Trautmann S. Declining population trends of European mountain birds // *Global Change Biology*. 2019. 25. N 2. P. 577–588.
- Loarie S.R., Duffy P.B., Hamilton H., Asner G.P., Field C.B., Ackerly D.D. The velocity of climate change // *Nature*. 2009. N 462. P. 1052–1055.
- Post E., Forchhammer M., Bret-Harte M., Callaghan T., Christensen T., Elberling B., Fox A., Gilg O., Hik D., Høye T., Ims R., Jeppesen E., Klein D., Madsen G., McGuire A., Rysgaard S., Schindler D., Stirling I., Tamstorf M., Tyler N., Wal R., Welker J., Wookey P., Schmidt N., Aastrup P. Ecological Dynamics Across the Arctic Associated with Recent Climate Change // *Science*. 2009. Vol. 325. P. 1355–1358.
- The EBCC Atlas of European breeding birds: Their distribution and abundance. / Hagemmeijer W.J.M., Blair M.J, editors. L., 1997. 903 p.
<http://www.sevin.ru/vertebrates/>

Поступила в редакцию / Received 19.03.2019

Принята к публикации / Accepted 03.06.2019

ANALYSIS OF THE CURRENT DISTRIBUTION OF BIRDS IN THE MOUNTAINS OF NORTH-EAST ASIA

A.A. Romanov¹, E.V. Melikhova²

We studied geography of birds fauna of North-East Asia mountains: the Verkhoyansk, Chersky, Suntar-Hayata, and Sette-Daban mountain ranges, the Kolyma and Koryak uplands. We specified the distribution boundaries and residence status of 32 bird species on the area of about 300 000 km². We confirmed the stability of the distribution boundaries for 20 species. The distribution border of number of species runs along the Verkhoyansk range and the Sette-Daban range; that gives a reason to consider these ranges as important biogeographic boundaries within North-East Asia. Outside the known breeding areas boundaries in the mountains of North-East Asia we for the first time encountered 32 species of birds, most of them ($n = 19$) – to the north of the known boundaries of their distribution. Part of the first time encountered species in the avifauna of the surveyed mountain regions is maximal in the southern branches of the Kolyma upland, where 16 (21%) of 74 breeding species were recorded for the first time. Encounters of species found outside the known breeding areas boundaries recorded in 1–15 points at a distance of 20 to 1200 km from the known breeding sites. In the North-East Asia for one group of species in 2014–2017 for the first time we found vast areas of stable breeding with a relatively high birds density, allowing to consider them as parts of the main breeding area. For others we identified only local, probably isolated territorial groups with a habitat area of no more than 50–100 km² that form the very edge of the species range in North-East Asia. Perhaps, these are sporadic breeding areas or areas of the distribution range, where the border has a prominent fluctuation. The abundance of species, first time discovered in new breeding areas outside the known boundaries of the distribution range, differs. We assume that a number of species first time recorded in the mountains of North-East Asia appeared here as a result of breeding outside their distribution range or its expansion. Probably, the existing dynamics of the distribution range boundaries indicates the continuation of species dispersal and avifauna formation in the mountains of North-East Asia in the context of climate change.

Ключевые слова: avifauna, abundance, distribution range, boundary, distribution, territorial group, species diversity, mountains of North-East Asia, altitudinal belt.

¹Romanov Aleksey Anatol'evich, Department of Biogeography, Lomonosov Moscow State University (putorana05@mail.ru); ²Melikhova Evgeniya Vladimirovna, All-Russia Research Institute for Environment Protection (max-kun@yandex.ru).

УДК 595.773.4

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ МЕТОДОВ ДИАГНОСТИКИ КАРАНТИННЫХ ВИДОВ МУХ-ПЕСТРОКРЫЛОК (DIPTERA, TEPHRITIDAE) РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ И ЕВРАЗИЙСКОГО ЭКОНОМИЧЕСКОГО СОЮЗА

М.Ю. Арапова¹, И.О. Камаев², Т.В. Галинская³

Обобщена информация о современном состоянии морфологических и молекулярно-генетических методов диагностики представителей родов *Ceratitis*, *Bactrocera*, *Rhagoletis* и *Myiopardalis*, представляющих фитосанитарный риск для Российской Федерации.

Ключевые слова: Diptera, Tephritidae, мухи-пестрокрылки, филогения, фитосанитария, карантин растений, идентификация.

Мухи-пестрокрылки семейства Tephritidae относятся к экономически значимым видам, поскольку их личинки поражают косточковые, семечковые, цитрусовые, тропические и другие плодовые культуры. Семь видов этого семейства имеют карантинное значение для Российской Федерации и стран-участниц Евразийского экономического союза (ЕАЭС), а растительная продукция, с которой могут проникать эти вредители, регулируется соответствующими фитосанитарными службами. Однако методы видовой идентификации мух-пестрокрылок разработаны недостаточно полно. В настоящее время определение может быть проведено только с помощью морфологических методов, а это не всегда дает достоверный результат. Существуют также неразрешенные проблемы филогении многих родов мух-пестрокрылок. Существующие филогенетические схемы неполны или в некоторых случаях недостоверны. Важную проблему также представляет недостаточно полная изученность морфологии личинок, а следовательно, сложности в их идентификации. Из-за невозможности достоверного определения морфологическими методами видовой принадлежности личинок 1- и 2-го возрастов существует необходимость в проведении молекулярно-генетического анализа. Стоит отметить, что для определения не всегда бывает достаточно рассмотреть последовательность лишь одного гена.

В данной статье анализируется современное состояние морфологических и молекулярно-генетических методов диагностики мух-пестрокрылок, включенных в Единый перечень карантинных объектов Евразийского экономического союза: *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824), *Bactrocera dorsalis* (Hendel, 1912), *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett, 1899), *Rhagoletis mendax* Curran, 1932, *Rhagoletis pomonella* (Walsh, 1867), *Rhagoletis cingulata* (Loew, 1862) и *Myiopardalis pardalina* (Bigot, 1891).

Род *Ceratitis* McLeay включает около 100 видов. К этому роду относится опасный вредитель плодовых культур – средиземноморская плодовая муха *Ceratitis capitata*, входящая в Единый перечень карантинных объектов стран-участниц Евразийского экономического союза.

Средиземноморская плодовая муха – *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) (syn.: *Ceratitis citripeda* Eflatoun, 1924; *Ceratitis citriperda* Macleay, 1829; *Ceratitis hispanica* Breme, 1842; *Pardalaspis asparagi* Bezzi, 1924).

Средиземноморская плодовая муха поражает большой спектр растений. Основные растения-хозяева – представители рода *Citrus*, розоцветные рода *Prunus* и манго (*Mangifera indica* L.).

В настоящее время вид выявлен более чем в 70 странах, где его можно считать обосновавшимся. В некоторых странах средиземноморская

¹ Арапова Мария Юрьевна – аспирант кафедры энтомологии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, мл. науч. сотр. научно-методического отдела энтомологии ФГБУ «Всероссийский центр карантина растений» (maria.yurevna@bk.ru); ² Камаев Илья Олегович – ст. науч. сотр. научно-методического отдела энтомологии ФГБУ «Всероссийский центр карантина растений», канд. биол. наук (ilyakamayev@yandex.ru); ³ Галинская Татьяна Владимировна – ст. науч. сотр. кафедры энтомологии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, науч. сотр. научно-методического отдела энтомологии ФГБУ «Всероссийский центр карантина растений», канд. биол. наук (nuha1313@gmail.com).

плодовая муха регулярно выявляется при очаговых вспышках сезонного или многолетнего характера. Вид распространен в Неотропической и Неарктической областях (в Латинской Америке, кроме Кубы, и на юге США), Эфиопской (в Африке) и частично в Палеарктике (в Передней Азии, многих странах Средиземноморского бассейна) (EPPO, 2018).

Имаго и личинок идентифицируют по анатомо-морфологическим признакам (White, Elson-Harris, 1992; Кандыбина, 1977; Steck, Ekesi, 2015; Virgilio, White, De Meyer, 2014 и др.). Существующие публикации по определению личинок не всегда могут считаться содержащими надежные методы идентификации из-за ограниченного набора диагностических признаков, так как для личинок мух характерен высокий уровень полиморфизма. Например, у личинок особей из некоторых популяций *Ceratitis capitata* проявляется нехарактерный признак – добавочный зубец на мандибулярном склерите (Steck, Ekesi, 2015; Kamayev, Galinskaya, 2018), что ограничивает применение большинства диагностических руководств по данному виду (например, Кандыбина, 1977; White, Elson-Harris, 1992).

В работе по исследованию филогении рода *Ceratitis* с использованием трех молекулярных маркеров (митохондриальных COI и NADH-6, ядерного region) были рассмотрены 48 видов из подсемейства Dacinae, из них 32 вида из рода *Ceratitis* (Barr, McPheron, 2006). Статья прояснила некоторые вопросы филогении (монофилия подродов *Pardalaspis* и *Ceratitis* (sensu stricto) и полифилия подрода *Ceratalaspis*), но монофилитичность исследованных представителей рода *Ceratitis* остается под вопросом.

В данное время разрабатываются методы ПЦР-диагностики вида *Ceratitis capitata* (Barr et al., 2006) с помощью PCR-RFLP и ПЦР с последующим секвенированием различных молекулярных маркеров (12S, 16S, NADH-6, ITS-1, ND5-ND4), но они не являются точными из-за большого генетического разнообразия вида *C. capitata* (Barr, 2009). Предпринимаются отдельные попытки создания тест-систем, которые, однако, нуждаются в проверке из-за большого числа видов рода (<https://agrodiagnostica.ru/pcr/>).

Род *Bactrocera* Macquart насчитывает около 500 видов из 28 подродов (Smith et al., 2003), включая опасных вредителей *B. dorsalis* и *B. cucurbitae*, входящих в Единый перечень карантинных объектов стран-участниц Евразийского

экономического союза. Степень разработанности методов диагностики этих двух близких видов мы объединили в один общий раздел.

Африканская дынная муха – *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett, 1899) (syn.: *Dacus cucurbitae* Coquillett, 1899; *Zeugodacus cucurbitae* (Coquillett, 1899); *Dacus aureus* Tseng et Chu, 1982; *Dacus yuiliensis* Tseng et Chu, 1992).

Личинки мух данного вида повреждают около 125 видов растений, в первую очередь из семейства тыквенных (Cucurbitaceae Juss.), таких как дыня (*Cucumis melo* Blanco), тыква обыкновенная (*Cucurbita pepo* L.), арбуз (*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsumura et Nakai), огурец (*Cucumis sativus* L.), а также цитрусовые рода *Citrus*, папайю (*Carica papaya* L.), манго (*Mangifera indica* L.) и другие. Африканская дынная муха распространена в Эфиопской и Индо-Малайской областях (EPPO, 2018). В списке EPPO вид указан как *Zeugodacus cucurbitae* (EPPO, 2018). Этот вид первоначально был описан как *Dacus cucurbitae* Coquillett, 1899. Подрод *Bactrocera* был включен в род *Dacus* до тех пор, пока не была предложена классификация (Drew, 1989), признающая оба таксона в качестве родов. Вид *Z. cucurbitae* был помещен в подрод *Zeugodacus*, который изначально входил в род *Dacus* (Drew, 1973), а затем уже в род *Bactrocera* (Drew, 1989). Недавно систематическое положение *Zeugodacus* было пересмотрено (Virgilio et al., 2015), для африканской дынной мухи была использована новая родовая комбинация *Zeugodacus* (*Zeugodacus*) *cucurbitae*, хотя большинство существующих литературных источников ссылаются на нее по-прежнему как на *Bactrocera* (*Zeugodacus*) *cucurbitae*.

Восточная фруктовая муха – *Bactrocera dorsalis* (Hendel, 1912) (syn.: *Chaetodacus okinawanus* Shiraki, 1933; *Musca ferruginea* Fabricius, 1794; *Bactrocera papayae* Drew et Hancock, 1994; *Bactrocera philippinensis* Drew et Hancock, 1994; *Bactrocera invadens* Drew, Tsuruta et White, 2005).

Данный вид повреждает более 200 видов растений: плоды и саженцы сахарного яблока (*Annona squamosa* L.), яблони (*Malus pumila* Mill.), банана (*Musa paradisiaca* L.), перца рода *Capsicum*, гуавы (*Psidium guajava* L.), манго (*Mangifera indica* L.), апельсина (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) и других видов рода *Citrus*, а также плоды и саженцы папайи (*Carica papaya* L.), персика (*Prunus persica* (L.) Osbeck), сливы (*Prunus domestica* L.), груши *Pyrus* spp. и др. *B. dorsalis* – инвазионно-активный вид, имеющий широкий спектр

растений-хозяев (Clarke et al., 2005). Вид распространен в Эфиопской и Индо-Малайской областях (страны Африки и тропической Азии) (EPPO, 2019).

Комплекс видов *Bactrocera dorsalis* включает около 85 видов (Boykin, 2013), которые имеют большое сходство по морфологическим признакам. Среди них шесть считаются экономически важными вредителями культур (*B. carambolae* Drew et Hancock, 1994; *B. caryeae* (Kapoor, 1971); *B. dorsalis*, *B. kandiensis* Drew et Hancock, 1994; *B. occipitalis* (Bezzi, 1919) и *B. trivialis* (Drew, 1971)) (Leblanc et al., 2013; Vargas et al., 2015). В 2015 году три вида комплекса (*B. papayae*, *B. philippinensis*, *B. invadens*) были объединены с видом *B. dorsalis* (Schutze et al., 2015).

Имаго и личинок идентифицируют по анатомо-морфологическим признакам (White, Elson-Harris, 1992; Кандыбина, 1977; Carroll, 2004). Но эти работы имеют недостатки. Например, в монографии по личинкам мух-пестрокрылок М.Н. Кандыбиной (1977), идентификация рода *Bactrocera* (в работе указан как *Dacus*) осложнена тем, что в этой работе не решена проблема дифференциации родов *Bactrocera* и *Ceratitis*, личинки которых встречаются в сходной продукции, имеют сходные виды растений-хозяев, а в ряде случаев и сходные формальные морфологические признаки (например, *Ceratitis capitata* и *Bactrocera dorsalis*).

На данный момент имеются данные по филогении комплекса *B. dorsalis* на основании генов COI, nad4-3, CAD, ITS1, ITS2 (Boykin, 2013). *B. papayae* и *B. philippinensis* объединены с *B. dorsalis* s.s. на общем филогенетическом древе, так как имеют большое сходство генетических последовательностей, а представители вида *B. carambolae* образовали хорошо отличимую монофилетическую кладу. Для комплекса *B. dorsalis* характерен внутривидовой полиморфизм и высокая изменчивость молекулярных маркеров митохондриального гена COI и двух ядерных – EF-1 α и *period*, что осложняет дифференциацию и идентификацию видов (Leblanc, 2015).

Для рода *Bactrocera* в целом были проведены работы по молекулярной филогении на основании гена COI (Jamnongluk, 2003), генов 16S и rDNA (Zhang, 2010) и генов COI, 16S rRNA, COII, tRNA (Lys), tRNA (Asp) (Smith, 2002). Данные достоверны не во всех случаях, так как поддержки в узлах зачастую составляли менее 50%. У авторов имеются разногласия в определении монофилетичности или парафилетично-

сти рода *Bactrocera* и некоторых подродов, но на всех деревьях отображены четкие межвидовые различия, представители каждого подрода собраны в единую группу, аутгруппы самостоятельны и образуют отдельные клады.

Вид *Bactrocera dorsalis* представлен во всех трех работах (Smith, 2002; Jamnongluk, 2003; Zhang, 2010); виды одного комплекса *Bactrocera dorsalis* образуют одну кладу и входят в состав клады подрода *Bactrocera*.

Вид *Bactrocera cucurbitae* рассмотрен только в двух перечисленных работах (Jamnongluk, 2003; Zhang, 2010). По данным филогенетического анализа результатов исследований вид относится к подроду *Zeugodacus*.

Род *Rhagoletis* Loew включает около 65 известных видов, в том числе *Rhagoletis mendax*, *Rhagoletis pomonella* и *Rhagoletis cingulata*, которые входят в Единый перечень карантинных объектов стран-участниц Евразийского экономического союза.

Североамериканские виды рода *Rhagoletis* повреждают плоды яблони и вишни. Некоторые виды, например *Rhagoletis mendax*, встречаются на ягодниках *Vaccinium* spp. Эти виды в качестве потенциальных карантинных объектов (инвайдеров) создают высокий фитосанитарный риск для России.

Вид *Rhagoletis cingulata* родом из восточной части Северной Америки (Bush, 1966). Об инвазии этого вида в Европу впервые стало известно в 1983 г. (Lampe et al., 2005).

После проведения ревизии рода североамериканские виды *Rhagoletis* были разделены на пять групп видов (*pomonella*, *tabellaria*, *cingulata*, *suavis*, *ribicola*) (Bush, 1966).

Восточно-американская вишневая муха – *Rhagoletis cingulata* (Loew, 1862) (syn.: *Trypeta cingulata* Loew). Входит в комплекс видов *Rhagoletis cingulata*.

Поражает плоды вишни (*Prunus cerasus* L.) и черешни (*Prunus avium* (L.) L.). Вид распространен в Северной Америке и Европе (EPPO, 2018; White, Elson-Harris, 1992).

Черничная пестрокрылка – *Rhagoletis mendax* Curran, 1932. Входит в комплекс видов *Rhagoletis pomonella*.

Повреждает растения семейства вересковых (*Ericaceae* Juss.), в частности голубику узколистую (*Vaccinium angustifolium* Ait.) и голубику высокорослую (*Vaccinium corymbosum* L.).

Вид распространен в Северной Америке (юго-восток Канады, северо-восток США) (EPPO, 2001; White, Elson-Harris, 1992).

Яблонная муха – *Rhagoletis pomonella* (Walsh, 1867) (syn.: *Trypeta albiscutellata* Harris, 1835). Входит в комплекс видов *Rhagoletis pomonella*).

Повреждает плодовые культуры семейства Rosaceae Juss., в первую очередь яблоню (*Malus domestica* Borkh.), а также абрикос (*Prunus armeniaca* L.), черешню (*Prunus avium* (L.) L.), вишню (*Prunus cerasus* L.) и др.

Вид распространен в Канаде, Мексике, США (EPPO, 2018; White, Elson-Harris, 1992).

Идентификацию имаго и личинок осуществляют по определительным ключам (White, Elson-Harris, 1992; Korneev, 2017; Кандыбина, 1977; Carroll et al., 2006 и др.).

В работе М.Н. Кандыбиной (1977) описаны диагностические признаки рода, групп видов, но на видовом уровне из интересующих нас объектов дано описание личинок только вида *R. pomonella*, а для *R. cingulata* и *R. mendax* данные отсутствуют. Кроме того, следует отметить, что определение личинок зачастую не может быть проведено достоверно из-за нехватки материала (Кандыбина, 1977), так как для составления описания идентификационных признаков личинок вида *R. pomonella* были использованы несколько экземпляров, полученных из плодов боярышника.

Исследования по филогении видов *Rhagoletis* основаны на сравнении последовательностей COII и tRNA^{Leu} / COII 28 видов *Rhagoletis* и 6 видов других родов из семейства Tephritidae (Smith, Bush, 1997). Анализ данных показал, что род *Rhagoletis* не монофилетический. Североамериканские видовые группы образуют две клады, одна из которых состоит из групп видов *R. pomonella* и *R. tabellaria*, а другая – из групп видов *R. ribicola*, *R. cingulata* и *R. suavis*. Поддержки в узлах составляют зачастую менее 50%. Тем не менее виды *R. mendax* и *R. pomonella* входят в один комплекс видов *Rhagoletis pomonella*, а *R. cingulata* – в комплекс видов *Rhagoletis cingulata*. Аутгруппы образуют отдельные клады.

В другой работе (Hulbert, Smith, 2013) в обновленную филогению мтДНК североамериканского *Rhagoletis* включены дополнительные данные митохондриальной ДНК (COI и COII). Расширенный филогенетический анализ включает последовательности ядерного локуса (CAD), который ранее успешно использовался для изучения родственных связей у других представителей семейства Tephritidae. Результаты исследования, основанные на мтДНК, в значительной

степени совпадают с предыдущими работами, но обеспечивают дополнительное разрешение отношений некоторых видов. Например, полученные данные обеспечивают поддержку для группы видов *tabellaria* и группы видов *pomonella* в качестве сестринских.

Род *Myiopardalis* Bezzi включает один вид. Некоторые авторы считают *Myiopardalis* подродом рода *Carpomya* Costa (White, Elson-Harris, 1992; Кандыбина, 1977).

Дынная муха – *Myiopardalis pardalina* (Bigot, 1891) (syn.: *Carpomya pardalina* Bigot, 1891; *Carpomyia pardalina* Bigot, 1891; *Myiopardalis carpalina* Fletcher, 1920).

Личинки мух этого вида повреждают плоды семейства тыквенных (Cucurbitaceae), преимущественно дыню (*Cucumis melo* Blanco), в ряде случаев отмечались повреждения плодов арбуза (*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsumura et Nakai) и огурца (*Cucumis sativus* L.). Вид распространен в Палеарктике (EPPO, 2018; Korneev, 2017).

Данный вид входит в Перечень карантинных объектов для стран Евразийского экономического союза.

Идентификацию вида *Myiopardalis pardalina* морфологическими методами на стадии имаго и личинок 3-го возраста проводят по существующим определителям (Korneev, 2017; White, Elson-Harris, 1992; Кандыбина, 1977; Carroll et al., 2006 и др.). Следует отметить, что в работах по личинкам мух-пестрокрылок М.Н. Кандыбиной (1977) и В.А. Корнеева (Korneev, 2017) данный вид указан как *Carpomyia pardalina* Bigot, входящий в подрод *Myiopardalis* Bezzi рода *Carpomyia* Costa.

В настоящее время для *Myiopardalis pardalina* известна только последовательность митохондриального гена COI (GenBank, 2018). В GenBank есть 8 нуклеотидных последовательностей гена COI для данного вида.

Заключение

На основании анализа литературных данных мы можем сделать вывод, что основные проблемы при идентификации карантинных видов мух-пестрокрылок на данный момент состоят в следующем:

- 1) недостаточно полное исследование морфологии личинок – основной стадии развития мух-пестрокрылок, встречающейся в импортируемой растительной продукции;
- 2) неполнота существующих филогенетических схем;
- 3) небольшая достоверность (зачастую под-

держки составляют менее 50%) молекулярных филогенетических исследований, посвященных идентификации изучаемых объектов по некоторым митохондриальным и ядерным генам.

Таким образом, представляется необходимым проведение большего числа молекулярных исследований различных генов для каждого вида, причем желательно не только митохондриальных, но и ядерных.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 18-74-00035).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Камаев И.О. Идентификация личинок карантинных для Российской Федерации видов мух-пестрокрылок (Diptera, Tephritidae). // Карантин растений: наука и практика. 2017. № 4. С. 52–64 [Kamaev I.O. Identifikatsiya lichinok karantinnykh dlya Rossijskoj Federatsii vidov mukh-pestroкрылок (Diptera, Tephritidae). // Karantin rastenij: nauka i praktika. 2017. № 4. S. 52–64].
- Кандыбина М.Н. Личинки плодовых мух пестрокрылок. Л., 1977. 212 с. [Kandybina M.N. Lichinki plodovykh mukh pestroкрылок. L., 1977. 212 s.].
- Barr N.B., Copeland R.S., De Meyer M. Molecular diagnostics of economically important *Ceratitis* fruit fly species (Diptera: Tephritidae) in Africa using PCR and RFLP analyses // Bull. Entomol. Res. 2006. Vol. 96. N 5. P. 505–521.
- Barr N.B., McPherson B.A. Molecular phylogenetics of the genus *Ceratitis* (Diptera: Tephritidae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2006. Vol. 38. P. 216–230.
- Barr N.B. Pathway analysis of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) using mitochondrial DNA. // Journal of Economic Entomology. 2009. Vol. 102. N 1. P. 401–411.
- Boykin L.M. Multi-gene phylogenetic analysis of south-east Asian pest members of the *Bactrocera dorsalis* species complex (Diptera: Tephritidae) does not support current taxonomy // Journal of Applied Entomology. 2013. Vol. 138. P. 235–253.
- Bush G.L. The taxonomy, cytology, and evolution of the genus *Rhagoletis* in North America (Diptera, Tephritidae). // Bulletin of the Museum of Comparative Zoology. 1966. Vol. 134. P. 431–562.
- Carroll L.E., Norrbom A.L., Dallwitz M.J., Thompson F.C. Pest fruit flies of the world – larvae. 2004. Version: 13th September 2018. delta-intkey.com.
- Clark A.R., Armstrong K.F., Carmichael A.E., Milne J.R., Roderick G.K., Yeates D.K. Invasive phytophagous pests arising through a recent tropical evolutionary radiation: the *Bactrocera dorsalis* complex of fruit flies // Annual Review of Entomology. 2005. Vol. 50. P. 293–319.
- De Meyer M., Delatte H., Mwatawala M., Quilici S., Vaysières J-F., Virgilio M. A review of the current knowledge on *Zeugodacus cucurbitae* (Coquillett) (Diptera, Tephritidae) in Africa, with a list of species included in *Zeugodacus*. Resolution of Cryptic Species Complexes of Tephritid Pests to Enhance SIT Application and Facilitate International Trade // ZooKeys. 2015. Vol. 540. P. 539–557.
- Drew R., Hancock D. The *Bactrocera dorsalis* complex of fruit flies (Diptera: Tephritidae: Dacinae in Asia) // Bull. Entomol. Res. 1994. Suppl. 2. P. 68.
- Hulbert D., Smith J. Updating the phylogeny of *Rhagoletis*: Relationships of the North American species groups // Conference paper of Entomological Society of America. Annual Meeting. Ostin, 2013. [Poster presented at Conference...].
- Jamnongluk W., Baimai V., Kittayapong P. Molecular evolution of tephritid fruit flies in the genus *Bactrocera* based on the cytochrome oxidase I gene. // Genetica. 2003. Vol. 119(1). P. 19–25.
- Kamayev I.O., Galinskaya T.V. Apical tooth of the third-instar Medfly *Ceratitis capitata* (Wiedemann) larvae (Tephritidae) // 9th International Congress of Dipterology, Windhoek 2018, Abstract Volume. P. 128.
- Korneev V.A. The Carpomyini Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) of Europe, Caucasus, and Middle East: New Records of Pest Species, with Improved Keys. // Vestnik Zoologii. 2017. Vol. 12. P. 453–470.
- Leblanc L. A phylogenetic assessment of the polyphyletic nature and intraspecific color polymorphism in the *Bactrocera dorsalis* complex (Diptera, Tephritidae) // ZooKeys. Vol. 540. 2015. P. 339–367.
- Leblanc L. A Preliminary Survey of the Fruit Flies (Diptera: Tephritidae: Dacinae) of Bangladesh. // Proceedings of the Hawaiian Entomological Society. 2013. Vol. 45. P. 51–58.
- Schutze M.K. Synonymization of key pest species within the *Bactrocera dorsalis* species complex (Diptera: Tephritidae): taxonomic changes based on a review of 20 years of integrative morphological, molecular, cytogenetic, behavioural and chemoeological data // Systematic Entomology. 2015. Vol. 40. N 2. P. 456–471.
- Smith J.J., Bush G.L. Phylogeny of the genus *Rhagoletis* (Diptera: Tephritidae) inferred from DNA sequences of mitochondrial cytochrome oxidase II // Molecular Phylogenetics and Evolution. 1997. Vol. 7. N 1. P. 33–43.
- Smith P.T., Kambhampati S., Armstrong K.A. Phylogenetic relationships among *Bactrocera* species (Diptera: Tephritidae) inferred from mitochondrial DNA sequences // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2003. Vol. 26. P. 8–17.

- Smith P.T., McPherson B.A., Kambhampati S. 2002. Phylogenetic analysis of mitochondrial DNA supports the monophyly of Dacini fruit flies (Diptera: Tephritidae) // *Ann. Ent. Soc. Am.* Vol. 95. N 6. P. 658–664.
- Steck G.J., Ekesi S. Description of third instar larvae of *Ceratitis fasciventris*, *C. anonae*, *C. rosa* (FAR complex) and *C. capitata* (Diptera, Tephritidae). Resolution of Cryptic Species Complexes of Tephritid Pests to Enhance SIT Application and Facilitate International Trade // *ZooKeys*. 2015. Vol. 540. P. 443–466.
- Vargas R., Pinero J., Leblanc L. An Overview of Pest Species of *Bactrocera* Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) and the Integration of Biopesticides with Other Biological Approaches for Their Management with a Focus on the Pacific Region // *Insects*. 2015. Vol. 6. N 2. P. 297–318.
- Virgilio M., White I., De Meyer M. A set of multi-entry identification keys to African frugivorous flies (Diptera, Tephritidae) // *ZooKeys*. 2014. Vol. 428. P. 97–108.
- White I.M., Elson-Harris M.M. Fruit Flies of Economic Significance: Their Identification and Bionomics. CAB International. Oxon (UK). 1992. 601 p.
- Zhang B. Molecular phylogeny of *Bactrocera* species (Diptera, Tephritidae, Dacini) inferred from mitochondrial sequences of 16S rDNA and COI sequences. // *Florida Entomologist*. 2010. Vol. 93. N 3. P. 369–377.

Поступила в редакцию / Received 10.02.2019

Принята к публикации / Accepted 10.05.2019

THE CURRENT STATE OF DIAGNOSTIC METHODS FOR QUARANTINE SPECIES OF FRUIT FLIES (DIPTERA, TEPHRITIDAE) OF THE RUSSIAN FEDERATION AND THE EURASIAN ECONOMIC UNION

M.Yu. Arapova¹, I.O. Kamayev², T.V. Galinskaya³

This article summarizes the current state of the morphological and molecular methods for diagnosing representatives of the genera *Ceratitis*, *Bactrocera*, *Rhagoletis* and *Myiopardalis*, representing phytosanitary risk for the Russian Federation.

Key words: Diptera, Tephritidae, fruit flies, phylogeny, phytosanitary, plant quarantine, identification.

¹ Arapova Maria Yurievna, Department of Entomology, Biological Faculty, Moscow State University, Scientific and Methodological Department of Entomology, All-Russian Plant Quarantine Center (maria.yurevna@bk.ru); ² Kamayev Ilya Olegovich, Scientific and Methodological Department of Entomology, All-Russian Plant Quarantine Center (ilyakamayev@yandex.ru); ³ Galinskaya Tatyana Vladimirovna, Department of Entomology, Biological Faculty, Moscow State University, Scientific and Methodological Department of Entomology, All-Russian Plant Quarantine Center (nuha1313@gmail.com).

УДК 595.789:574.34(470.5)

О МЕХАНИЗМЕ МАССОВЫХ РАЗМНОЖЕНИЙ БОЯРЫШНИЦЫ *APORIA CRATAEGI* (L.) (LEPIDOPTERA, PIERIDAE) НА УРАЛЕ

С.А. Максимов¹, В.Н. Марущак², Л.М. Дорофеева³

Впервые описан механизм массовых размножений боярышницы на Урале. Под действием быстрых подъемов температур в первой половине июня, которые совпадают с началом роста коралловидных сосущих корней у древесных растений из сем. Rosaceae, у кормовых растений боярышницы может быть нарушено развитие нового поколения коралловидных корней. В результате у растений-хозяев боярышницы на 4 года (средний срок жизни сосущих корней у видов сем. Rosaceae) появляется дефицит коралловидных корней. Гусеницы боярышницы, питающиеся листвой растений-хозяев с недостаточным числом коралловидных корней, имеют повышенную выживаемость, что служит причиной роста численности вредителя. Насаждения кормовых пород с дефицитом коралловидных сосущих корней становятся очагами массового размножения. Образование очагов массового размножения связано с нарушением самых начальных этапов развития коралловидных корней. На юге Свердловской обл. средняя дата образования очагов массового размножения боярышницы – 13 июня.

Ключевые слова: виды деревьев и кустарников сем. Rosaceae, Урал, интродукция, насекомые-вредители, боярышница, коралловидные сосущие корни растений-хозяев, скачки температуры в первой половине июня, дефицит коралловидных корней у растений-хозяев, повышенная выживаемость гусениц боярышницы, вспышки массового размножения вредителя, 13 июня.

Розоцветные (Rosaceae) – одно из наиболее важных в практическом отношении семейств цветковых растений (Мамаев, Семкина, 1988), которому принадлежат как самые значимые плодовые пищевые культуры, так и многие декоративные растения (Мамаев, Семкина, 1988). Неудивительно, что виды семейства розоцветных издавна являются излюбленными объектами интродукции. На Урале с начала интродукционной работы введено в культуру около 200 видов деревьев и кустарников, относящихся к розоцветным (Мамаев, Семкина, 1988).

Интродуцированные виды растений нередко подвергаются нападению насекомых-вредителей. На Урале на древесных и кустарниковых породах из подсемейств Pomoideae и Prunoideae сем. розоцветных чаще всего дает вспышки массового размножения боярышница *Aporia crataegi* (L.). Так, во время вспышки численности боярышницы, имевшей место в 2008 и 2010 гг., в Ботаническом саду УрО РАН гусеницы филлофага в 2011–2013 гг. встречались на десятках интродуцированных ви-

дов из подсем. Pomoideae и Prunoideae, причем на некоторых из них с вредителем приходилось вести борьбу (Максимов, Марущак, 2012а).

Поскольку боярышница приносит вред только во время вспышек массового размножения, специалистам по защите растений важно понимать причины массовых размножений этого филлофага. В 2007–2018 гг. мы изучали причины вспышек численности боярышницы на Урале. В настоящей статье кратко описан механизм массовых размножений боярышницы, приведены данные, полученные на черемухе, так как черемуха на Урале – основная кормовая порода вредителя.

Материал и методика работы

Работу проводили в основном в южной части Свердловской обл. в 2007–2018 гг., однако наблюдения за динамикой численности филлофага велись нами в этом регионе с 1998 г. Отдельные наблюдения были сделаны также в Челябинской и Курганской областях. Цель работы заключалась в

¹ Максимов Сергей Алексеевич – науч. сотр. ФГБУН Ботанический сад Уральского отделения РАН, канд. биол. наук (valn-ma@yandex.ru); ² Марущак Валерий Николаевич – науч. сотр. ФГБУН Ботанический сад Уральского отделения РАН, канд. с.-х. наук (valn-ma@yandex.ru); ³ Дорофеева Людмила Михайловна – ст. науч. сотр. ФГБУН Ботанический сад Уральского отделения РАН, канд. биол. наук (ludmila.dorofeeva@botgard.uran.ru).

том, чтобы описать механизм массовых размножений боярышницы на Урале.

Методика работы включала:

мониторинг динамики численности вредителя; изучение погодных факторов, вызывающих образование очагов массового размножения боярышницы;

получение проб интактных корней растений-хозяев боярышницы в очаговых и неочаговых насаждениях;

ведение тщательных фенологических наблюдений на юге Свердловской обл. с параллельным изучением роста коралловидных сосущих корней у растений-хозяев;

составление таблиц выживания боярышницы в неочаговых и очаговых насаждениях;

изучение роли биотических факторов в динамике численности филлофага;

изучение по сходной методике механизмов массовых размножений экологических эквивалентов боярышницы – сосновой пяденицы *Bupalus piniarius* (L.) и видов летне-осенней группы вредителей растений (в частности, березы).

Ежегодные учеты численности боярышницы проводили по:

летающим имаго – на маршрутах в июне;

гусеницам – в зимних гнездах на модельных деревьях (общее число их составляло 15–20) в августе–октябре.

Погодные данные взяты в библиотеке Уральского территориального управления по гидрометеорологии и контролю окружающей среды. В 1998–2018 гг. на постоянных пробных площадях в Ботаническом саду УрО РАН ежегодно велись наблюдения за динамикой прогревания почвы в мае–июне. Пробы интактных корней черемухи получены в тех местах, где позволяли почвенные условия. Для составления таблиц выживания филлофага использовали невысокие деревья черемухи (до 2 м высотой), на которых через каждые 3–5 дней с момента нача-

ла питания и до стадии предкуколки проводили полный учет всех гусениц боярышницы.

Результаты и их обсуждение

Около пос. Двуреченск в Сысертском р-не Свердловской обл. в 2008 и 2015 гг. на постоянных пробных площадях нам удалось наблюдать начало вспышек численности боярышницы. В табл. 1 представлены результаты учета боярышницы по зимним гнездам в августе–сентябре 2008–2013 гг. на модельном дереве № 1 (небольшая черемуха около 4 м высотой, растущая на обочине дороги в 400 м от биостанции Уральского Федерального Университета в окрестностях пос. Двуреченск).

При анализе данных, приведенных в табл. 1, необходимо иметь ввиду, что очаги массового размножения боярышницы на Урале возникают около середины июня, а вредитель питается на кормовых растениях в мае (Максимов, Марущак 2012б). Поэтому в год образования очага летает имеющее межвспышечную численность поколение бабочек, развивавшихся на «неочаговых» кормовых растениях. На следующий год наблюдается более быстрое увеличение плотности популяции вредителя по сравнению со средним темпом роста его численности в данном очаге (табл. 1). Соответственно, в год окончания вспышки летает множество бабочек, откладывающих много яиц. Однако выживаемость гусениц, вышедших из этих яиц, намного ниже, чем на «очаговых» кормовых растениях (табл. 1, 2012). Получается, что, если учитывать боярышницу по зимним гнездам, график динамики численности вредителя оказывается смещенным на год по сравнению с аналогичными графиками у других филлофагов.

Под действием каких факторов начинаются вспышки массового размножения боярышницы? По нашим наблюдениям, у всех хвое-листогрызущих вредителей Евразии и Северной Америки очаги массового размножения возникают под действием погодных факторов (Максимов, Марущак,

Т а б л и ц а 1

Численность боярышницы на модельном дереве № 1 в окрестностях биостанции УрФУ в 2008–2013 гг.

Показатель	Год					
	2008	2009	2010	2011	2012	2013
Число зимних гнезд на модельном дереве	0	3	21	108	65	0
Число зимующих гусениц на дереве	0	90	630	3240	300	0

2015a). По мнению многих как отечественных, так и зарубежных исследователей, фактором, инициирующим вспышку массового размножения филлофагов, может быть засуха (Гримальский, 1977; Лямцев и др., 2000; Wattson, Naack, 1987; Huberty, Denno, 2004). Однако, по нашему мнению, такая точка зрения ошибочна (Максимов, Марущак, 2015a), что легко показать на примере боярышницы. Авторы, изучавшие экологию боярышницы, как правило, ничего не говорят о погодных факторах, вызывающих вспышки массового размножения этого филлофага (Ильинский, Тропин, 1965; Кузнецова, 2004; Baguette et al., 2000; Merrill et al., 2008; Jugovic et al., 2017a,b). По нашим данным, очаги массового размножения боярышницы образуются под действием быстрых подъемов температуры в первой половине июня (Максимов, Марущак, 2012a,b, 2013).

В основе образования очагов массового размножения хвое-листогрызущих вредителей лежит явление, которое до сих пор не было известно науке (Максимов, Марущак, 2012a,b; 2015a,b; Максимов и др., 2016). Оно заключается в том, что если у древесного растения начало массового роста определенной группы сосущих корней и ускоренный рост побегов совпадают по времени, а растение испытывает в этот момент водный стресс, то начальные фазы развития данной группы сосущих корней оказываются нарушенными. В результате данное поколение сосущих корней вырастает ослабленным или даже не вырастает совсем. Поскольку сосущие корни у наших древесных пород живут 4 года (Максимов, Марущак, 2009), на этот срок у кормовых растений филлофага возникает недостаток соответствующих сосущих корней. Личинки филлофага, питающиеся на кормовом

растении с дефицитом данной группы сосущих корней, имеют повышенную выживаемость, что служит причиной роста численности вредителя. Насаждения растения-хозяина с дефицитом данного типа сосущих корней становятся очагами массового размножения филлофага. В частности, в очагах массового размножения боярышницы у растений-хозяев не хватает коралловидных сосущих корней (Максимов, Марущак, 2012a,b; 2013).

Сосущими (поглощающими) тонкими корнями называются корни диаметром менее 1 мм, выполняющие у древесных растений основную работу по поглощению воды и минеральных веществ (Колесников, 1972; Thomas, 2003). Среди сосущих корней сосны выделяются коралловидные корни, которые нередко бывают похожи на кораллы (Орлов, Кошельков, 1971). Недостаток коралловидных корней у сосны вызывает массовое размножение сосновой пяденицы (Максимов и др., 2017). У черемухи и других древесных растений из сем. Rosaceae имеются утолщенные светлоокрашенные корни, приуроченные к верхним слоям почвы, которые начинают свой рост приблизительно в те же сроки, что и коралловидные корни у сосны (Максимов, Марущак, 2013). В дальнейшем мы будем называть эти корни черемухи коралловидными.

В июне 2008 г. сочетание погодных условий было типичным для ситуаций, вызывающих образование очагов массового размножения боярышницы (табл. 2). До 11 июня 2008 г. был довольно длительный период холодной погоды с низкими минимальными температурами; 11 июня 2008 г. прошел холодный дождь, а 11–13 июня произошел переход к высоким среднесуточным температурам (табл. 2). Резкий скачок температур 11–13 июня

Т а б л и ц а 2

Температура и осадки в окрестностях г. Сысерть 9–15 июня 2008 г.

Дата	Температура, °С			Осадки, мм
	средняя	максимальная	минимальная	
9.VI 2008	4,5	7,9	1,9	—
10.VI 2008	8,3	14,8	4,0	—
11.VI 2008	11,7	15,3	8,6	6,7
12.VI 2008	15,0	22,5	10,0	—
13.VI 2008	21,7	27,7	15,5	—
14.VI 2008	20,4	27,2	12,8	—
15.VI 2008	19,9	24,0	16,2	—



Рис. 1. Образцы intactных корней модельного дерева № 1 (окрестности биостанции УрФУ), взятые 17.V 2012 (а), 4.VI 2012 (б), 18.VIII 2012 (в). Стрелками показаны коралловидные корни

2008 г. и вызвал рост численности боярышницы в 2008–2011 гг. (табл. 1).

В мае 2012 г. на юге Свердловской обл. боярышницей были дефолированы заросли черемухи, а местами также яблони, рябины и других видов растений из подсем. *Romoideae* и *Prunoideae* сем. розоцветных. В частности, в окрестностях биостанции УрФУ вредитель дефолировал черемуху, яблоню и рябину. На модельном дереве № 1 гусеницы боярышницы к 17 мая 2012 г. полностью объели всю листву и погибли, не успев закончить развитие. У модельного дерева практически не было коралловидных корней (рис. 1, а). В 2008 г. погода, благоприятствующая началу всплеск численности боярышницы, наблюдалась во многих регионах Урала, и интенсивные очаги вредителя возникли в этом году от г. Ижевск до г. Тюмень с запа-

да на восток и от г. Верхотурье до г. Челябинск с севера на юг (~800×400 км).

В июне 2015 г. наблюдался также скачок среднесуточной температуры, который произошел немного позднее, чем в 2008 г. (табл. 3). В 2015 г. очаги массового размножения боярышницы на юге Свердловской обл. возникли вновь. На этот раз рост численности вредителя начался на черемухе и яблонях в сосновом лесу около г. Камышлов и в окрестностях биостанции УрФУ. В других местах на юге области мы не обнаружили увеличения численности боярышницы. После 2015 г. выживаемость гусениц боярышницы в окрестностях биостанции УрФУ была высокой только на кустах черемухи, находившихся под пологом соснового леса, а на открытых местах (например, на высоковольтной просеке, проходящей через лес)

Т а б л и ц а 3

Температура и осадки в окрестностях г. Сысерть 11–17 июня 2015 г.

Дата	Температура, °С			Осадки, мм
	средняя	максимальная	минимальная	
11.VI 2015	11,5	17,2	4,8	–
12.VI 2015	12,6	19,1	5,2	–
13.VI 2015	12,7	17,7	8,8	2,0
14.VI 2015	13,2	26,7	7,8	–
15.VI 2015	18,9	29,7	10,9	0,5
16.VI 2015	22,4	19,0	14,0	–
17.VI 2015	24,8	31,3	18,6	–

Т а б л и ц а 4

Численность гусениц боярышницы в 2017 г. на модельном дереве № 2 и на черемухах, растущих в сосновом лесу

Дата учета	Численность гусениц боярышницы, экз.	
	черемуха на просеке (модельное дерево № 2)	черемуха, растущая в сосновом лесу
5.V 2017	80	159
8.V 2017	30	166
13.V 2017	27	202
18.V 2017	3	205
23.V 2017	2	208
28.V 2017	0	–

в 2015–2018 гг. она оставалась на межвспышечном уровне (табл. 4). Такая разница в выживаемости гусениц боярышницы была связана с тем, что у черемух в сосновом лесу почти не было коралловидных корней (рис. 2, б), в то время как у черемух на высоковольтной просеке коралловидных корней было достаточно (рис. 2, а).

Мы провели учеты численности боярышницы на черемухе, растущей на высоковольтной просеке, которую мы называли модельным деревом № 2, и на четырех небольших черемухах, растущих рядом в сосновом лесу. Оказалось, что с момента выхода из зимних гнезд численность гусениц боярышницы на модельном дереве № 2 постоянно снижалась, и они заметно отставали в

росте по сравнению с гусеницами, питавшимися на черемухах в сосновом лесу.

Число гусениц боярышницы, обнаруженных на черемухе в сосновом лесу, постоянно возрастало (табл. 4)⁴. Здесь все гусеницы дожили до последнего возраста и расплозились для окукливания.

Кроме вспышек численности боярышницы, которые имели место в 2008 и 2015 гг., мы наблюдали за вспышками, начавшимися в 2010 г. в Екатеринбурге и некоторых других местах, а также вспышками, начавшимися около г. Камышлов в 2000 и 2003 гг. Судя по данным Н.С. Тураева (1964), в южных районах Свердловской обл. очаги массового размножения боярышницы возникали в

⁴ Число гусениц на черемухах в сосновом лесу возрастало потому, что более крупных гусениц легче обнаружить.



Рис. 2. Образцы intactных корней модельного дерева № 2 (а) и черемухи в сосновом лесу (б), взятые в конце мая 2017 г. на постоянной пробной площади в окрестностях биостанции УрФУ. Стрелками показаны коралловидные корни

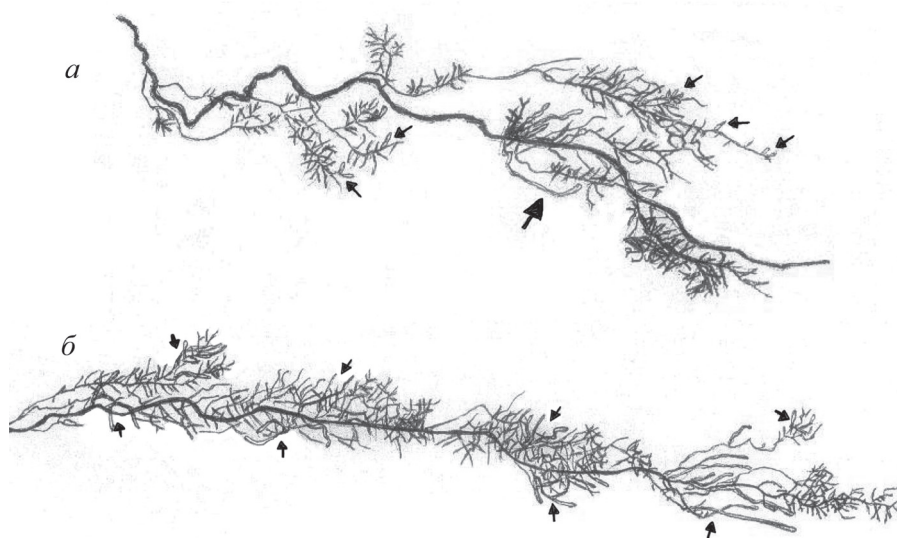


Рис. 3. Образцы intactных корней черемухи (модельное дерево № 1 в с. Б. Трифонове), взятые 1 июля (а) и 15 июля (б) 2018 г. Стрелками показаны коралловидные корни, большой стрелкой – коралловидные корни, выросшие до 2018

1950, 1960 и 1961 гг. Кроме того, они, вероятно, возникали и в 1994 г.

Во всех этих случаях годы начала всплеск численности боярышницы характеризуются скачками температуры в июне, подобными тем, что произошли в 2008 г. (табл. 1). При анализе погодных ситуаций, инициировавших всплески численности боярышницы, можно прийти к выводу, что образование очагов вредителя связано с первым жарким днем после перехода от прохладной к жаркой погоде, например 13 июня в 2008 г. (табл. 2) и 15 июня в 2015 г. (табл. 3). По многолетним наблюдениям,

день 13 июня оказался средней датой, когда на юге Свердловской обл. образуются очаги массового размножения боярышницы. По данным наших наблюдений, 13 июня – это средняя дата начала цветения чубушника обыкновенного *Philadelphus coronarius* (L.) в Ботаническом саду УрО РАН.

В 2008 г. чубушник начал цвести приблизительно 13 июня, а в очень теплом 2012 г. он зацвел 1 июня. У модельного дерева № 1 в окрестностях биостанции УрФУ 1 июня 2012 г. начали расти недостающие коралловидные корни (рис. 1). Необходимо отметить, что образцы сосу-

щих корней у модельного дерева № 1 были взяты 4 июня, когда они уже успели отрасти (рис. 1, б). На основании подобных наблюдений можно предположить, что образование очагов массового размножения боярышницы связано с самыми начальными фазами роста коралловидных сосущих корней у растений-хозяев, а следовательно, образование любого очага массового размножения боярышницы всегда связано с определенной датой.

Дальнейшие наблюдения подтвердили это предположение. Как показали исследования, у боярышницы просматривается определенная цикличность при образовании очагов массового размножения. Эта цикличность, как и у экологических эквивалентов боярышницы, сосновой пяденицы и видов летне-осенней группы вредителей березы, связана с цикличностью роста коралловидных корней у растений-хозяев. Цикличность динамики численности всех вышеперечисленных филлофагов обусловлена вспышками массового размножения в те годы, когда начинают рост многочисленные поколения коралловидных сосущих корней у их кормовых пород (Максимов, 2001). Цикл роста коралловидных корней у растений-хозяев вышеупомянутых филлофагов на юге Свердловской обл. составляет около 10 лет (Максимов, 2001). Поскольку последний раз интенсивная вспышка численности боярышницы в Свердловской обл. началась в 2008 г., наиболее высока вероятность начала следующей вспышки в 2018 г. Следовательно, в южной части Свердловской обл. в 2018 г. у растений-хозяев боярышницы должен был начаться рост многочисленных коралловидных сосущих корней.

В 2018 г. май и июнь на Урале были очень холодными. Фенологические фазы развития растений запаздывали по сравнению со среднесезонными значениями на 16–18 дней. В Ботаническом саду УрО РАН чубушник обыкновенный начал цвести только 28 июня. 1 июля 2018 г. мы взяли образцы интактных корней черемухи (модельное дерево № 1) в с. Большое Трифоново около г. Артемовский, на которой проводили наблюдения за боярышницей с 2011 г. Оказалось, что у модельного дерева в эти дни, как мы и ожидали, начало расти многочисленное поколение коралловидных сосущих корней (рис. 3, а, б).

Таким образом, средняя дата начала роста коралловидных корней у кормовых растений вреди-

теля совпадает со средней датой образования очагов массового размножения боярышницы. Кроме того, на примере боярышницы можно показать, что образование очагов массового размножения хвое-листогрызущих вредителей происходит в течение очень короткого промежутка времени (не более 1 ч)⁵.

Нередко высказывалось мнение, что вспышки массового размножения боярышницы затухают под действием паразитоидов и хищников на популяцию вредителя (Тураев, 1964). Изучение факторов динамики численности боярышницы показывает, что ни паразитоиды, ни хищники не оказывают никакого влияния на численность филлофага. Так, в 2012 г. только 3% куколок боярышницы на юге Свердловской обл. были заражены паразитоидами. Еще менее заметным (<1% причин смертности гусениц) было воздействие на популяцию филлофага хищников (хищных клопов и пауков).

Заключение

Приведенные в настоящей статье материалы позволяют сделать следующие выводы.

1. Каждая отдельная вспышка массового размножения боярышницы продолжается 4 года (табл. 1).

2. В очагах массового размножения боярышницы у кормовых растений не хватает коралловидных сосущих корней (рис. 1, 2), что вызывает повышение выживаемости гусениц филлофага (табл. 4).

3. Образование очагов массового размножения боярышницы происходит под действием резких подъемов температуры в июне на фоне предшествующей прохладной погоды (табл. 2, 3). Средняя дата образования очагов массового размножения боярышницы на юге Свердловской обл. – 13 июня.

4. Средняя дата начала вспышек массового размножения боярышницы совпадает со средней датой начала роста коралловидных корней у кормовых растений филлофага.

С помощью методов, описанных в настоящей статье, можно показать, что у любого из сотен видов грызущих филлофагов Евразии образование очагов массового размножения связано с определенной датой.

На Урале на черемухе дают вспышки массового размножения черемуховая горностаевая моль *Yponomeuta evonymella* (L.) и боярышница

⁵ Мы не рассматриваем этот вопрос в данной статье, так как для этого потребуются существенно увеличить ее объем.

(Максимов, Максимов, 2013). Механизм массовых размножений черемуховой моли был описан нами ранее (Максимов и др., 2016). Механизм вспышек численности, подобный тому, что наблюдается у черемуховой горностаевой моли, свойственен относительно небольшому числу видов. Так, из 10 главных вредителей сосны похожим механизмом массовых размножений на Урале обладают только монашенка *Lymantria monacha* (L.), сосновая совка *Panolis flammea* (Den. et Schiff.), рыжий сосновый пилильщик *Neodiprion sertifer* (Geoffr.). У всех этих видов очаги массового размножения возникают вскоре после схода снега, когда у растений-хозяев не хватает того или иного типа нитевидных сосущих корней. Все остальные вредители сосны на

Урале дают вспышки массового размножения под действием погодных условий, подобных тем, которые описаны в настоящей статье для боярышницы.

У этой группы вредителей очаги возникают от начала 3-й декады мая до середины июня, когда у кормовых растений не хватает коралловидных сосущих корней. Приблизительно 70% филлофагов Евразии имеют такой же тип механизма массовых размножений, что и у боярышницы. Данной группе филлофагов в той или иной степени свойственна цикличность динамики численности.

Чтобы не быть голословными, мы в дальнейшем планируем описать таким же образом еще несколько десятков механизмов массовых размножений грызущих филлофагов Урала.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Ботанического сада УрО РАН при поддержке программы фундаментальных научных исследований. Направление – 52. Биологическое разнообразие. Тема: «Теоретические и методологические аспекты изучения и оценки адаптации интродуцированных растений природной и культурной флоры». Номер государственной регистрации: АААА-А17-117072810010-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Гримальский В.И. О влиянии засух на массовое размножение хвоегрызущих насекомых // Экология. 1977. № 2. С. 94–96 [Grimal'skij V.I. O vliyaniy zasukh na massovoe razmnozhenie khvoegryzushchikh nasekomykh // Ekologiya. 1977. N 2. S. 94–96].
- Ильинский А.И., Тропин И.В. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое-листогрызущих вредителей в лесах СССР. М., 1965. С. 423–425 [Il'inskiy A.I., Tropin I.V. Nadzor, uchet i prognoz massovykh razmnozhenij khvoe-listogryzushchikh vreditel'ej v lesakh SSSR. M., 1965. S. 423–425].
- Колесников В.А. Методы изучения корневой системы древесных растений. 2-е изд. М., 1972. 152 с. [Kolesnikov V.A. Metody izucheniya kornevoj sistemy drevesnykh rastenij. 2-e izd. M., 1972. 152 s.].
- Кузнецова В.В. Боярышница (*Aporia crataegi* L.) в пригородных насаждениях г. Красноярска. Диссерт. на соискан. уч. степ. канд. биол. наук. Красноярск, 2004. 155 с. [Kuznetsova V.V. Boyaryshnitsa (*Aporia crataegi* L.) v prigorodnykh nasazhdeniyakh g. Krasnoyarska. Dissert. na soisk. uch. step. kand. biol. nauk. Krasnoyarsk, 2004. 155 s.].
- Лямцев Н.И., Исаев А.С., Зукерт Н.В. Влияние климата и погоды на динамику численности непарного шелкопряда в европейской России // Лесоведение. 2000. № 1. С. 62–67 [Lyamtsev N.I., Isaev A.S., Zukert N.V. Vliyanie klimata i pogody na dinamiku chislennosti neparnogo shelkopryada v evropejskoj Rossii // Lesovedenie. 2000. № 1. S. 62–67].
- Максимов С.А. Механизм массовых размножений летне-осенней группы вредителей березы // Лесопатологическая обстановка в лесном фонде Уральского региона. Екатеринбург, 2001. С. 105–120 [Maksimov S.A. Mekhanizm massovykh razmnozhenij letne-osennej grupy vreditel'ej breezy // Lesopatologicheskaya obstanovka v lesnom fonde Ural'skogo regiona. Ekaterinburg, 2001. S. 105–120].
- Максимов С.А., Марущак В.Н. Новый метод определения срока жизни сосущих корней у древесных пород // Ботанические сады в XXI в.: сохранение биоразнообразия, стратегия развития и инновационные решения. Белгород, 2009. С. 252–257 [Maksimov S.A., Marushchak V.N. Novyj metod opredeleniya sroka zhizni sosushchikh kornej u drevesnykh porod // Botanicheskie sady v XXI v.: sokhranenie bioraznoobraziya, strategiya razvitiya i innovatsionnye resheniya. Belgorod, 2009. S. 252–257].
- Максимов С.А., Марущак В.Н. Факторы динамики численности боярышницы // Экология России: на пути к инновациям. Межвуз. сб. науч. трудов. Вып. 6. Астрахань, 2012а. С. 157–163 [Maksimov S.A., Marushchak V.N. Faktory dinamiki chislennosti boyaryshnitsy // Ekologiya Rossii: na puti k innovatsiyam. Mezhvuz. sb. nauch. trudov. Vyp. 6. Astrakhan', 2012a. S. 157–163].
- Максимов С.А., Марущак В.Н. К причинам вспышек массового размножения боярышницы на Урале // Аграрный вестник Урала. 2012б. № 11. С. 28–30 [Maksimov S.A., Marushchak V.N. K prichinam vspyshek massovogo razmnozheniya boyaryshnitsy na Urale // Agrarnyj vestnik Urala. 2012b. № 11. S. 28–30].
- Максимов С.А., Марущак В.Н. К вопросу о механизме массовых размножений шелкопряда-монашенки в Центральной России // Бюл. МОИП. 2012в. Отд. биол. Т. 117. Вып. 6. С. 25–33 [Maksimov S.A., Marushchak V.N. K voprosu o mekhanizme massovykh razmnozhenij shelkopryada-monashenki v Tsentral'noj Rossii // Byul. MOIP. 2012v. Otd. biol. T. 117. Vyp. 6. S. 25–33].

- Максимов С.А., Марущак В.Н. О механизме вспышек массового размножения боярышницы // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере. Мат.-лы. докл. II Всероссийской конф. с междунар. участием. Сыктывкар, 2013. С. 137–138 [Maksimov S.A., Marushchak V.N. O mekhanizme vspyshek massovogo razmnzheniya boyaryshnitsy // Problemy izucheniya i okhrany zhivotnogo mira na Severe. Mat.-ly. dokl. II Vserossijskoj konf. s mezhdunar. uchastiem. Syktyvkar, 2013. S. 137–138].
- Максимов С.А., Марущак В.Н. О пригодных факторах, вызывающих вспышки массового размножения грызущих филлофагов // Евразийский Союз Ученых. 2015а. № 1. Ч. 2. С. 108–111 [Maksimov S.A., Marushchak V.N. O prigodnykh faktorakh, vyzyvayushchikh vspyskh massovogo razmnzheniya gryzushchikh fillofagov // Evrazijskij Soyuz Uchenykh. 2015a. № 1. Ch. 2. S. 108–111].
- Максимов С.А., Марущак В.Н. О механизме массовых размножений непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (Lepidoptera, Lymantriidae) в европейской части России // Бюлл. МОИП. 2015б. Отд. биол. Т. 120. Вып. 2. С. 28–37 [Maksimov S.A., Marushchak V.N. O mekhanizme massovykh razmnzhenij neparnogo shelkopryada *Lymantria dispar* (Lepidoptera, Lymantriidae) v evropejskoj chasti Rossii // Byull. MOIP. 2015b. Otd. biol. T. 120. Vyp. 2. S. 28–37].
- Максимов С.А., Марущак В.Н., Новоженев Ю.И. О механизме массовых размножений черемуховой горностаевой моли *Yponomeuta evonymella* (L.) (Lepidoptera, Yponomeutidae) // Бюлл. МОИП. 2016. Отд. биол. Т. 121. Вып. 6. С. 38–45 [Maksimov S.A., Marushchak V.N., Novozhenov Yu.I. O mekhanizme massovykh razmnzhenij chermukhovoju gornostaevoj moli *Yponomeuta evonymella* (L.) (Lepidoptera, Yponomeutidae) // Byul. MOIP. 2016. Otd. biol. T. 121. biol. Vyp. 6. S. 38–45].
- Максимов С.А., Марущак В.Н., Некрасова Л.С. К вопросу о механизме массовых размножений сосновой пяденицы (*Bupalus piniarius* L.) в лесной зоне Урала // Экология России: на пути к инновациям. Межвуз. сб. науч. трудов. Вып. 15. Астрахань, 2017. С. 14–22 [Maksimov S.A., Marushchak V.N., Nekrasova L.S. K vo-
- prosu o mekhanizme massovykh razmnzhenij osnovnoj pyadenitsy (*Bupalus piniarius* L.) v lesnoj zone Urala // Ekologiya Rossii: na puti k innovatsiyam. Mezhvuz. zb. nauch. trudov. Vyp. 15. Astrakhan', 2017. S. 14–22].
- Мамаев С.А., Семкина Л.А. Интродуцированные деревья и кустарники Урала (розоцветные). Свердловск, 1988. 105 с. [Mamaev S.A., Semkina L.A. Introdutsirovannye derev'ya i kustarniki Urala (rozotsvetnye). Sverdlovsk, 1988. 105 s.].
- Орлов А.Я., Кошельков С.П. Почвенная экология сосны. М., 1971. С. 28–71 [Orlov A.Ya., Koshe'kov S.P. Pochvennaya ekologiya sosny. M., 1971. S. 28–71].
- Тураев Н.С. Паразиты и их роль в подавлении массовых размножений боярышницы // Тр. Свердловского сельхоз. института. Свердловск, 1964. Т. 11. С. 331–335 [Turaev N.S. Parazity i ikh rol' v podavlenii massovykh razmnzhenij boyaryshnitsy // Tr. Sverdlovskogo sel'khoz. instituta. Sverdlovsk, 1964. T. 11. S. 331–335].
- Baguette M., Petit S., Queva F. Population spatial structure and migration of three butterfly species within the same habitat network: consequences for conservation // J. applied ecology. 2000. B. 37. N 1. P. 100–108.
- Huberty A.F., Denno R.F. Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis // Ecology. 2004. Vol. 85. N 5. P. 1383–1398.
- Mattson W.J., Haack R.A. The role of drought stress in provoking outbreaks of phytophagous insects // Insect outbreaks. N.Y., 1987. P. 365–407.
- Merril R.M., Gutierrez D., Levis O.T., Gutierrez J., Diez S.B., Wilson R.J. Combined effects of climate and biotic interactions on the elevation range of a phytophagous insects // Journal of animal ecology. 2008. B. 77. Vol. 1. P. 145–155.
- Jugovic J., Grando M., Genov T. Microhabitat selection of *Aporia crataegi* (Lepidoptera, Pieridae) larvae in a traditionally managed landscape // Journal of insect conservation. 2017. B. 21. Vol. 2. P. 307–318.
- Jugovic J., Crne M., Luznik M. Movement demography and behavior of a highly mobile species: a case study of the black veined white, *Aporia crataegi* (Lepidoptera, Pieridae) // European Journal of Entomology. B. 114. P. 113–122.
- Thomas P. Trees: their natural history. Cambridge, 2003. P. 78–87.

Поступила в редакцию / Received 22.03.2019

Принята к публикации / Accepted 22.05.2019

ON THE OUTBREAK MECHANISM OF BLACK-VEINED WHITE *APORIA CRATAEGI* (L.) (LEPIDOPTERA, PIERIDAE) IN THE URALS

S.A. Maximov¹, V.N. Marushchak², L.M. Dorofeeva³

In the article for the first time outbreak mechanism of black-veined white *Aporia crataegi* (L.) is described. Under the influence of sudden leaps of temperature in the first half of June, that coincide with the start of development of coral-shaped absorbing roots of the wood plants of Rosaceae, at the host plant of black-veined white can be disturbed the development of a new generation of coral-shaped absorbing roots. This cause the appearance of coral-shaped root de-

¹ Maximov Sergey Alekseevich, state budget institution of science Botanical garden of Ural Branch of RAS (valn-ma@yandex.ru);

² Marushchak Valery Nikolayevich, state budget institution of science Botanical garden of Ural Branch of RAS (valn-ma@yandex.ru);

³ Dorofeeva Lyudmila Mikhailovna, state budget institution of science Botanical garden of Ural Branch of RAS (ludmila.dorofeeva@botgard.uran.ru).

iciency in stands of black-veined white host plants that continues 4 years. Black-veined white caterpillars which feed on the wood plants of Rosaceae with deficiency of coral-shaped absorbing roots have increased rate of survivorship that cause increase of pest abundance. Rosaceae stands with deficiency of coral-shaped absorbing roots are becoming outbreak foci of the pest. Formation of black-veined white outbreak foci takes place in a very short period of time and is connected with disturbance of initial stages of development of coral-shaped roots. Average datum of black-veined white outbreak foci formation in the south of Sverdlovsk region is 13 June.

Key words: species of wood and shrub plants of Rosaceae, Urals, introduction, insect pests, black-veined white, coral-shaped absorbing roots of host plants, sudden leaps of temperature in first half of June, coral-shaped root deficiency at host plants, increased survivorship of black-veined white caterpillars, pest outbreak, 13 June.

Acknowledgement. Acknowledgement. This study was carried out within the framework of Botanical Garden of Ural Branch of RAS by the support of Fundamental Research Programme. Direction – 52. Biodiversity. Subject: „Theoretical and methodological aspects of investigation and assessment of adaptation of introductid plants of natural and cultural flora“. Number of State registration: AAAA-A17-117072810010-4.

УДК 595.76

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОТБОРА РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ ВИДОВ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ (INSECTA, COLEOPTERA) ДЛЯ КРАСНОЙ КНИГИ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ И ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО ЭТОЙ ТЕРРИТОРИИ

Н.Б. Никитский¹, И.О. Королькова²

Рассматриваются некоторые основные принципы отбора жесткокрылых для включения в 3-е издание Красной книги Московской области и их распределение по этой территории. Дан сравнительный анализ полученных данных как по сторонам света в исследуемом регионе, так и по типам ареалов, которые даются для каждого вида.

Ключевые слова: жесткокрылые, Московская область, Красная книга

Как известно, Московская обл. находится на территории четырех природных зон: юг тайги, смешанные леса, широколиственные леса и лесостепь. Особенности расположения Московской обл. накладывают определенный отпечаток на ее животный и растительный мир, который представляется весьма разнообразным и гетерогенным. Следует отметить, что на территории анализируемого региона, помимо широко распространенных транзональных видов, отмечено значительное число как бореальных, так и неморальных элементов.

Настоящая статья посвящена изучению самого многочисленного по видовому разнообразию отряда животного мира – жесткокрылых насекомых, или жуков (Coleoptera), поэтому следует сразу отметить, что их видовое разнообразие на данной территории составляет около 4000 видов. Среди них, конечно, доминируют виды с широким ареалами, такими как голарктический, трансевразиатский, траспалеарктический и т.д., хотя нами выделены около 200 ареалов. Из числа условных эндемиков Московской обл. нам известен только один сравнительно недавно описанный вид из семейства Corylophidae – *Orthoperus nikitskyi* Bowstead, 2000, который при изучении его распространения в перспективе, конечно, будет иметь значительно более широкий ареал. В настоящее время этот вид включен в дополнение к основному списку Красной книги Московской области (2018), объединяющее таксоны доволь-

но редких жуков, которые нуждаются в постоянном внимании как возможные претенденты для включения в основной список.

Отбор видов для этого издания мы проводили в основном с помощью индикаторного принципа поиска обитателей уязвимых местообитаний. Под уязвимыми местообитаниями понимались такие типы стадий, которые на сегодняшний день находятся в более или менее угрожаемом состоянии. К числу наиболее характерных из них могут быть отнесены редко встречающиеся старые дуплистые деревья, особенно дубы, в древесине дупел которых развивается множество разнообразных жуков, например, из семейства пластинчатых (Scarabaeidae: виды родов *Protaetia*, *Osmoderma*, *Gnorimus*). К этой категории местообитаний относятся также старые мало затронутые рубками участки леса, где отмечен такой уязвимый к антропогенному воздействию вид, как *Ceruchus chrysomelinus* (Lucanidae) – обитатель бурых древесных гнилей преимущественно елей и берез. Такие виды (например, *Carabus clathratus* и *C. menetriesi* из семейства Carabidae) встречаются и среди обитателей заболоченных ценозов, часто приуроченных к участкам верховых болот, которые, в первоначальном состоянии сохраняются далеко не везде. К числу обитателей влажных биотопов, преимущественно верховых болот, относится *Agonum ericeti* (Carabidae). К обитателям заболоченных участков, в том числе берегов водоемов,

¹ Никитский Николай Борисович – ст. науч. сотр. Зоологического музея МГУ имени М.В. Ломоносова, профессор, докт. биол. наук (nnikitsky@mail.ru); ² Королькова Ирина Олеговна – студентка Мытищинского филиала Московского государственного технического университета им. Н.Э. Баумана. (Irakorolkova2013@mail.ru).

относятся, безусловно, и виды рода *Chlaenius*. Хотя и не понятно, почему оба вида из Красной книги (*Ch. sulcicollis* и *Ch. costulatus*) и вместе с ними отчасти луговой *Carabus nitens* в последнее десятилетие исчезли или стали большой редкостью на анализируемой территории. В начале 2000-х годов они встречались в окрестностях ж.-д. ст. Анциферово, *Ch. costulatus* отмечался там на луговом участке в несколько заболоченных местах, которые за последнее десятилетие стали более сухими, что, возможно, и стало основной причиной его исчезновения в этом месте. Другой вид жувелиц – *Carabus nitens* – встречался тоже в окрестностях Анциферово, в основном в лесу по краям грунтовой проезжей дороги с травяным покровом. Вид обитал на этих травянистых участках, пока они были довольно протяженными, но исчез после расширения проезжей части дороги. Он, вероятно, предпочитает сырые участки, в том числе на лугах и близ канав на широких дорогах в лесу. Вид был довольно широко распространен на территории области до середины прошлого века, после чего стал заметно более спорадичен и редок, а к настоящему времени практически исчез. Во всяком случае, его находки из региона за последнее десятилетие нам не известны. Скорее всего, он очень чувствителен к изменениям почвенно-гидрологического режима и травяного покрова. Таким образом, как видно из последних примеров, лимитирующие факторы не всегда легко установить, но для сохранения вида в подобных случаях, нужно ориентироваться, в первую очередь, на оперативную охрану непосредственных мест его находок, а не типа биотопа, который не всегда до конца понятен. К числу довольно редко и спорадично встречающихся обитателей явно увлажненных местообитаний, в том числе берегов болот, прудов и озер, относится *Pterostichus aterrimus* (Carabidae). Единственное известное нам место, где он был недавно отмечен в значительном количестве – окрестности дер. Губино (г.о. Орехово-Зуево) на заболоченных участках близ стоячего водоема.

Конечно, в число малочисленных биотопов могут быть включены как луговые и полевые участки на черноземах лесостепи г.о. Серебряные Пруды, где обитают их более или менее индикаторные таксоны, такие как *Carabus sibiricus haeres* (Carabidae) и *Dorcadion holosericeum* (Cerambycidae). Интересно отметить, что в последние годы численность некоторых обитателей (например, *Aphodius bimaculatus*, Scarabaeidae) такого субстрата, как навоз, имеет стойкую тен-

денцию к снижению (вплоть до их полного исчезновения). Есть мнение, что это связано с резким уменьшением предпочитаемого данным видом помета. Применительно к указанному выше афодиусу снижение их численности связано, вероятно, с резким уменьшением в Московской обл. поголовья лошадей. Более сложным нам представляется объяснение особенностей распространения и динамики численности такого вида нвозников (Geotrupidae), как *Trypocopris vernalis*. Этот вид всегда считался довольно редким на территории центральной части Европейской России, а с 1974 и по 2017 г. вообще не встречался. Однако в июне 2018 г., а позже и на протяжении всего оставшегося лета и большей части осени, весьма значительная его популяция была обнаружена в окрестностях дер. Немки, Лотошинского р-на и, таким образом, совсем было исчезнувший вид появился вновь, причем в таком количестве, в каком прежде никогда не регистрировался в этом регионе. Вероятно, это связано с обилием лосинового навоза и, очевидно, рядом других, пока точно не определенных нами факторов, поскольку лось не столь уж редкое животное на территории Московской обл., чего нельзя сказать об указанном выше виде жуков. По данным европейских коллег, вид считается нередким на территории Европы западнее границ России, чего нельзя сказать о восточной части его ареала.

К категории обитателей крупных акваторий относится тоже редкий для Московской обл. вид – *Dytiscus latissimus* (Dytiscidae). Впрочем, следует указать, что встречается он иногда и в довольно небольших водоемах, но везде, как правило, довольно спорадичен и редок. И решить сколько-нибудь однозначно вопрос о том, какие факторы наиболее сильно лимитируют его численность довольно трудно, хотя, скорее всего, размер водоема и состав воды имеют при этом наибольшее значение.

Не обделены вниманием в Красной книге Московской области и фитофаги травянистых растений, но основной акцент здесь делался не на редкие кормовые растения этих видов, а на редкость и спорадичность развивающихся на них видах жуков. К этой группе относятся *Chrysolina eurina* (Chrysomelidae), *Phytoecia coerulea* (Cerambycidae), *Pseudomechoris aethiops* (Rhynchitidae). Это в основном обитатели южной части региона изучаемой фауны и лимитирует их распространение, скорее всего, сочетание микроклиматических и почвенных условий местности и наличия кормовых растений.

Среди спорадично и редко встречающихся ксилофильных лесных обитателей следует отметить, прежде всего, *Buprestis octoguttata* (Buprestidae), *Tragosoma depsarium* (Cerambycidae), *Erotides nasutus* (Lycidae) и *Phryganophilus ruficollis* (Melandryidae). Два первых вида – обитатели хвойных деревьев (преимущественно сосен), причем второй из указанных видов наиболее спорадичен и редок. Что же касается двух представителей семейств Lycidae и Melandryidae, оба они отмечены нами в довольно старых лесных массивах смешанных (*Erotides nasutus*), а также смешанных и широколиственных лесов с обязательным участием дуба (*Phryganophilus ruficollis*).

Такие ксилофильные виды, как *Rhagium sycophanta* и *Rutpela maculata* (Cerambycidae), находятся в Московской обл. на северной границе ареала. Первый из них очень редок и единичен, а второй местами нередок, но поскольку отмечен в старых широколиственных лесах в основном на дубе, сохранен в очередном издании Красной книги.

Характеризуя трофические связи жесткокрылых из Красной книги Московской области, отметим, что в нее включены хищники, миксофаги, фитофаги (широко), ксилофаги (включая потребителей древесины и коры на разных стадиях их разложения), сапро-мицетофаги, сапро-ксило-мицетофаги, сапро-ксилофаги, копрофаги, гербифаги, филлофаги (применительно не только к травянистым растениям), палинофаги, карпофаги и ризофаги.

Распределение 36 видов из Красной книги Московской области представляется следующим образом.

Сем. Carabidae – Жужелицы

1. *Cicindela sylvatica* Linnaeus, 1758

Известен нам с запада, востока, юго-востока и юга области. В последнее десятилетие – с востока области (г.о. Шатура).

Тип ареала – евро-сибирско-казахстанско-дальневосточно-переднеазиатский.

2. *Cylindera arenaria* (Fuessli, 1775)

Известен единично с юга, юго-востока и востока области, но в последнее десятилетие отмечен только на юго-востоке (г.о. Луховицы).

Тип ареала – евро-кавказско-казахстанско-сибирско-переднеазиатский.

3. *Cylindera germanica* (Linnaeus, 1758)

Был известен с севера, северо-запада, запада, юго-востока, юга и востока области, но в последнее десятилетие отмечался нами только в

южных, юго-восточных и восточных районах (Никитский, 2018).

Тип ареала – евро-кавказско-западно-центрально-азиатский.

4. *Calosoma inquisitor* (Linnaeus, 1758)

Известен нам с юга и юго-востока области. (Никитский, 2018).

Тип ареала – транспалеарктический (дизъюнктивный).

5. *Carabus clathratus* Linnaeus, 1760

Известен с севера, северо-запада, юга, юго-востока и востока области. В последнее десятилетие отмечался только на юго-востоке и востоке региона (Никитский, 2016).

Тип ареала – трансевразийский.

6. *Carabus menetriesi* Hummel, 1827

Известен с севера, запада, юго-востока, юга и востока области.

Тип ареала – евро-сибирский.

7. *Carabus nitens* Linnaeus, 1758

До 50-х годов XX в. был широко распространен по территории области, в предпоследнее десятилетие отмечался только на востоке области, в последнее десятилетие находок нами не отмечено.

Тип ареала – евро-сибирский.

8. *Carabus sibiricus* Fischer von Waldheim, 1820 (*sibiricus haeres* Fischer von Waldheim, 1823)

Известен нам только с крайнего юга области, а точнее в основном из лесостепи (г.о. Серебряные Пруды).

Тип ареала – восточноевро-кавказско-казахстанско-сибирско-переднеазиатский.

9. *Carabus violaceus* Linnaeus, 1758 (*violaceus aurolimbatus* Dejean, 1830)

Известен в конце XIX – начале XX в. с севера, запада, юго-запада и юго-востока области. Последняя находка (1987 г.), которая требует подтверждения, известна из окрестностей г. Зарайск.

Тип ареала – евро-кавказско-казахстанско-сибирский.

10. *Miscodera arctica* (Paykull, 1798)

В последнее десятилетие отмечался на юго-востоке и востоке области, а в 50-е годы XX в. единично указывался и для севера региона (Никитский, 2016).

Тип ареала – голарктический.

11. *Agonum ericeti* (Panzer, 1809)

Более 10 лет назад отмечался на севере (чаще), северо-западе, юге и востоке региона (Никитский, 2018).

Тип ареала – евро-сибирский.

12. *Pterostichus aterrimus* (Herbst, 1784)

Редко и спорадично, но отмечался на севере, западе, юго-востоке и востоке области. В последнее десятилетие – лишь в северных и восточных районах.

Тип ареала – евро-сибирско-североафриканский.

13. *Chlaenius costulatus* Motschulsky, 1859

Более десяти лет назад отмечался на западе, северо-востоке и востоке области. Но везде был спорадичен и редок. Сведения о его находках в регионе за последнее десятилетие отсутствуют.

Тип ареала – евро-сибирско-казахстанский.

14. *Chlaenius sulcicollis* (Paykull, 1798)

Достоверно известен по одной находке в 20-е годы XX в. в окрестностях Апрелевки, т.е. на юго-западе области.

Тип ареала – евро-сибирско-дальневосточно-переднеазиатский.

15. *Callistus lunatus* (Fabricius, 1775)

Был известен с запада, юго-востока и юга области. За последнее десятилетие – только с юга региона.

Тип ареала – западно-центрально-палеарктический.

16. *Ophonus stictus* Stephens, 1828

Отмечен для запада, юго-востока и юга области, для двух последних регионов в последнее десятилетие.

Тип ареала – евро-кавказско-западно-центрально-азиатский.

17. *Amara chaudierei* Schaum, 1858

Более 10 лет назад отмечался на северо-западе, западе, юго-востоке и юге области. По сборам в последнее десятилетие нам неизвестен.

Тип ареала – евро-кавказско-западно-центрально-азиатский.

Сем. Dytiscidae – Плавунцы18. *Dytiscus latissimus* Linnaeus, 1758

Более десяти лет назад был известен с севера, северо-запада, запада, юго-востока, юга и востока области. Сборы его в последнее десятилетие нам неизвестны.

Тип ареала – евро-кавказско-сибирско-среднеазиатский.

Сем. Geotrupidae – Землерои, или Навозники19. *Trypocopris vernalis* (Linnaeus, 1758)

В Московской обл. был известен по единичным находкам более 40 лет назад преимущественно с запада, примерно юго-запада и единич-

но юго-востока области. Но внезапно обнаружен в 2018 г. на северо-западе области в Лотошинском р-не (Никитский, 2018).

Тип ареала – евро-переднеазиатский.

Сем. Scarabaeidae – Пластинчатосые20. *Aphodius bimaculatus* (Laxmann, 1770)

Более 40 лет назад отмечался на севере, западе, примерно юго-западе и юге области, причем с наибольшим числом находок на севере. После указанного времени не регистрировался.

Тип ареала – евро-кавказско-казахстанско-сибирско-среднеазиатский.

21. *Protaetia marmorata* (Fabricius, 1792)

Довольно широко распространен по всей территории области.

Тип ареала – евро-сибирско-казахстанско-дальневосточный.

22. *Protaetia fieberi* (Kraatz, 1880)

Известен нам с юго-востока и юга области (Никитский, 2018).

Тип ареала – евро-кавказский.

23. *Protaetia speciosissima* (Scopoli, 1786) (= *P. aeruginosa* (Drury, 1770), sensu auct.; = *P. aeruginosa* (Medvedev, 1964))

Известен нам по единичным находкам только на юго-востоке области.

Тип ареала – евро-переднеазиатский.

24. *Gnorimus variabilis* (Linnaeus, 1758) (= *octopunctatus* (Fabricius, 1775))

Известен нам только с юго-востока области в лесном массиве близ Дровацкого канала.

Тип ареала – евро-переднеазиатский.

25. *Osmoderma barnabita* Motschulsky, 1845 (part = *eremita* (Scopoli, 1763), sensu auct.)

Известен нам только с юго-востока и юга области (Никитский, 2018).

Тип ареала – евро-кавказский.

Сем. Lucanidae – Рогачи

26. *Ceruchus chrysomelinus* (Hochenwarth, 1785)

Достоверно известен с северо-запада и севера области.

Тип ареала – евро-кавказско-сибирско-переднеазиатский.

Сем. Buprestidae – Златки27. *Buprestis octoguttata* Linnaeus, 1758

Известен с запада (по старым сборам), востока и единично юго-востока области.

Тип ареала – евро-кавказско-казахстанско-сибирско-переднеазиатский.

Сем. Lycidae – Лициды**28. *Erotides nasutus* (Kiesenwetter, 1874)**

Известен по очень немногим находкам с севера, юго-востока и юга области.

Тип ареала – восточноевро-сибирско-дальневосточный.

Сем. Melandryidae – Тенелюбы**29. *Phryganophilus ruficollis* (Fabricius, 1798)**

Известен нам с юго-востока, юга и востока области.

Тип ареала – евро-сибирско-дальневосточный.

Сем. Cerambycidae – Дровосеки**30. *Tragosoma depsarium* (Linnaeus, 1767)**

Известен с запада, северо-запада (старые находки) и востока области.

Тип ареала – евро-сибирско-дальневосточный.

31. *Rutpela maculata* Poda, 1761)

Известен всего по двум находкам с юго-востока области (Никитский, 2018).

Тип ареала – евро-кавказско-казахстанско-переднеазиатский.

32. *Rhagium sycophanta* (Schrank, 1781)

Известен с крайних юго-востока и юга области.

Тип ареала – евро-сибирский.

33. *Dorcadion holosericeum* Krynicki, 1832

Известен только с крайнего юга области (г.о. Серебряные Пруды).

Тип ареала – восточноевро-кавказско-казахстанский.

34. *Phytoecia coerulescens* (Scopoli, 1763)

Известен нам только с юго-востока и юга области.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета научно-исследовательского проекта «НИ Зоологического музея МГУ» (проект № АААА-А16-116021660077-3).

Тип ареала – западно-центрально-палеарктический.

35. *Chrysolina eurina* (Frivaldszky, 1883)

Известен нам с юго-востока, юга и востока области.

Тип ареала – евро-сибирский.

36. *Pseudomechoris aethiops* (Bach, 1854)

Известен нам с юго-востока и юга области.

Тип ареала – евро-кавказский.

Подведем итог распределению редких и исчезающих видов жесткокрылых, включенных в 3-е издание Красной книги Московской области (2018), с учетом разной ориентации по странам света. Наибольшее число видов (28 из 36) было отмечено на юго-востоке области (что составляет около 80% от их общего видового разнообразия). На юге региона отмечены 23 вида (т.е. около 65% всего видового состава), затем следует восток – 17 видов (около 50% видового состава), на западе обнаружены 15 видов (т.е. около 40% от видового состава), на севере – 13 видов. На северо-западе, северо-востоке и юго-западе обнаружены менее 10 видов. Из 23 типов ареалов, выделенных нами для 36 видов, общими для двух и более видов оказались семь: евро-кавказско-западно-центрально-азиатский (для трех видов), евро-кавказско-казахстанско-сибирско-переднеазиатский (для двух видов), евро-сибирский (для пяти видов), западно-центрально-палеарктический (для двух видов), евро-переднеазиатский (для трех видов), евро-кавказский (для двух видов), евро-сибирско-дальневосточный (для двух видов). Остальные типы ареалов характеризуют единичные виды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**[REFERENCES]**

Красная книга Московской области. 3-е изд. 2018. 808 с. [Krasnaya kniga Moskovskoj oblasti. 3-e izd. 2018. 808 s.].

Никитский Н.Б. Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Московской области. Ч. 1. М., 2018. 712 с. [Nikitsky N.B. Zhestkokrylye nasekomye (In-

secta, Coleoptera) Moskovskoj oblasti. Part. 1. М., 2016. 712 s.].

Никитский Н.Б. Отряд Жесткокрылые // Красная книга Московской области. 3-е изд. 2018. С. 216–251 [Nikitsky N.B. Otryad Zhestkokrylye // Krasnaya kniga Moskovskoj oblasti. 3-e izd. 2018. S. 216–251].

Поступила в редакцию / Received 25.03.2019
Принята к публикации / Accepted 22.05.2019

**SOME OF THE FEATURES OF A SELECTION OF RARE
AND ENDANGERED SPECIES OF THE BEETLES FOR THE RED
DATA BOOK OF THE MOSCOW REGION AND THEIR DISTRIBUTION
ACROSS THE TERRITORY**

N.B. Nikitsky¹, I.O. Korolkova²

Some basic principles of selection Coleoptera are considered to include to third edition the red data book of the Moscow region and their distribution on this territory. The comparative analysis of the obtained data as on the cardinal directions is given in the study region and types of area given for each species.

Key words: Coleoptera, Moscow region. Red book.

Acknowledgement. The study was carried out under state order to the «Zoological museum of Moscow University» (project № AAAA-A16-116021660077-3)

¹ Nikitsky Nikolaj Borisovich, Professor, Dr. of Biol., Zoological Museum of Moscow Lomonosov State University (nnikitsky@mail.ru); ² Korolkova Irina Olegovna, student of Mytishchi branch of Moscow state N.E. Bauman technical university (irakorolkova2013@mail.ru).

УДК 581.412+581.5

КОРНЕОТПРЫСКОВЫЕ РАСТЕНИЯ: ОБЗОР ВОЗМОЖНОЙ ПОВЕСТКИ

П.Ю. Жмылев¹, Г.А. Лазарева², О.В. Морозова³, И.В. Татаренко⁴

Корнеотпрыскость широко распространена среди двудольных растений. Однако различные стороны этого явления остаются до конца не ясными. В связи с этим в обзоре выделены следующие темы: таксономическое, морфологическое и экологическое разнообразие корнеотпрысковых растений, происхождение корнеотпрыскости и факторы образования корневых отпрысков. Особое внимание обращено на различия в подходах выделения группы «корнеотпрысковые растения».

Ключевые слова: корнеотпрысковые растения, корневые отпрыски, факторы корнеотпрыскости, разнообразие корнеотпрысковых растений, клональные растения.

Начало изучения корнеотпрысковых растений теряется в глубине веков. Впрочем, если следовать взглядам некоторых авторов (Holm, 1925; Del Tredecì, 1995; Malíková et al., 2010; Klimešová et al., 2017) и стартовать со второй половины XIX столетия, с работ Т. Ирмиша, Е. Варминга, В. Виттрока и М. Бейеринка, то и в этом случае результаты коллективного изучения корнеотпрыскости будут впечатлять. Общее число публикаций сегодня с трудом поддается даже приблизительной оценке. Составлены списки и разработана классификация корнеотпрысковых растений. Наконец самое главное – кардинально изменилась концепция корнеотпрыскости. Если вначале это явление воспринимали как чудачество природы или морфологическое уродство, а затем как регенерацию, то теперь его рассматривают как адаптацию к нарушаемым местообитаниям, как компенсаторную реакцию на повреждение особи или эффективную репродуктивную стратегию растений (Malíková et al., 2010; Martínková et al., 2015; Нотов, 2015; Klimešová et al., 2017, и др.). И все же вопросов пока гораздо больше, чем ответов. А вот что касается интереса к явлению «корнеотпрыскости», то он постепенно меркнет за блеском новомодных в ботанике направлений.

Все это и послужило причиной появления данного обзора, в котором мы выделили темы («повестка»), требующие широкого обсуждения. При этом для сокращения объема некоторые вопросы

пришлось только обозначить, а список литературы сократить до возможного минимума.

1. Основные понятия

Термин «корнеотпрысковые растения» кажется столь однозначным, что если и приводят его определение, то ограничиваются короткой фразой: «это растения, образующие корневые отпрыски». Между тем анализ многочисленных публикаций свидетельствует о том, что за этим скрываются разные представления относительно этой группы растений. Чтобы подчеркнуть это, мы выделили следующие варианты, условно называя их подходами.

Узкий подход. Корневые отпрыски (побеги) развиваются из придаточных почек на главном, боковых и/или придаточных корнях вторичного анатомического строения (Михайловская, 1981; Жмылев, и др., 2005; Тимонин, 2007). Такие почки у разных видов (или в разных случаях у одного того же вида) могут закладываться в перикле, феллогене, межпучковом камбии, паренхиме луба, наружных слоях коры или в каллусе пораженных корней (Peterson, 1975; Барыкина, 2000).

Широкий подход. К корнеотпрысковым растениям относят также и те, у которых придаточные почки закладываются только на гипокотиле (Rauh, 1937; Серебряков, 1952; Klimešová, Martínková, 2004, и др.). Очевидно, что развивающиеся из таких почек побеги в точном смысле

¹ Жмылев Павел Юрьевич – доцент кафедры геоботаники биологического факультета МГУ, докт. биол. наук (zhmylev@gmail.com); ² Лазарева Галина Александровна – доцент кафедры экологии и наук о Земле государственного университета «Дубна», канд. биол. наук (lazarevg@mail.ru); ³ Морозова Ольга Васильевна – вед. науч. сотр. лаборатории биогеографии Института географии РАН, канд. геогр. наук (olvasmor@mail.ru); ⁴ Татаренко Ирина Васильевна – ст. науч. сотр. УНБЦ Московского государственного Педагогического университета, докт. биол. наук (tulotis@yandex.ru).

не являются корневыми отпрысками (Барыкина, 1956). Однако граница между растениями только с гипокотиллярными побегами и растениями только с корневыми отпрысками нерезкая (рис. 1). В связи с этим иногда предполагают, что способность развивать побеги на боковых и придаточных корнях (корнеотпрыскость s. str.) формировалась постепенно через промежуточные формы от растений, у которых придаточные почки закладываются только на гипокотиле (Серебряков, 1952; Борисова, 1961)⁵.

Традиционный подход. С самого начала изучения корнеотпрыскости многие авторы рассматривают это явление очень широко, включая в него также образование побегов на корнях и корнеподобных структурах орхидных, подостемоновых (см. пункт 2) и растений-паразитов (Wittrock, 1884; Holm, 1925; Rauh, 1937; Серебряков, 1952; Groff, Kaplan, 1988; Нотов, 2015; Bartušková et al., 2017; Жмылев и др., 2017; и др.). В рамках такого подхода к корнеотпрысковым растениям иногда относят даже такие виды, как, например *Orthilia secunda* (L.) House и *Pyrola chlorantha* Sw. (Klimešová, 2007). В этих случаях за корневые отпрыски принимают первые побеги, поскольку их инициальные почки эндогенно закладываются на протосоме (проростке), сформировавшейся из корневого полюса зародыша. Между тем корнеотпрыскость s.str. у *O. secunda* и *P. chlorantha* отсутствует (Бобров, 2009)⁶.

В целом способность к образованию побегов на корнях у разных растений проявляется неодинаково. В связи с этим V.B. Wittrock (1884) и W. Rauh (1937) предложили выделить три формы корнеотпрыскости: облигатную, факультативную и регенерационную. Однако последняя форма может сочетаться с облигатной или факультативной корнеотпрыскостью. Поэтому в настоящее время обычно выделяют только две группы растений: облигатно-корнеотпрысковые и факультативно-корнеотпрысковые.

Облигатно-корнеотпрысковые растения. Развитие корневых отпрысков — неотъемлемое событие онтоморфогенеза особи или формирования клона.

Факультативно-корнеотпрысковые растения. Корневые отпрыски развиваются у растения после механического повреждения его

корней, надземных побегов (регенерационная корнеотпрыскость) или только в определенных экологических условиях. В действительности граница между этими двумя группами не такая уж и резкая (см. п. 6), как это следует из определений. Если не обращать внимание на это, а также на различия в подходах (см. выше), то необходимо признать, что факультативная корнеотпрыскость встречается в природе гораздо чаще облигатной формы. Например, почти у всех корнеотпрысковых деревьев умеренного климата корневые отпрыски образуются только после нарушения ствола (Del Tredici, 2001). Больше половины корнеотпрысковых растений Центральной Европы относятся к факультативно-корнеотпрысковым растениям (Klimeš et al., 1997).

2. Таксономическое разнообразие

К настоящему времени опубликованы несколько списков корнеотпрысковых растений (Wittrock, 1884; Rauh, 1937; Raju et al., 1966; Del Tredici, 1995, 2001; Klimešová, 2007; Bartušková et al., 2017; и др.). Почти все они носят региональный или более частный характер. Исключение составляет только публикация А.А. Нотова (2015), в которой осуществлена попытка предварительной оценки таксономического разнообразия корнеотпрыскости среди цветковых растений в целом. Кроме того, информацию о разнообразии корнеотпрысковых растений можно извлечь из «Флор» и специализированных баз данных (Голубев, 1996; Безделев, Безделева, 2006; Klimešová J., Klimeš, 2006; Жмылев и др., 2017; и др.). Правда, опираться на подобные источники следует осторожно по многим причинам, включая разный уровень достоверности данных и различия в подходе к обсуждаемому здесь явлению. Например, по подсчетам А.А. Нотова (2015) среди цветковых растений корнеотпрыскость известна у 273 видов из 161 рода и 61 семейства. Для Чехии это явление отмечено у 342 видов из 203 родов и 64 семейств (Bartušková et al., 2017). Оба списка основаны на традиционном подходе к корнеотпрыскости, но отличаются нюансами. При составлении первого не учтены подостеменные и растения-паразиты⁷, зато (и это важно) исключены сомнительные и неподтвержденные

⁵ Иногда к корнеотпрыскости относят и развитие побегов из спящих почек в комлевой части ствола.

⁶ Старые указания на корнеотпрыскость s.str. этих растений (Irmisch 1855a, Velenovský 1905–1907, цит. по: Bartušková et al., 2017) не подтверждены современными исследованиями.

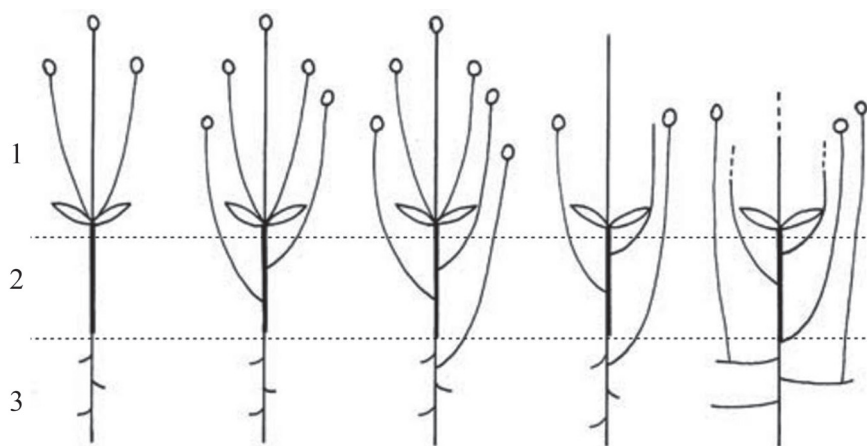


Рис. 1. Формы роста стержнекорневых и корнеотпрысковых s. l. видов р. *Euphorbia* (по: Rauh, 1937): 1 – надземные побеги, 2 – гипокотиль, 3 – корневая система

случаи факультативной корнеотпрысковости. Напротив, второй список охватывает не только растения-паразиты и растения с гипокотильными побегами, но и 156 видов, информация о корнеотпрысковости которых требует подтверждения. И все же, несмотря на подобные проблемы, следующие аспекты таксономического разнообразия корнеотпрысковости, кажется, лежат на поверхности.

Во-первых, явление корнеотпрысковости широко распространено только среди двудольных. По данным А.А. Нотова (2015), оно охватывает все подклассы Magnoliopsida системы А.Л. Тахтаджяна. К наиболее крупным по числу корнеотпрысковых видов семействам (не менее 10 видов) принадлежат Asteraceae, Rosaceae, Fabaceae, Scrophulariaceae и Euphorbiaceae. Во флоре Чехии к ним также относятся Brassicaceae, Plantaginaceae, Apiaceae и Violaceae (Bartušková et al., 2017).

Во-вторых, обычно не обсуждается вопрос, почему в одних таксонах корнеотпрысковость кажется чуть ли не нормой (напр., *Euphorbia*, *Linaria*, *Linum*, *Populus*), а в других – редка или вообще отсутствует. Исключений мало. Например, почти полное отсутствие корнеотпрысковых растений среди однодольных иногда связывают (Bartušková et al., 2017) с анатомическими особенностями их корней (см. Тимонин, 1995).

В третьих. По всей видимости, число корнеотпрысковых растений в региональных флорах обычно небольшое⁸. Так, при традиционном подходе к корнеотпрысковости доля таких ви-

дов во флоре Центральной Европы составляет около 10% (Klimešová et al., 2017). Примерно такого же значения она достигает и для флоры Чехии (Bartušková et al., 2017). При узком подходе величина этого показателя еще меньше: 2,1% для флоры Крыма (Голубев, 1996), 1,7% для флоры северной лесостепи Средней Сибири (Антипова, 2008). Естественно предположить, что видовое богатство корнеотпрысковых растений в значительной степени зависит от степени антропогенной нарушенности региона (см. п. 6).

Например, в Московской обл. произрастают 119 видов корнеотпрысковых растений (без учета видов с гипокотильными побегами), что составляет 5,5% всей ее флоры (Жмылев и др., 2017). При этом большая часть из них принадлежит к адвентивным растениям (73 вида). Доля аборигенных видов едва превышает одну треть (38,7%). Напротив, в Чехии большая часть корнеотпрысковых растений (69,5%) принадлежит к видам местной флоры (Bartušková et al., 2017).

И последнее. Понимание таксономического разнообразия корнеотпрысковости в целом неразрывно связано с решением вопроса о распространении этого явления среди однодольных и растений с корнеподобными структурами. Поскольку подробное обсуждение этого выходит за рамки данной статьи, то мы ограничимся только краткими замечаниями относительно подостемоновых и орхидных.

Podostemaceae. Это семейство относят к таксонам, для которых корнеотпрысковость считается типичным признаком (Klimešová, Martínková,

⁷ По устному замечанию А.А. Нотова эти растения следует рассматривать среди корнеотпрысковых.

⁸ Для большинства районов мира данные отсутствуют.

2004). На самом деле корнеподобное тело подостемоновых, на котором эндогенно закладываются почки, отличается от типичного корня цветковых растений. Именно поэтому было предложено именовать его «талломом», «таллоидом» или «таллом-корнем». Однако многие авторы считают, что название «корень» в данном случае более удобно или даже более адекватно (Cook et al., 2007). Последнее согласуется с результатами молекулярно-генетических исследований, которые позволяют предположить, что корнеподобное тело подостемоновых представляет собой сильно видоизмененные в результате адаптации к специфическим водным условиям гипокотиллярные корни, возникшие от типичных подземных корней их предков (Koi et al., 2006). Если это так, то необходимо учесть, что большинство подостемоновых представляют собой однолетники. Так что включение их в группу корнеотпрысковых растений влечет за собою признание того, что корнеотпрысковость встречается также среди водных растений (см. п. 7) и не всегда проявляет себя как способ вегетативного размножения (см. п. 5).

Orchidaceae. Среди однодольных корнеотпрысковость известна только в сем. Orchidaceae. В России встречаются 14 видов орхидных, у которых образуются или могут образовываться побеги на корнях (Вахрамеева и др., 2014). Немного меньше их во флоре Чехии (Bartušková et al., 2017) и Центральной Европы (Klimešová et al., 2017). Возможно, корнеотпрысковость в этом семействе – явление сравнительно редкое.⁹ Однако подтвердить это пока трудно. Кроме того, необходимо отметить еще два момента.

Во-первых, развитие придаточной почки у корнеотпрысковых орхидных может происходить, вероятно, разными способами: 1) из апикальной меристемы корня сразу или после формирования каллусообразного тела; 2) благодаря разделению верхушки корня на стеблевой и корневой апексы; 3) в «пазухе» бокового корня (Виноградова, 1996; Татаренко, 1996; Коломейцева, 2011; Вахрамеева и др., 2014).

Следует отметить, что только последний из этих вариантов напоминает корнеотпрысковость двудольных (см. п. 6).

Во-вторых, для некоторых групп орхидных интерпретация морфологической природы структуры, которая отодвигает почку возобновления от

материнской особи, затруднена. Это послужило причиной для введения специальных названий, таких как «дроппер», «синкер» или «столоновидный корень» (Pridgeon, Chase, 1995; Stern, 2014). По мнению И.В. Татаренко, столоновидная часть такой структуры объединяет в себе удлиненные гипоподий и первое междоузлие бокового побега, на котором образуется корневой клубень, имеющий разную форму у разных триб подсемейства Orchidoideae (Вахрамеева и др., 2014). Другие считают, что она может носить смешанный корне-стеблевой характер или вообще иметь корневую природу, как в случае представителей трибы Diurideae (Pridgeon, Chase, 1995; Stern, 2014).

3. Происхождение

По сравнению с цветковыми растениями в других группах ризофитов корнеотпрысковость вообще отсутствует (например, *Lycopodium* и *Equisetum*) или крайне редка. В частности, признается, что среди голосеменных образование корневых отпрысков встречается только у единичных видов из семейств Araucariaceae, Podocarpaceae и Taxodiaceae (Del Tredec, 1995, 2001 Bond, Midgley, 2003). Заметим, что детальные анатомические исследования проведены только в случае регенерационной корнеотпрысковости *Araucaria cunninghamii* (Burgows, 1990). Среди папоротников образование почек на корнях приводится для 34 видов из 12 родов. Причем половина из них – уховники (McVeigh, 1937). В силу такого характера таксономического распределения корнеотпрысковости и численного преобладания ее факультативной формы некоторые авторы полагают, что это свойство 1) относительно недавнее приобретение двудольных; 2) оно независимо и неоднократно возникало/исчезало в разных таксонах (Rauh 1937; Bond, Midgley, 2003; Klimešová, Martínková, 2004; Нотов, 2015; Klimešová et al., 2017). К сожалению, филогенетические данные пока мало помогают прояснить этот вопрос (Pausas et al., 2018). Что касается палеонтологических данных, то в настоящее время известна единственная находка корневых отпрысков *Notophytum kraussellii* из среднего триаса (245–230 млн л.н.), которая свидетельствует об очень раннем происхождении корнеотпрысковости у голосеменных

⁹ Ткани корней, особенно апексы, широко используют для искусственного клонирования орхидных даже тех видов, у которых образование корневых отпрысков в природе не известно.

(Decombeix et al., 2011). В этой связи необходимо отметить следующее.

1. Гетеротопии, подобные развитию побегов на корнях, встречаются у представителей и более древних групп. В частности, на ризоидах многих мохообразных развиваются «почки» или «клубни», которые выполняют функцию расселения или переживания неблагоприятных условий (Glime, 2017). Среди водорослей образование «бульбочек» (bulbils) на ризоидах или развитие из ризоидов таллома известно соответственно у видов *Chara* (The algae world, 2015) и *Bangia* (Boedeker et al., 2007) соответственно.

2. Механизм возникновения облигатной корнеотпрыскости неизвестен. Обычно прямо или косвенно указывают на мутации (Нотов, 2015). Однако преобладание по числу видов факультативно-корнеотпрысковых растений позволяет предполагать, что здесь может быть замешана так называемая «генетическая ассимиляция».¹⁰

4. Биоморфологическое разнообразие

Корневые отпрыски образуются у растений всех основных жизненных форм (деревья, кустарники, кустарнички, полукустарники, полукустарнички и травянистые многолетники). Корнеотпрыскость отмечена также среди двулетников и однолетников. Правда, по-видимому, у этих малолетних монокарпиков в большинстве случаев развиваются гипокотиллярные побеги (Latzel et al., 2009; Malíková et al., 2010; Bartušková et al., 2017; и др.). Примеров образования у них побегов на боковых корнях известно, кажется, очень мало (например, Серебряков, 1962). Более того, такие растения уже попадают в разряд вегетативных однолетников, как например, корнеотпрысковая форма *Rorippa palustris*¹¹ (Klimešová et al., 2007).

Видовое разнообразие корнеотпрыскости среди деревьев, кустарников, травянистых многолетников и других типов жизненных форм пока до конца не ясно¹². По мнению некоторых авторов, наиболее обычна корнеотпрыскость среди деревьев и кустарников (Holm, 1925; Klimešová J,

Klimeš, 2003). Например, в Центральной Европе больше половины (55%) корнеотпрысковых растений – это деревья, а доля травянистых многолетников составляет всего 39% (Klimešová et al., 2017). Однако в Московской обл. (Жмылев и др., 2017), напротив, среди корнеотпрысковых растений преобладают травянистые многолетники (63,9%), как в целом, так и в их аборигенной (64%) и адвентивной (63%) фракциях. Аналогичная ситуация и во флоре Чехии (Bartušková et al., 2017). Конечно, это сравнительно небольшие территории, а степень изученности этого явления везде разная. Наконец, кажется вполне очевидным, что биоморфологический спектр корнеотпрысковых растений в разных климатических зонах должен быть разным. Так, почти все корнеотпрысковые растения песчаных пустынь Средней Азии (Акыева, 1993) относятся к травянистым многолетникам (50%) и полудревесным биоморфам (40%). Предполагают, что корнеотпрыскость может быть широко распространенным явлением среди тропических деревьев (Hallé et al., 1978). Однако подтверждений этому пока очень мало (Vieira et al., 2006; Hayashi, Appezzato-da-Glória, 2009).

5. Основные черты

Очевидно, что в рамках традиционного подхода (см. п. 1) специфицировать корнеотпрысковые растения довольно сложно. Правда, если провести своеобразное голосование между публикациями в попытке выявить основные черты этой группы, то его результаты будут сводиться к следующему: это стержнекорневые клональные многолетники с горизонтальными корнями размножения.

Корневая система. Даже при узком подходе явление корнеотпрыскости охватывает как стержнекорневые¹³, так и придаточнокорневые растения (Барыкина, 1995, 1999). Впрочем, последних, скорее всего, немного. Например, по предварительной оценке, не более 10% облигатно-корнеотпрысковых травянистых многолетников аборигенной флоры Средней России относятся к группе придаточнокорневых растений. Это согласуется с результатами анали-

¹⁰ Иногда предполагают, что корнеотпрыскость микогетерофных растений может быть обусловлена грибами (Klimešová, 2007).

¹¹ Обычно растет как однолетник или двулетник.

¹² Исключение представляют однолетники, корнеотпрыскость у которых очень редка (Klimešová, Klimeš, 2006; Guerrero-Campo et al., 2006).

¹³ Имеется ввиду корневая система взрослых особей семенного происхождения.

за корневых систем 123 видов эродированных участков северо-востока Испании, которые свидетельствует о том, что способность к корнеотпрысковости сопряжена с наличием у растений крупного и долго сохраняющегося главного корня (Guerrego-Campo et al., 2006). Вероятно, поэтому некоторые отечественные ботаники относят корнеотпрысковые растения к группе стержнекорневых растений или считают, что они произошли от них.

Корни размножения. Название «корни размножения» вслед за его автором (Казакевич, 1922) обычно используют для обозначения горизонтальных корней с корневыми отпрысками (Василевская, 1957; Барыкина, 1958; Peterson, 1975; Жмылев и др., 2005). На самом деле придаточные почки могут закладываться не только на горизонтальных, но и на вертикальных корнях. При этом у многих, по крайней мере, облигатно-корнеотпрысковых растений, корни размножения в процессе своего развития изменяют направление роста с диагеотропного на геотропный, формируя так называемый «вторично-стержневой корень» будущего корневого отпрыска. Кроме того, необходимо отметить следующие аспекты «корней размножения»:

1. Хорошо известно, что в типе корень проявляет положительный геотропизм и отрицательный фототропизм. Однако у многих растений (и не только корнеотпрысковых) развиваются горизонтальные корни (Hallé et al., 1978; Михайловская, 1981; Coutts, 1989, и др.). Согласно современным представлениям, угол их отклонения от вертикали контролируется молекулярно-генетическими механизмами и изменяется в зависимости от освещенности, количества влаги и элементов минерального питания (Roychoudhry, 2017). Правда, у облигатно-корнеотпрысковых растений диагеотропный рост корней столь обычен, что эту черту иногда (Klimešová, Martínková, 2004) считают главной для всей группы.

2. Функционально корни размножения рассматривают как структуру, которая обеспечивает:

1) отодвигание корневого отпрыска от материнской особи при вегетативном размножении

(Барыкина, 2000) или вообще вегетативное размножение (Жмылев, Шипунова, 2009)¹⁴;

2) восстановление надземной биомассы¹⁵ или увеличение длительности жизни особи (Klimešová, Martínková, 2004);

3) запасание веществ;

4) корневое фуражирование (Roychoudhry, 2017; Klimešová et al., 2018).

Из этих функций только последняя вызывает вопросы. И не только в силу проблем интерпретации результатов в рамках концепции «фуражного поведения клональных растений» (McNickle et al., 2009), но и в силу почти полного отсутствия исследований корнеотпрысковых растений в этом аспекте (Martínková et al., 2018).

Клоны и многолетники. В многочисленных работах, посвященных клональным растениям, обычно не учитывают разнообразие корнеотпрысковости. Между тем при традиционном подходе эта группа включает растения, у которых если и могут образоваться клоны, то только в результате воздействия внешних факторов. Это в частности однолетние подостемоновые, многие растения паразиты¹⁶ и если не все, то большинство видов с гипокотиллярными побегами. Если ограничиться только облигатно-корнеотпрысковыми растениями s. str., то и они проявляют разнообразие не только по интенсивности вегетативного размножения, но и по продолжительности жизни особи. К сожалению, данных о долголетию «корней размножения» пока очень мало. Между тем именно перегнивание таких корней и обуславливает естественный распад корнеотпрыскового сложного индивидуума. По всей видимости, у деревянистых растений «корни размножения» могут жить очень долго, сохраняя связь между условными особями (деревьями) нескольких поколений (Adonsou et al., 2016).

А вот среди травянистых многолетников есть иные примеры. В частности, корни размножения у *Cirsium arvense* в среднем живут немногим более 1 года (Tilley, 2010; Leathwick, Bourdôt, 2012), у *Ajuga genevensis* редко достигают двух- или трехлетнего возраста (Елумеева, 2019), а у *Rorippa × anceps* перегнивают через несколько месяцев или, реже, через год (Ша-

¹⁴ Обычно вегетативное размножение происходит в результате обособления корневого отпрыска, а не корня; реже, как, например, у *Arachnitis uniflora* (Domínguez et al., 2006), обособляются клубневидные структуры корня.

¹⁵ В случае регенерационной корнеотпрысковости.

¹⁶ Например, большинство Balanophoraceae не образуют клонов (Hansen, Kubitzki, 2015), а паразитирующие на однолетниках *Orobanchae* размножаются только семенами (Advances ..., 1996).

балкина, Савиных, 2012). Эти примеры свидетельствуют о том, что среди корнеотпрысковых растений s.str., вероятно, хотя и редко, но встречаются вегетативные однолетники.

6. Факторы

Подавляющее большинство авторов связывают корнеотпрыскость с нарушениями целостности особи в результате воздействия экзогенных факторов (рис. 2). Прежде всего, это пожары, вырубка, пахота, эрозия почвы и т.п. (Rauh, 1937; Peterson, 1975; Del Tredici, 2001; Klimešová, Martínková, 2004; Guerrero-Campo et al., 2008; Hayashi et al., 2009; Malíková et al., 2010; Klimešová et al., 2017, и др.). Поскольку такие нарушения распространены широко, то возникает интригующий вопрос: «Почему так мало корнеотпрысковых растений?» (см. п. 2). Тем более, что число факторов корнеотпрыскости гораздо больше. Например, по данным B.R. Frey с соавторами (Frey et al., 2003) на заложение корневых почек у облигатно-корнеотпры-

скового *Populus tremuloides* влияют 10 факторов. Среди них наиболее важные – это соотношение гормонов (прежде всего ауксина и цитокинина), которое связано в частности с «апикальным доминированием» (напр., Wan et al., 2006), генотип и сезон вырубki¹⁷. На развитие же корневых отпрысков у этого растения влияют 14 факторов. Среди них наиболее важные – температура почвы, богатство почвы, освещенность, уровень запасных веществ в корне и генотип (Frey et al., 2003). К сожалению, природа корнеотпрыскости остается пока не до конца понятной. Если попытаться суммировать известные нам факты, то в самом общем виде можно утверждать, что образование корневых отпрысков контролируется комплексом взаимодействующих экзогенных и эндогенных факторов. При этом детали этого «комплекса», прежде всего экзогенных факторов¹⁸, в разных случаях могут быть разными. В такой ситуации мы ограничимся только теми замечаниями, которые с нашей точки зрения ка-

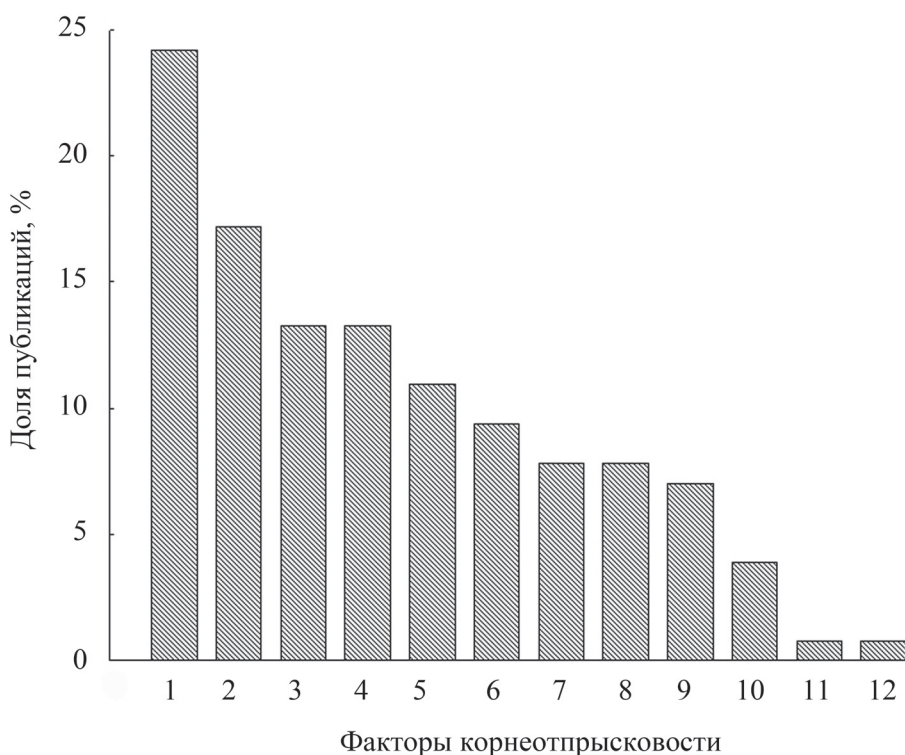


Рис. 2. Доля публикаций, в которых упоминаются факторы корнеотпрыскости: 1 – нарушения растения, 2 – гормональный контроль, 3 – нарушения местообитания, 4 – богатство почвы, 5 – температура почвы, 6 – генотип, 7 – влажность почвы, 8 – апикальное доминирование, 9 – запасные вещества в корне, 10 – обнажение корня, 11 – освещенность, 12 – конкуренция (проанализировано 128 публикаций)

¹⁷ Здесь и далее факторы перечислены в порядке уменьшения силы влияния согласно авторам.

¹⁸ К сожалению, при изучении влияния экзогенных факторов на корнеотпрыскость зачастую не разделяют заложение придаточной почки и развитие из нее корневого отпрыска.

жуются сейчас важными.

1) Способность к корнеотпрыскости зависит от генотипа, а степень ее проявления – от условий среды, жизненного состояния, возраста корней и растения в целом (Bates et al., 1988; Del Tredici, 1995; Klimešová, Martínková, 2004; Bond, Midgley, 2003; Martínková et al., 2015; Ikeuchi et al., 2016; Kareem et al., 2016). В результате даже у облигатно-корнеотпрысковых растений не всегда могут развиваться корневые отпрыски (Del Tredici, 1995; Kitamura et al., 2000; Eusemann et al., 2013). Это очевидно вносит дополнительные трудности в разграничении облигатной и факультативной форм корнеотпрыскости (см. п. 1).

2) Заложение почки в тканях или раневом каллусе корня невозможно без включения на первом этапе программы инициации бокового корня, которая впоследствии блокируется высоким уровнем цитокинина (Ikeuchi et al., 2016; Rossopoff et al., 2017)¹⁹. За этим, по-видимому, и скрывается ответ на вопрос «почему так мало корнеотпрысковых растений?». Скорей всего в случае нарушения целостности особи у большинства растений включается механизм, который исключает возможность перепрограммирования развития бокового корня на формирование почки. Это подтверждается данными о наличии эпигенетических механизмов, подавляющих регенерационный потенциал растения при его нормальном развитии (Ikeuchi et al., 2016).

3) У многих облигатно-корнеотпрысковых видов придаточные почки расположены как бы в «пазухе» бокового корня или около него (Серебряков, 1952; Лярская, 1957; Bakshi, Coupland, 1960; Bosela, Ewers, 1997; Tilley, 2010; Silva, 2017, и др.). Поскольку развитие бокового корня сопровождается разрывом тканей материнского корня («корня размножения»), то возможно, что корнеотпрыскость в этих случаях – это тоже результат повреждения.

4) Свет проникает в почву на глубину 1–5 см в зависимости от ее структуры (Tester, Morris, 1987; Mo et al., 2015, цит. по: Маслова, Головкин, 2017). Однако этот параметр обычно не учитывают при рассмотрении факторов корнеотпрыскости. Исключение составляет только «оголение» корня в результате эрозии почвы (Барыкина, 1958; Акыева, 1993, и др.). Между тем корни-размножения обычно растут горизонтально неглубоко от поверхности почвы. При этом, обладая рецепторами

света, проявляют отрицательный фототропизм в ответ на синий свет и положительный – на красный свет (Маслова, Головкин, 2017). Это позволяет предполагать, что проникновение света в почву может быть одним из основных экзогенных факторов корнеотпрыскости.

7. Экологическое разнообразие

К сожалению, эколого-ценотический облик группы «корнеотпрысковые растения» остается пока не вполне ясным (Серебряков, 1962; Klimešová et al., 2017, и др.). Кажется, что данных на сей счет накоплено уже много. Однако их совокупность проявляет черты односторонности (основной фактор – нарушения), разношерстности (например, разный подход к явлению) и противоречивости (экология корнеотпрыскости у разных видов). Это создает непреодолимые преграды для обобщений, и вынуждает нас ориентироваться на утверждения, концепции и результаты использования ценотических групп и экологических шкал.

Утверждения

Все высказывания относительно распространения корнеотпрысковых растений можно объединить в следующие две группы:

1. Корнеотпрысковые растения: а) широко распространены в природе или в большинстве экосистем мира; б) встречаются почти везде или спектр их местообитаний шире, чем у длиннокорневищных и столонообразующих растений (Михайловская, 1981; Klimeš, Klimešová, 1999; Pausas et al., 2018, и др.).

2. Явление корнеотпрыскости особенно широко распространено или корнеотпрысковые растения наиболее часто встречаются в степях, полупустынях, тундре и лесотундре (Серебряков, 1952; Барыкина, 2000; Батыгина, Васильева, 2002; Антипова, 2008).

К сожалению, все эти утверждения пока слабо обоснованы, а в случае тундровой зоны вообще не подтверждаются специальными исследованиями (Klimešová, Doležal, 2011; Klimešová et al., 2012). Так что в настоящее время однозначно можно утверждать только то, что корнеотпрыскость не встречается среди гидрофитов и очень редка среди болотных растений (Klimešová, de Bello, 2009; Sosnová et al., 2010; Жмылев и др., 2012).

¹⁹ Обычно предполагают, что одновременная экспрессия генов корня и побега на первых этапах развития корневой почки обусловлена происхождением корней от побегов или их общим происхождением в эволюции растений.

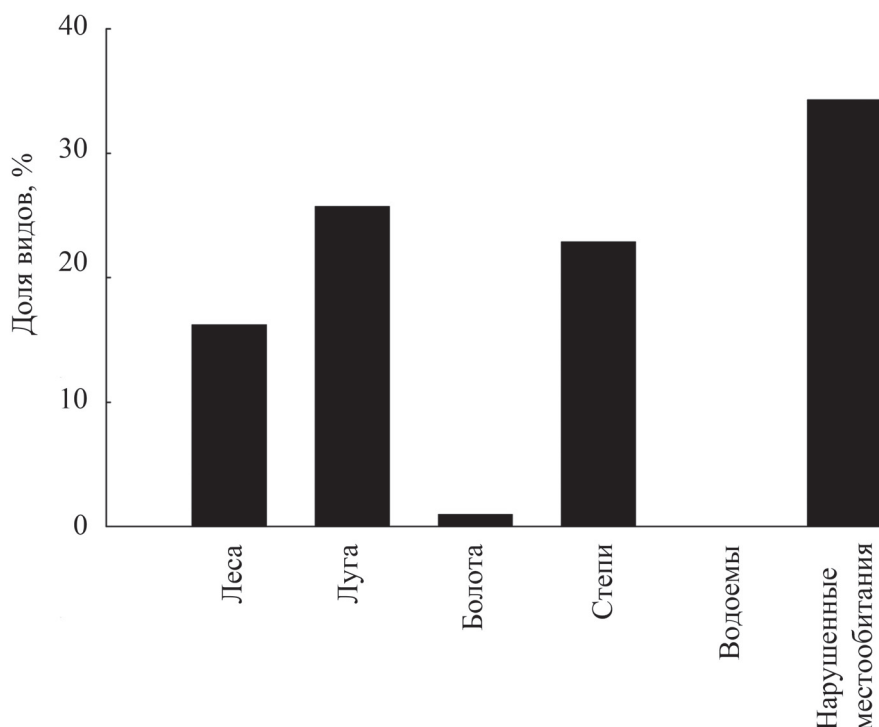


Рис. 3. Распределение облигатно-корнеотпрысковых аборигенных растений Средней России по местообитаниям (пояснения в тексте)

Концепции

Корнеотпрысковость обычно рассматривают как адаптацию к нарушениям (см. п. 6) или, реже, как один из способов фуражного поведения растений или конкуренции в условиях бедных экотопов (напр., Rasmussen, Kollmann, 2007; Roychoudhry, 2017; Klimešová et al., 2018). Следуя этим воззрениям, естественно предположить, что корнеотпрысковые растения должны часто встречаться: 1) в местах, подвергающихся нарушениям (например, поля, вырубки, эродированные склоны, пойменные леса), 2) в местообитаниях с гетерогенными (например, экотопы) или бедными почвами. Из этих вариантов только первый кажется реалистичным, поскольку подтверждается многочисленными исследованиями (см. п. 6). Причем речь идет не о любых нарушениях. Большинство авторов подчеркивают, что корнеотпрысковые растения тяготеют к тем местообитаниям, которые подвержены сильным воздействиям, таким как пожар, вырубка, пахота, затопление или эрозия почвы (Klimešová, Klimeš, 2003; Malíková et al., 2010; Klimešová et al., 2017, и др.). Скорей всего, это действительно так. Однако надо иметь в виду, что факультативная корнеотпрысковость

может быть индуцирована и сравнительно слабыми нарушениями (например, в результате повреждения корней почвенными организмами), а сильные нарушения могут напротив подавлять развитие корневых почек у облигатно-корнеотпрысковых растений (Bakshi, Coupland, 1960; Bosela, Ewers, 1997).

Ценоотические группы

По предварительным подсчетам на территории Средней России²⁰ произрастает 75 аборигенных видов с облигатной корнеотпрысковостью s.str. Поскольку многие из них встречаются в нескольких типах фитоценозов, то для выявления общей закономерности мы выделили 6 вариантов местообитаний (рис. 3), для каждого из которых подсчитали число встречающихся корнеотпрысковых видов исходя из их принадлежности к ценоотическим группам. При этом сорно-рудеральные сообщества, щебнистые склоны, песчаные наносы и аналогичные случаи мы объединили вместе как нарушаемые места («нарушенные м/о»), а все остальные варианты условно рассматривали как не нарушаемые местообитания. В результате оказалось, что на территории Средней России облигат-

²⁰Проанализирован видовой состав Тверской, Ивановской, Владимирской, Московской, Калужской, Рязанской, Тульской, Орловской, Курской, Липецкой, Воронежской областей и Республики Мордовия (Маевский, 2014).

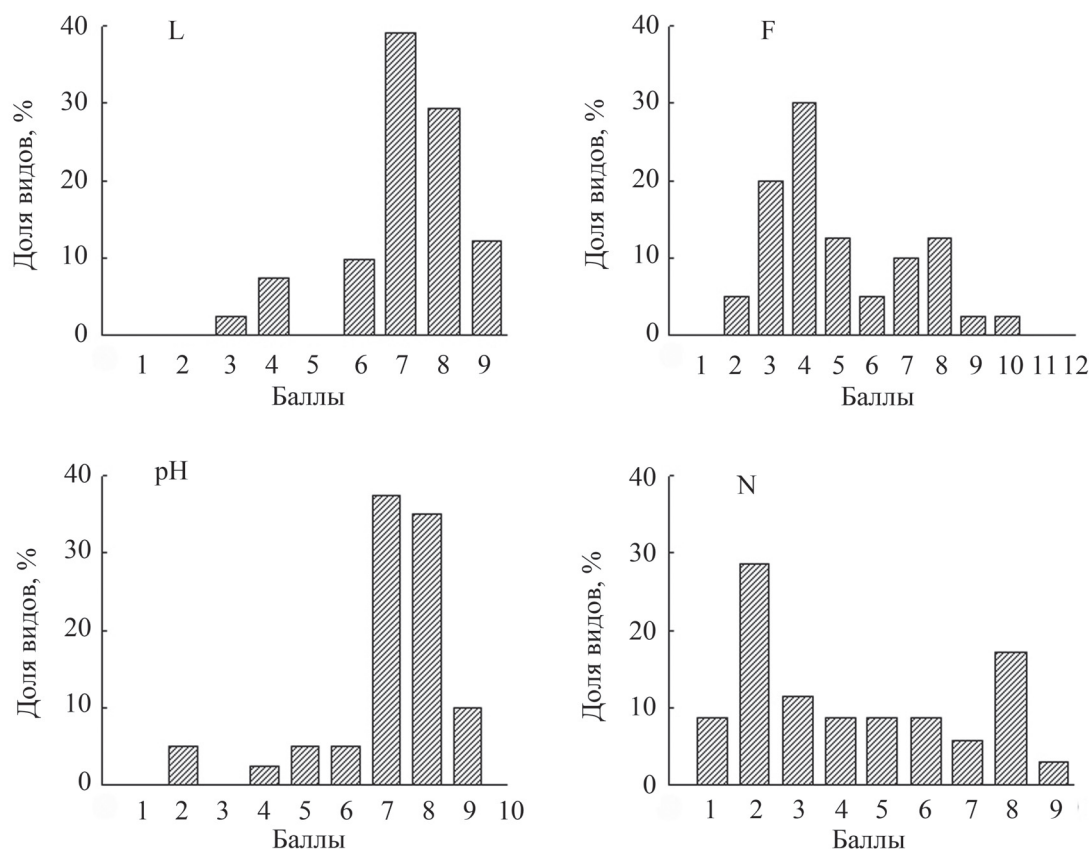


Рис. 4. Распределение облигатно-корнеотпрысковых аборигенных растений Средней России по экологическим шкалам Элленберга: L – освещенность, F – влажность почвы, pH – кислотность почвы, N – обеспечение минеральным азотом почвы. По горизонтальной оси указаны баллы соответствующей шкалы (1–12)

но-корнеотпрысковые растения отсутствуют в водных объектах и очень редки на болотах. Подавляющее их большинство (>80%) сосредоточено на открытых местах. Прежде всего, это нарушаемые местообитания, далее следуют луга и степи (рис. 3). В целом это соответствует как представлениям о факторах корнеотпрысковости (см. выше), так и данным по другим регионам с аналогичным климатом (Klimešová, Herben, 2015).

Экологические шкалы

Результаты использования экологических шкал (Ellenberg et al., 1991) для выяснения условий произрастания облигатно-корнеотпрысковых аборигенных видов Средней России, вероятно, позволяют считать, что синэкологический оптимум этой группы широкий (рис. 4). При этом в случае освещенности и кислотности почвы подавляющее большинство ее представителей тяготеет к условиям полного или почти полного освещения и к ме-

стообитаниям с некислыми почвами (суммарная доля видов с баллами 7–9 по этим шкалам составляет соответственно 80,5 и 82,5%).

Напротив, по отношению к влажности почвы и богатству минеральным азотом картина получилась размытой. Доля видов сухих мест (баллы 1–3) не превышает 25%. Остальные облигатно-корнеотпрысковые растения тяготеют к местообитаниям с более или менее увлажненной почвой вплоть до временно затопляемых мест (рис. 4). Это контрастирует не только с суждениями ряда авторов (см. выше), но и с данными для Центральной Европы (см. Klimešová, Herben, 2015) и лесостепей Средней Сибири (см. Антипова, 2008), согласно которым корнеотпрысковость наиболее обычна среди растений относительно сухих местообитаний²¹.

Что касается богатства почвы минеральным азотом, то облигатно-корнеотпрысковые аборигенные виды Средней России охватывают весь диапазон балльной шкалы (рис. 4). При этом можно выделить две группы:

²¹ Очевидно, что спектр балльных оценок не только по увлажнению, но и по другим экологическим факторам будет изменяться в зависимости от площади и зональной гетерогенности анализируемой территории.

1) растения бедных почв (баллы 1–2), суммарная доля видов 37,1%;

2) растения богатых почв (баллы 7–9), суммарная доля видов 25,7%.

Возможно, что с таким «бимодальным» распределением и связана противоречивость результатов изучения влияния уровня богатства почвы на корнеотпрыскость (Bates et al., 1988; Martínková et al., 2004; Klimešová, Martínková, 2004; Klimešová et al., 2009; Malíková et al., 2010; Landhäusser et al., 2010; Martínková et al., 2015; и др.).

Заключение

Рассмотренные выше темы, конечно, не охватывают всех аспектов корнеотпрыскости. Однако они ясно свидетельствуют о том, что группа «корнеотпрысковые растения» содержит

больше загадок, чем достоверно установленных закономерностей. По-видимому, пока можно утверждать следующее. Во-первых, корнеотпрыскость – редкое с флористической точки зрения явление, в таксономическом смысле широко распространенное среди двудольных растений. Во-вторых, основным фактором инициации корневых отпрысков являются нарушения s.l. (прежде всего это касается факультативной формы). В-третьих, придаточные почки на корнях могут закладываться по-разному и с участием разных тканей. Все остальное по большей части – это вопросы, ответы на которые затрагивают интересы специалистов разных направлений ботаники, включая, например, экологию и популяционную биологию. В этой связи мы смеем надеяться, что данный обзор послужит дополнительным стимулом к расширению исследований корнеотпрысковых растений.

Статья подготовлена по темам:

- 1) АААА-А16-116021660037-7 «Механизмы структурно-функциональной организации растительного покрова и рациональное природопользование» (П.Ю. Жмылев);
- 2) № 0148-2019-0007 «Оценка физико-географических, гидрологических и биотических изменений окружающей среды и их последствий для создания основ устойчивого природопользования» (О.В. Морозова).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Акыева М. Корнеотпрысковые растения песчаных пустынь Средней Азии и их роль в борьбе с опустыниванием: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ашгабат, 1993. 51 с. [Akyeva M. Korneotpryskovyye rasteniya peshchanykh pustyn' Srednei Azii i ikh rol' v borbe s opustynivaniem: Avtoref. dis. dokt. biol. nauk. Ashgabat, 1993. 51 s.].
- Антипова Е.М. Анализ жизненных форм северных лесостепей Средней Сибири // Вестн. КрасГАУ. 2008. № 2. С. 112–119 [Antipova E.M. Analiz zhiznennykh form severnykh lesostepei Srednei Sibiri // Vestn. KrasGAU. 2008. № 2. S. 112–119].
- Барыкина Р.П. Мнимо-корневые отпрыски ирги // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почв. 1956. № 6. С. 87–91 [Barykina R.P. Mnimo-kornevye otrpyiski irgi // Vestn. Mosk. un-ta. Ser. biol., pochv. 1956. № 6. S. 87–91].
- Барыкина Р.П. Особенности образования корневых отпрысков у белой акации (*Robinia pseudoacacia* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1958. Т. 63. Вып. 4. С. 57–71 [Barykina R.P. Osobennosti obrazovaniya kornevykh otrpyiskov u beloï akatsii (*Robinia pseudoacacia* L.) // Byul. MOIP. Otd. biol. 1958. T. 63. Vyp. 4. S. 57–71].
- Барыкина Р.П. Поливариантность способов естественного вегетативного размножения и расселения в семействе Ranunculaceae // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. Вып. 1. С. 53–64 [Barykina R.P. Polivariantnost' sposobov estestvennogo vegetativnogo razmnozheniya i rasseleniya v semeistve Ranunculaceae // Byul. MOIP. Otd. biol. 1995. T. 100. Vyp. 1. S. 53–64].
- Барыкина Р.П. Поллиморфизм корней и корневых систем в семействе Ranunculaceae // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. Вып. 3. С. 26–31 [Barykina R.P. Polimorfizm kornei i kornevykh sistem v semeistve Ranunculaceae // Byul. MOIP. Otd. biol. 1999. T. 104. Vyp. 3. S. 26–31].
- Барыкина Р.П. Сарментация / Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб., 2000. С. 302–305 [Barykina R.P. Sarmentatsiya / Embriologiya tsvetkovykh rastenii. Terminologiya i kontseptsii. T. 3. Sistemy reproduksii. SPb., 2000. S. 302–305].
- Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Размножение растений. СПб., 2002. 232 с. [Batygina T.B., Vasil'eva V.E. Razmnozhenie rastenii. SPb., 2002. 232 s.].
- Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений Российского Дальнего Востока. Владивосток, 2006. 296 с. [Bezdelev A.B., Bezdeleva T.A. Zhiznennyye formy semennykh rastenii Rossiiskogo Dal'nego Vostoka. Vladivostok, 2006. 296 s.].
- Бобров Ю.А. Грушанковые России. Киров, 2009. 137 с. [Bobrov Yu.A. Grushankovyе Rossii. Kirov, 2009. 137 s.].

- Борисова И.В. Биология и основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана / Растительность степей Северного Казахстана. М.; Л., 1961. С. 54–132 [Borisova I.V. *Biologiya i osnovnye zhiznennye formy dvudol'nykh mnogoletnikh travyanistykh rastenii stepnykh fitotsenozov Severnogo Kazakhstana* / *Rastitel'nost' stepei Severnogo Kazakhstana*. М.; Л., 1961. S. 54–132].
- Василевская В.К. Анатомия образования почек на корнях некоторых древесных растений // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 1. 1957. № 3. С. 5–21 [Vasilevskaya V.K. *Anatomiya obrazovaniya pochk na kornyakh nekotorykh drevesnykh rastenii* // *Vestn. LGU. Ser. biol. Vyp. 1. 1957. № 3. S. 5–21*].
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М., 2014. 437 с. [Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V. *Orkhidnye Rossii (biologiya, ekologiya i okhrana)*. М., 2014. 437 s.].
- Виноградова Т.Н. Ранние стадии развития тайника сердцевидного в природных условиях // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып 4. С. 82–92 [Vinogradova T.N. *Rannie stadii razvitiya tainika serdtsevidnogo v prirodnykh usloviyakh* // *Byul. Mosk. ob-va ispytat. prirody. Otd. biol. 1996. T. 101. Vyp 4. S. 82–92*].
- Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма. Ялта, 1996. 126 с. [Golubev V.N. *Biologicheskaya flora Kryma*. Yalta, 1996. 126 s.].
- Елумеева Т.Г. Живучка женовская // Биологическая флора Московской области. Вып. 17. 2019 (в печати). [Elumeeva T.G. *Zhivuchka zhenevskaya* // *Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti*. Vyp. 17. 2019 (v pechati)].
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпукхина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М., 2005. 256 с. [Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.E., Karpukhina E.A., Balandin S.A. *Biomorfologiya rastenii: illyustrirovannyi slovar'*. М., 2005. 256 s.].
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Морозова О.В. Биоморфологическое разнообразие растений Московской области. Дубна, 2017. 325 с. [Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.E., Morozova O.V. *Biomorfologicheskoe raznoobrazie rastenii Moskovskoi oblasti*. Dubna, 2017. 325 s.].
- Жмылев П.Ю., Леднев С.А., Щербakov А.В. Биоморфология водных растений: проблемы и подходы к классификации жизненных форм / Леонид Васильевич Кудряшов: Ad memorium: Сборник статей. М., 2012. С. 101–128 [Zhmylev P.Yu., Lednev S.A., Shcherbakov A.V. *Biomorfologiya vodnykh rastenii: problemy i podkhody k klassifikatsii zhiznennykh form* / Leonid Vasil'evich Kudryashov: *Ad memorium: Sbornik statei*. М., 2012. S. 101–128].
- Жмылев П.Ю., Шипунова А.Г. Вегетативно-размножение: несущественные мелочи? // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114. Вып. 4. С. 3–11 [Zhmylev P.Yu., Shipunova A.G. *Vegetativnoe razmnozhenie: nesushchestvennye melochi?* // *Byul. MOIP. Otd. biol. 2009. T. 114. Vyp. 4. S. 3–11*].
- Казакевич Л.И. Материалы к биологии растений Юго-Востока России. I. Главнейшие типы вегетативного возобновления и размножения травянистых многолетников // Изв. Саратов. с.-х. опыт. станции. 1922. Т. 3. Вып. 3, 4. С. 99–117 [Kazakevich L.I. *Materialy k biologii rastenii Yugo-Vostoka Rossii. I. Glavneishie tipy vegetativnogo vozobnovleniya i razmnozheniya travyanistykh mnogoletnikov* // *Izv. Sarat. s.-kh. opyt. stantsii. 1922. T. 3. Vyp. 3, 4. S. 99–117*].
- Колосов Г.Л. Особенности адаптивной реитерации у орхидных в оранжерейных условиях // Науч. ведомости. Сер. Естеств. науки. 2011. № 3. С. 145–151 [Kazakevich L.I. *Materialy k biologii rastenii Yugo-Vostoka Rossii. I. Glavneishie tipy vegetativnogo vozobnovleniya i razmnozheniya travyanistykh mnogoletnikov* // *Izv. Sarat. s.-kh. opyt. stantsii. 1922. T. 3. Vyp. 3, 4. S. 99–117*].
- Ляская Р.П. Образование придаточных почек на корнях яблони // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол. 1957. № 4. С. 53–62 [Lyarskaya R.P. *Obrazovanie pridatochnykh pochk na kornyakh yabloni* // *Vestn. Mosk. un-ta. Ser. Biol. 1957. № 4. S. 53–62*].
- Маслова С.П., Головкин Т.К. Тропизмы подземных побегов – столонов и корневищ // Журн. общ. биол. 2017. Т. 78. С. 47–60 [Maslova S.P., Golovko T.K. *Tropizmy podzemnykh pobegov – stolonov i kornevisch* // *Zhurn. obshch. biol. 2017. T. 78. S. 47–60*].
- Михайловская И.С. Корни и корневые системы растений. М., 1981. 136 с. [Mikhailovskaya I.S. *Korni i kornevye sistemy rastenii*. М., 1981. 136 s.].
- Нотов А.А. Гомеозис и надежность репродуктивных систем модульных организмов // Известия РАН. Сер. биол. 2015. № 3. С. 248–257 [Notov A.A. *Gomezis i nadezhnost' reproduktivnykh sistem modul'nykh organizmov* // *Izvestiya RAN. Ser. biol. 2015. № 3. S. 248–257*].
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 390 с. [Serebryakov I.G. *Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rastenii*. М., 1952. 390 s.].
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., 1962. 377 с. [Serebryakov I.G. *Ekologicheskaya morfologiya rastenii. Zhiznennye formy pokrytosemennykh i khvoynykh*. М., 1962. 377 s.].
- Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 206 с. [Tatarenko I.V. *Orkhidnye Rossii: zhiznennye formy, biologiya, voprosy okhrany*. М., 1996. 206 s.].
- Тимонин А.К. Почему до сих пор не описан процесс вторичного утолщения в корнях однодольных? К вопросу о роли структурных запретов в эволюции // Бот. журн. 1995. № 2. С. 12–20 [Timonin A.K. *Pochemu do sikh por ne opisan protsess vtorichnogo utolshcheniya v kornyakh odnodol'nykh? K voprosu o roli strukturnykh zapretov v evolyutsii* // *Bot. zhurn. 1995. № 2. S. 12–20*].
- Тимонин А.К. Ботаника. Т. 3. Высшие растения. М.,

2007. 352 с. [Timonin A.K. Botanika. T. 3. Vysshie rasteniya. M., 2007. 352 s.].
- Шабалкина С.В., Савиных Н.П. О корнеотпрысковой жизненной форме *Rorippa × anceps* (Wahlenb.) Reichenb. (Brassicaceae) // Вестн. ТГУ. Мед.-биол. науки. 2012. № 6. С. 118–122 [Shabalkina S.V., Savinykh N.P. O korneotpryskovoi zhiznennoi forme *Rorippa × anceps* (Wahlenb.) Reichenb. (Brassicaceae) // Vestn. TGU. Med.-biol. nauki. 2012. № 6. S. 118–122].
- Adonsou K.E., DesRochers A., Tremblay F., Thomas B.R., Isabel N. The clonal root system of balsam poplar in upland sites of Quebec and Alberta // Ecol. Evol. 2016. Vol. 6. P. 6846–6854.
- Advances in parasitic plant research. Andalucia, Dir. Gen. Invest. Agr. Cordoba, Spain, 1996. 477 p.
- Bakshi T.S., Coupland R.T. Vegetative propagation in *Linnaria vulgaris* // Can. J. Bot. 1960. Vol. 38. P. 243–249.
- Bartušková A., Malíková L., Klimešová J. Checklist of root-sprouters in the Czech flora: mapping the gaps in our knowledge // Folia Geobot. 2017. Vol. 52. P. 337–343.
- Bates P.C., Blinn C.R., Alm A.A. Factors affecting the regeneration of quaking aspen: A literature review / Minn. Agric. Exp. Stn., Univ. Minn., St. Paul, Minn. Stn. Bull. 587–1988. 1988. 13 p.
- Boedeker C., Farr T.J., Nelson W.A. Unusual rhizoidal development in *Bangia* (Bangiales, Rhodophyta) – Another form of vegetative reproduction? // Algae. 2007. Vol. 22. P. 31–36.
- Bond W., Midgley J.J. The evolutionary ecology of sprouting in woody plants // Int. J. Plant Sci. 2003. Vol. 164. P. 103–114.
- Bosela M.J., Ewers F.W. The mode of origin of root buds and root sprouts in the clonal tree *Sassafras albidum* (Lauraceae) // Am. J. Bot. 1997. Vol. 84. P. 1466–1481.
- Burrows G.E. Anatomical aspects of root bud development in hop pine (*Araucaria cunninghamii*) // Austral. J. Bot. 1990. Vol. 38. P. 73–78.
- Cook C.D.K., Rutishauser R. Podostemaceae / The families and genera of vascular plants. Vol. 9. Berlin, 2007. P. 304–344.
- Coutts M.P. Factors affecting the direction of growth of tree roots // Ann. Sci. Forest. 1989. Vol. 46. P. 277–287.
- Decombeix A.-L., Taylor E.L., Taylor T.N. Root suckering in a Triassic conifer from Antarctica: paleoecological and evolutionary implications // Am. J. Bot. 2011. Vol. 98. P. 1222–1228.
- Del Tredeci P. Shoots from roots: a horticultural review // Arnoldia. 1995. Vol. 54. P. 11–19.
- Del Tredeci P. Sprouting in temperate trees: a morphological and ecological review // Bot. Rev. 2001. Vol. 67. P. 121–140.
- Dominiguez L., Sérsic A., Melville L., Peterson R.L. «Prepackaged symbioses»: propagules on roots of the myco-heterotrophic plant *Arachnitis uniflora* // New Phytol. 2006. Vol. 169. P. 191–198.
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Göttingen, 1991. 248 s.
- Eusemann P., Petzold A., Thevs N., Schnittler M. Growth patterns and genetic structure of *Populus euphratica* Oliv. (Salicaceae) forests in NW China – implications for conservation and management // Forest Ecol. Manag. 2013. Vol. 297. P. 27–36.
- Frey B.R., Lieffers V.J., Landhäusser S.M., Comeau P.G., Greenway K.J. An analysis of sucker regeneration of trembling aspen // Can. J. For. Res. 2003. Vol. 33. P. 1169–1179.
- Glime J.M. Adaptive strategies: vegetative propagules / Bryophyte ecology. Vol. 1. Chapt. 4–10. Ebook sponsored by Michigan Technol. Univ. Inter. Ass. Bryol., 2017. 50 p.
- Groff P.A., Kaplan D.R. The relation of root systems to shoot systems in vascular plants // Bot. Rev. 1988. Vol. 54. P. 387–422.
- Guerrero-Campo J., Palacio S., Pérez-Rontomé C., Montserrat-Martí G. Effect of root system morphology on root-sprouting and shoot-rooting abilities in 123 plant species from eroded lands in North-east Spain // Ann. Bot. 2006. Vol. 98. P. 439–447.
- Guerrero-Campo J., Palacio S., Montserrat-Martí G. Plant traits enabling survival in Mediterranean badlands in northeastern Spain suffering from soil erosion // J. Veg. Sci. 2008. Vol. 19. P. 457–464.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical Trees and Forests – An architectural analysis. Berlin, Heidelberg, N.Y., 1978. 441 p.
- Hansen B., Kubitzki K. Balanophorales / The families and genera of vascular plants. Vol. 12. – Cham, Switzerland, 2015. P. 190–207.
- Hayashi A.H., Appezzato-da-Glória B. Resprouting from roots in four Brazilian tree species // Rev. Biol. Trop. 2009. Vol. 57. P. 789–800.
- Holm T. On the development of buds upon roots and leaves // Ann. Bot. 1925. Vol. 39. P. 867–881.
- Ikeuchi M., Ogawa Y., Iwase A., Sugimoto K. Plant regeneration: cellular origins and molecular mechanisms // Development. 2016. Vol. 143. P. 1442–1451.
- Kareem A., Radhakrishnan D., Sondhi Y., Aiyaz M., Roy M.V., Sugimoto K., Prasad K. De novo assembly of plant body plan: a step ahead of Deadpool // Regenerat. (Oxf.). 2016. Vol. 3. P. 182–197.
- Kitamura K., Takasu H., Hayashi K., Ohara M., Ohkawa T., Utech F.H., Kawano S. Demographic genetic analyses of the American beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.). I. Genetic substructurings of northern populations in Quebec and Pennsylvania with root suckers // Pl. Sp. Biol. 2000. Vol. 15. P. 43–58.
- Klimeš L., Klimešová J. Root sprouting in *Rumex acetosella* under different nutrient levels // Pl. Ecol. 1999. Vol. 141. P. 33–39.
- Klimeš L., Klimešová J., Hendriks R., van Groenendaal J. Clonal plant architectures: a comparative analysis of form and function / The ecology and evolution of clonal plants. Backhuys Publ. Leiden, 1997. P. 1–29.
- Klimešová J. Root-sprouting in myco-heterotrophic plants: prepackaged symbioses or overcoming meristem limitation? // New Phytol. 2007. Vol. 173. P. 8–10.

- Klimešová J., de Bello F. CLO-PLA: the database of clonal and bud bank traits of Central European flora // J. Vegetat. Sci. 2009. Vol. 20. P. 511–516.
- Klimešová J., Doležal J. Are clonal plants more frequent in cold environments than elsewhere? // Pl. Ecol. Divers. 2011. Vol. 4. P. 373–378.
- Klimešová J., Doležal J., Prach K., Košnar J. Clonal growth forms in Arctic plants and their habitat preferences: a study from Petuniabukta, Spitsbergen // Polish Polar Res. 2012. Vol. 33. P. 421–442.
- Klimešová J., Herben T. Clonal and bud bank traits: patterns across temperate plant communities // J. Veg. Sci. 2015. Vol. 26. P. 243–253.
- Klimešová J., Herben T., Martínková J. Disturbance is an important factor in the evolution and distribution of root-sprouting species // Evol. Ecol. 2017. Vol. 31. P. 387–399.
- Klimešová J., Klimeš L. Resprouting of herbs in disturbed habitats: is it adequately described by Bellingham–Sparrow’s model? // Oikos. 2003. Vol. 103. P. 225–229.
- Klimešová J., Klimeš L. CLO-PLA3: a database of clonal growth architecture of Central-European plants, 2006 (<http://clopla.butbn.cas.cz>).
- Klimešová J., Martínková J. Intermediate growth forms as a model for the study of plant clonality functioning: an example with root sprouters // Evol. Ecol. 2004. Vol. 18. P. 669–681.
- Klimešová J., Martínková J., Herben T. Horizontal growth: An overlooked dimension in plant trait space // Perspec. Pl. Ecol., Evol. Syst. 2018. Vol. 32. P. 18–21.
- Klimešová J., Pokorná A., Klimeš L. Establishment growth and bud bank formation in *Epilobium angustifolium*: the effects of nutrient availability, plant injury and environmental heterogeneity // Bot. 2009. Vol. 87. P. 195–201.
- Klimešová J., Sosnová M., Martínková J. Life-history variation in the short-lived herb *Rorippa palustris*: effects of germination date and injury timing // Plant Ecol. 2007. Vol. 189. P. 237–246.
- Koi S., Fujinami R., Kubo N., Tsukamoto I., Inagawa R., Imaichi R., Kato M. Comparative anatomy of root meristem and root cap in some species of Podostemaceae and the evolution of root dorsiventrality // Am. J. Bot. 2006. Vol. 93. P. 682–692.
- Landhäusser S.M., Wan X.C., Lieffers V.J., Chow P.S. Nitrate stimulates root suckering in trembling aspen (*Populus tremuloides*) // Can. J. For. Res. 2010. Vol. 40. P. 1962–1969.
- Latzel V., Dospělová L., Klimešová J. Annuals sprouting adventitiously from the hypocotyl: their compensatory growth and implications for weed management // Biol. 2009. Vol. 64. P. 923–929.
- Leathwick D.M., Bourdôt G.W. A conceptual model for the population dynamics of *Cirsium arvense* in a New Zealand pasture // N. Z. J. Agric. Res. 2012. Vol. 55. P. 371–384.
- Malíková L., Šmilauer P., Klimešová J. Occurrence of adventitious sprouting in short-lived monocarpic herbs: a field study of 22 weedy species // Ann Bot. 2010. Vol. 105. P. 905–912.
- Martínková J., Klimešová J., Doležal J., Kolář F. Root sprouting in *Knautia arvensis* (Dipsacaceae): effects of polyploidy, soil origin and nutrient availability // Pl. Ecol. 2015. Vol. 216. P. 901–911.
- Martínková J., Klimeš A., Klimešová J. No evidence for nutrient foraging in root-sprouting clonal plants // Basic App. Ecol. 2018. Vol. 28. P. 27–36.
- Martínková J., Kočvarová M., Klimešová J. Resprouting after disturbance in the short-lived herb *Rorippa palustris* (Brassicaceae): an experiment with juveniles // Acta Oecol. 2004. Vol. 25. P. 143–150.
- McNickle G.G., St Clair C.C., Cahill J.F. Focusing the metaphor: plant root foraging behavior // Trends Ecol. Evol. 2009. Vol. 24. P. 419–426.
- McVeigh I. Vegetative reproduction of the fern sporophyte // Bot. Rev. 1937. Vol. 3. P. 457–497.
- Pausas J.G., Lamont B.B., Paula S., Appezzato-da-Glória B., Fidelis A. Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems // New Phytol. 2018. Vol. 217. P. 1435–1448.
- Peterson R.L. The initiation and development of root buds / The development and function of roots. N.Y., 1975. P. 125–161.
- Pridgeon A.M., Chase M.W. Subterranean axes in tribe Diurideae (Orchidaceae): Morphology-, anatomy, and systematic significance // Amer. J. Bot. 1995. Vol. 82. P. 1473–1495.
- Raju M.V.S., Coupland R.T., Steeves T.A. On the occurrence of root buds on perennial plants in Saskatchewan // Canad. J. Bot. 1966. Vol. 44. P. 33–37.
- Rasmussen K.K., Kollmann J. Genetic diversity, spatial patterns, and growth of root sprouts in a temperate tree at the northern distribution limit // Ecosci. 2007. Vol. 14. P. 250–258.
- Rauh W. Die Bildung von Hypocotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen // Nova Acta Leop. 1937. Bd 4. S. 395–553.
- Rossopoff O., Chelysheva L., Saffar J., Lecorgne L., Gey D., Caillieux E., Colot V., Roudier F., Hilson P., Berthome R., Da Costa M., Rech P. Direct conversion of root primordium into shoot meristem relies on timing of stem cell niche development // Development. 2017. Vol. 144. P. 1187–1200.
- Roychoudhry S., Kieffer M., Del Bianco M., Liao C.-Y., Weijers D., Kepinski S. The developmental and environmental regulation of gravitropic setpoint angle in *Arabidopsis* and bean // Sci. Reports. 2017. Vol. 7. Art. 42664.
- Silva T.C.R. Cellular and molecular mechanisms underlying root sucker formation in *Arabidopsis lyrata*. Viçosa, 2017. 45 p.
- Sosnová M., van Diggelen R., Klimešová J. Distribution of clonal growth forms in wetlands // Aquatic Bot. 2010. Vol. 92. P. 33–39.
- Stern W.L. Anatomy of the Monocotyledons: X. Orchidaceae. Oxford, 2014. 262 p.
- The algae world. Springer Dord. Heid. N.Y., L., 2015. 598 p.
- Tilley G.E.D. Biological Flora of the British Isles: *Cirsium arvense* (L.) Scop. // J. Ecol. 2010. Vol. 98. P. 938–983.
- Vieira D.C.M., Scariot A., Sampaio A.B., Holl K.D. Tropical dry-forest regeneration from root suck-

- ers in central Brazil // J. Trop. Ecol. 2006. Vol. 22. P. 353–357.
- Wan X., Landhäusser S.M., Lieffers V.J., Zwiazek, J.J. Signals controlling root suckering and adventitious shoot formation in aspen (*Populus tremuloides*) // Tree Physiol. 2006. Vol. 26. P. 681–687.
- Wittrock V.B. Ueber Wurzelsprossen bei krautigarten Gewächsen, mit besonderer Rücksicht auf ihre verschiedene biologische Bedeutung // Bot. Zentralbl. 1884. Bd 17. S. 227–232, 257–264.

Поступила в редакцию / Received 21.02.2019

Принята к публикации / Accepted 19.06.2019

ROOT SPROUTING PLANTS: INSIGHT OF AGENDA

P.Yu. Zhmylev¹, G.A. Lazareva², O.V. Morozova³, I.V. Tatarenko⁴

Root sprouting is widespread among dicotyledonous plants. However, the various aspects of this phenomenon are not completely clear. In this regard, the review highlights the following topics: taxonomic, morphological and ecological diversity of root-sprouting plants, the origin of root sprouting and factors of root-borne shoots formation. Particular attention is paid to the differences in the approaches for determination the group of root-sprouting plants.

Key words: root-sprouting plants, root-borne shoots, factors of root-sprouting, diversity of root-sprout plants, clonal plants.

Acknowledgement: This research was supported by projects: 1) AAAA-A16-116021660037-7 “Mechanisms of structural and functional organization of vegetation and rational environmental management” (P.Yu. Zhmylev); 2) №. 0148-2019-0007 “Assessment of physico-geographical, hydrological and biotic changes in the environment and their consequences for creating the foundations for sustainable environmental management” (O. Morozova).

¹Zhmylev, Pavel Jurevich, Associate Professor, Geobotany Department, Faculty of Biology, Moscow State Lomonosov University (zhmylev@gmail.com); ²Lazareva, Galina Aleksandrovna, Associate Professor, Department of Ecology and Earth Science, State University “Dubna” (lazarevg@mail.ru); ³Morozova, Olga Vasilievna, Leading Researcher, Institute of Geography, Russian Academy of Sciences (olvasmor@mail.ru); ⁴Tatarenko, Irina Vasilievna, Senior Researcher, Research and Education Center, Moscow Pedagogical State University (tulotis@yandex.ru).

УДК 581.143.6 582.931.4

ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ СОСТАВА ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЫ И ТИДИАЗУРОНА НА РЕАЛИЗАЦИЮ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ СИРЕНИ В КУЛЬТУРЕ *IN VITRO*

О.А. Чурикова¹, А.А. Криницына²

Четыре сорта сирени российской и зарубежной селекции («Великая Победа», «П.П. Кончаловский», «Сенсация» и «Виолетта») размножены в стерильных условиях с использованием среды с нормальным и увеличенным в 1,5 раза содержанием макросолей, а также с добавлением в качестве растительных гормонов N6-(Δ2-изопентил) аденина и тидиазулона в концентрации 1,5 и 0,1 мг/л соответственно. Показано, что восприимчивость к разным типам цитокининов сортоспецифична. Использование тидиазулона при размножении сирени сорта «Сенсация» приводит к снижению коэффициента размножения, у трех других сортов – к его повышению. Сроки нахождения в стерильной культуре и число пассажей практически не влияют на регенерационные способности сирени сорта «Виолетта».

Ключевые слова: *Syringa vulgaris* L., культура *in vitro*, морфогенез, тидиазурон, микроклональное размножение.

С конца XVIII в., когда сирень была завезена в Россию, и по сей день невозможно представить старинные усадьбы, дачи, городские парки и бульвары без этого замечательного декоративного кустарника. Сирень отличается обильным цветением, приятным ароматом, довольно неприхотлива к почвенно-климатическим условиям и отзывчива на уход. Неглубокий и короткий период зимнего покоя позволяет использовать сирень как выгоночную культуру.

В настоящее время насчитывают более 2000 сортов сирени (Балмышева, Полякова, 2007), часть из которых (как отечественной, так и зарубежной селекции) входит в золотой фонд мировой коллекции сирени. Некоторые сорта, выведенные отечественными селекционерами, сегодня можно найти только в коллекциях ботанических садов или частных лиц. Сохранить наиболее ценные сорта этой культуры можно, создавая живые коллекции разного уровня и объединяя их в одно информационное пространство (Kamenski et al., 2016).

В течение ряда лет в лаборатории биологии развития растений кафедры высших растений МГУ проводятся исследования по изучению разнообразия морфогенетических процессов и за-

кономерностей морфогенеза *in vitro* представителей разных таксономических групп растений (Churikova, 2008; Криницына и др., 2008; Чурикова, Мурашев, 2010). Проведение таких исследований и разработка современных биотехнологических методов размножения растений – необходимые условия и предпосылка для создания живых коллекций и сохранения биологического разнообразия.

В целях получения высококачественного посадочного материала корнесобственной сирени уникальных сортов, наряду с традиционными способами (черенкование и прививки) все шире используют метод микроклонального размножения *in vitro*. Полученные растения-регенеранты, сохраняющие все сортовые признаки, отличаются быстрым ростом, сокращением сроков перехода к цветению, свободны от фитопатогенов (Чурикова, Мурашев, 2010).

При размножении сирени в стерильных условиях довольно часто используют метод микрочеренкования: размножения с помощью одноузловых черенков (Einset, Alexander, 1985). Для инициации развития пазушных почек и дальнейшего вытягивания побегов сирени применяют по отдельности и в разных сочетаниях такие

¹ Чурикова Ольга Альбертовна – ст. науч. сотр. кафедры высших растений биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (ochurikova@yandex.ru); ² Криницына Анастасия Александровна – ст. науч. сотр. кафедры высших растений биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (krinitsina@msu-botany.ru).

регуляторы роста, как ауксины, цитокинины и гибберелловая кислота. Например, 6-бензил-аминопурин (БАП) и N6-(Δ^2 -изопентил) аденин (2-*iP*) часто используют в сочетании с индолил-уксусной кислотой (ИУК) (Pierik et al., 1988; Gabryszewska et al., 1991; Молканова и др., 2002; Molkanova et al., 2011; Tomsone et al., 2007; Nesterowicz et al., 2006; Oprea et al., 2010; Набиева, 2011). Существует еще ряд веществ, обладающих эффектом стимуляции ростовых процессов. К таким веществам относится тидиазурон (ТДЗ) – синтетический стимулятор роста растений цитокининового действия, который впервые был зарегистрирован как дефолиант хлопчатника (Arndt et al., 1976).

Воздействие ТДЗ на морфогенез разных видов растений в стерильной культуре зависит не только от концентрации вещества в питательной среде, но и от вида культивируемого растения. Во многих работах было показано, что небольшие концентрации тидиазурана приводят к стимуляции развития пазушных и адвентивных почек у травянистых (Chang, Chang, 2000; Fasai, Anis, 2006; Alvarenga et al., 2015) и древесных (Bates et al., 1992) растений. Увеличение концентрации тидиазурана в питательной среде может приводить к противоположным результатам: у некоторых видов древесных (Bukhari et al., 2016) и травянистых (Fatima, Anis, 2011; Basu, Jha, 2014) растений наблюдается увеличение числа образующихся побегов и их длины, у других, наоборот, элонгация побегов подавляется и формируются розеточные формы. Последнее было отмечено у культивируемых *in vitro* *Malus domestica* Borkh. (Van Nieuwkerk et al., 1986), гибридных форм рододендронов (Preece, Imel, 1993), сливы и шелковицы (Borkowska, Litwinczuk, 1993). В более высоких концентрациях ТДЗ у некоторых видов индуцирует формирование каллуса (Huetteman, Preece, 1993). При этом диапазон концентраций, которые могут вызвать те или иные ростовые процессы, зависит от вида растения, состояния и типа экспланта (Huetteman, Preece, 1993; Guo et al., 2011). К сожалению, в литературных источниках практически отсутствуют данные о воздействии тидиазурана на разные сорта сирени в стерильной культуре.

Цель нашей работы состояла в оценке влияния тидиазурана при разном солевом составе питательной среды на морфогенез *in vitro* четырех высокодекоративных сортов сирени из коллекции Ботанического сада МГУ имени М.В. Ломоносова.

Материалы и методы

Сирень сортов «Великая Победа», «П.П. Кончаловский», «Сенсация» и «Виолетта» из коллекции Ботанического сада МГУ вводили в стерильные условия. В качестве исходного материала использовали вегетативные почки и зеленые черенки со взрослых (около 30 лет) растений. Почки брали через месяц после начала физиологического покоя, зеленые черенки – в период с начала активного роста до стадии бутонизации. Стерилизацию и препарирование растительного материала проводили согласно методике, описанной ранее (Чурикова, Мурашев, 2010). Подготовленные экспланты помещали на питательную среду МС по прописи (Murasige, Skoog, 1962) с добавлением 30 г/л сахарозы и 0,5 мг/л БАП. Каждые 3–4 дня проводили визуальный осмотр на наличие грибной и бактериальной инфекции. Пересадку осуществляли на свежую среду того же состава.

Через 30 дней экспланты, у которых почки тронулись в рост и сформировали микропобеги, пересаживали на среду МС с добавлением 20 г/л сахарозы и 1,5 мг/л 2-*iP*. Каждые 6 недель микропобеги указанных сортов делили на узлы, которые высаживали на среду того же состава. После того, как из пазушных почек формировались микропобеги, состоящие из двух хорошо выраженных узлов, их отделяли и помещали на свежую среду того же состава.

Перед пассированием на экспериментальные среды сорта «П.П. Кончаловский» и «Великая Победа» прошли в культуре *in vitro* 22 пассажа, сорт «Сенсация» – 11 пассажей. Растения сорта «Виолетта» были введены в стерильную культуру дважды, в результате чего, в нашем распоряжении одновременно оказались растения, которые прошли 11 и 22 пассажа.

Для оценки влияния ТДЗ на размножение сортов «Великая Победа», «П.П. Кончаловский», «Сенсация» и «Виолетта» использовали среду МС с нормальным и увеличенным в 1,5 раза содержанием макросолей с добавлением 0,1 мг/л ТДЗ. В качестве контроля использовали среды с таким же содержанием солей, но с добавлением 1,5 мг/л 2-*iP*. Экспланты каждого сорта, представляющие собой второй и третий узел от верхушки побега, высаживали по 5 штук на указанные среды в культуральный сосуд (не менее 30 эксплантов на вариант) с двукратной повторностью. Инкубацию проводили на холодном белом свете при стандартном фотопериоде (16 ч (день) / 8 ч (ночь)) и освещении

3500 люкс. Длительность пассажа составляла 6 недель. Для сорта «Виолетта» дополнительно определяли регенерационную способность эксплантов, полученных с растений, находившихся в стерильных условиях в течение разных промежутков времени и прошедших разное число пассажей.

Для каждого сорта определяли коэффициент размножения (K_p), исходя из числа развившихся пазушных побегов на один эксплант за один пассаж, отмечали формирование раневого каллуса на месте контакта среза с питательной средой и спонтанное укоренение эксплантов. Учитывали также число эксплантов, у которых происходила индукция пазушных почек с последующим развитием одного или обоих пазушных побегов, и тех, у которых начинал развиваться раневой каллус, а индукция развития пазушных почек не происходила. Отдельно отмечали процентное содержание погибших эксплантов. Статистическую обработку данных осуществляли с помощью пакета программ Statistica 10. Для попарного сравнения использовали критерий хи-квадрат.

Результаты

При размножении сирени сорта «Виолетта» на среде МС с добавлением 1,5 мг/л 2-иР у эксплантов, полученных с растений, прошедших 22 пассажа, формирование побега из одной пазушной почки происходило в 2,5 раза чаще, чем у эксплантов с растений, прошедших 11 пассажей – 42,5 и 17% соответственно. Индукция с последующим развитием побегов из обеих пазушных почек наблюдалась у 80% эксплантов с растений, прошедших 11 пассажей, тогда как у прошедших большее число пассажей доля таких эксплантов составляла 57,5%. Но в целом, у этого сорта преобладали экспланты с двумя развивающимися пазушными побегами (рис. 1).

У трех других сортов («Великая Победа», «П.П. Кончаловский» и «Сенсация») на среде того же состава более чем у 60% (62; 62,5 и 66% соответственно) начинала развиваться только 1 пазушная почка, из которой формировался нормально развитый побег с двумя-тремя хорошо развитыми междоузлиями (рис. 2, А). Сортные различия на этом типе среды проявлялись у тех эксплантов, где начинали развиваться обе пазушные почки. Если у сортов «П.П. Кончаловский» и «Великая Победа» такого типа эксплантов было около 1/3 (33,8 и 34% соответственно), то у сорта «Сенсация» развитие обеих пазушных почек происходило менее, чем у 10% эксплантов (рис. 1).

Воздействие ТДЗ на обе группы эксплантов сорта «Виолетта» оказалось практически одинаковым. При стандартной концентрации макросолей в среде наличие ТДЗ приводило к развитию обеих пазушных почек более чем у половины эксплантов (57,69 и 57,14% у эксплантов с растений, прошедших в культуре *in vitro* 22 и 11 пассажей соответственно). Однако у единичных эксплантов с растений, дольше находившихся в культуре, наблюдались замершие в развитии пазушные побеги. У сортов «Сенсация» и «П.П. Кончаловский» замена 2-иР на ТДЗ привела к незначительному снижению доли эксплантов, у которых из пазушной почки нормально развивался только один пазушный побег. У сорта «Великая Победа», наоборот, доля эксплантов с одним развившимся пазушным побегом достоверно увеличилась. При этом для всех трех сортов происходило снижение числа эксплантов, у которых формировались нормально развитые побеги из обеих пазушных почек (рис. 2, Б), и увеличивалась доля эксплантов, у которых рост пазушных побегов останавливался на формировании двух-трех узлов, при этом дальнейшего вытягивания междоузлий не происходило (рис. 2, В).

Замена в питательной среде 2-иР на ТДЗ у эксплантов разных сортов по-разному влияла на формирование раневого каллуса на месте среза. У сорта «П.П. Кончаловский» наличие ТДЗ в питательной среде приводило к увеличению числа эксплантов с хорошо развитым раневым каллусом, а у сортов «Сенсация» и «Великая Победа» – к снижению. Для сорта «Виолетта» каллусообразования отмечено не было (таблица). Для сорта «Сенсация» более чем в два раза увеличивалось число эксплантов, у которых наряду с формированием раневого каллуса отсутствовала индукция развития пазушных побегов.

Увеличение концентрации макросолей в 1,5 раза при наличии в питательной среде 2-иР у сорта «Виолетта» приводило к увеличению доли эксплантов, у которых развитие пазушных побегов происходит из обеих почек. Причем различия оказались значимыми для культуры, прошедшей большее число пассажей. Увеличение доли эксплантов с двумя равнозначными пазушными побегами привело к увеличению K_p на питательной среде с полуторным содержанием макросолей (1,86) по сравнению с обычным (1,52). При этом у 16% эксплантов, полученных с микрорастений, прошедших меньшее количество пассажей в культуре, развитие пазушных побегов останавливалось на формировании двух-трех узлов без дальнейшего вытягивания междоузлий. По этой

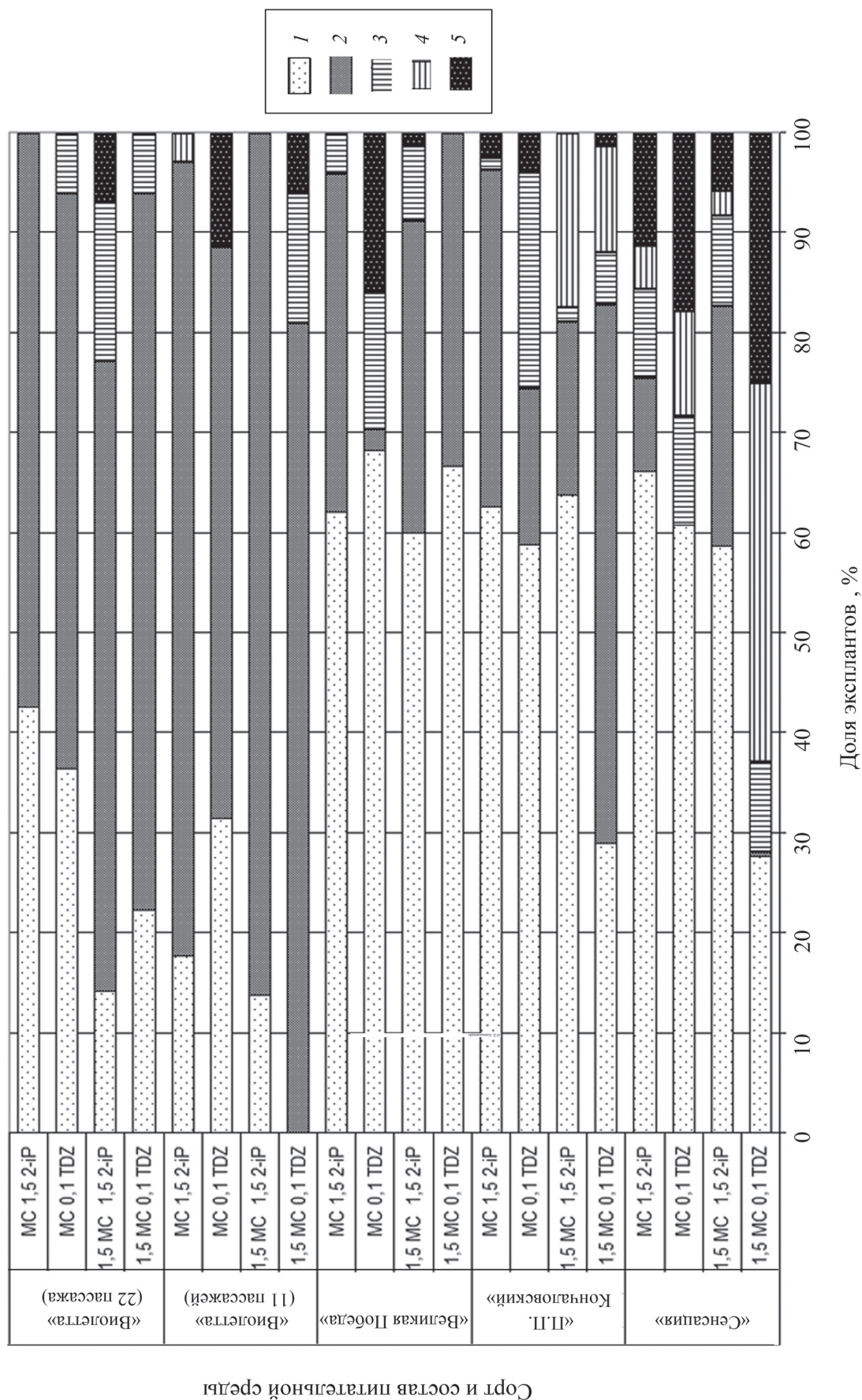


Рис. 1. Особенности развития эксплантов различных сортов сирени в зависимости от состава питательной среды:
 1 – развивается один побег, 2 – развиваются два побега, 3 – наблюдается только индукция к развитию пазушных почек без дальнейшего роста побега, 4 – формируется только раневой каллус, пазушные почки не развиваются, 5 – наблюдается гибель экспланта

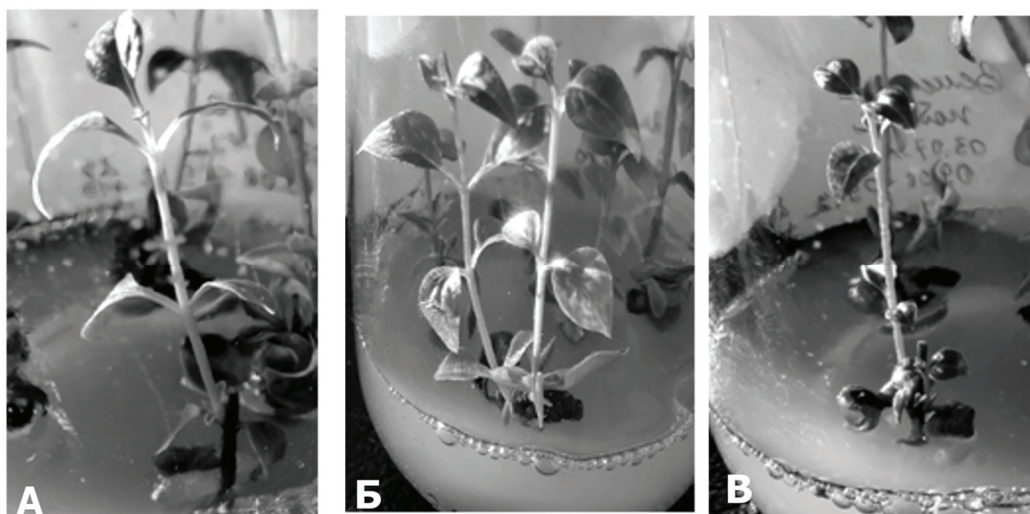


Рис. 2. Экспланты сорта «Великая Победа» после шести недель культивирования на среде МС+1,5 мг/л 2-иР: А – сформировавшийся один пазушный побег, вторая почка не развивалась; Б – сформированы два равнозначных побега; В – при нормально развитом одном пазушном побеге развитие второго заторможено

причине K_p снизился до 1,4 по сравнению с K_p на среде с обычной концентрацией макросолей (1,76) (таблица).

Эти же условия практически не оказывали влияния на число эксплантов с нормально развившимся одним побегом у сортов «П.П. Кончаловский» и «Великая Победа». У сорта «Сенсация» доля таких эксплантов незначительно снижалась, но увеличивалось число эксплантов, у которых развивались два побега (с 9,43 до 24%). У сортов «П.П. Кончаловский» и «Великая Победа», наоборот, доля эксплантов с двумя хорошо развивающимися побегами из пазушных почек снижалась. Причем, если у сорта «Великая Победа» уменьшение было незначительным, то у сорта «П.П. Кончаловский» их число снижалось в два раза. Увеличение концентрации макросолей в среде оказывало схожее воздействие на интенсивность формирования раневого каллуса: у сорта «Сенсация» он формировался лишь у 31% эксплантов, тогда как при нормальной концентрации солей – у 90%. У сортов «П.П. Кончаловский» и «Великая Победа» происходило незначительное уменьшение числа эксплантов с раневым каллусом. Кроме того, увеличение концентрации макросолей в питательной среде снижало долю погибших эксплантов сорта «Сенсация» в два раза.

Таким образом, изменение соотношения доли эксплантов с одним и двумя развившимися пазушными побегами привело к изменению величины K_p . У сорта «Сенсация» этот показатель увеличился в 1,3 раза, а у остальных сортов суммарное число нормально сформировавшихся

побегов уменьшилось. Сильнее всего K_p снизился у сорта «П.П. Кончаловский» (в 1,34 раза), у сортов «Виолетта» и «Великая Победа» – в 1,12 и 1,05 раз соответственно (таблица).

Замена 2-иР на ТДЗ в питательной среде с увеличенной в 1,5 раза концентрацией макросолей привела к снижению числа эксплантов с одной развившейся пазушной почкой у трех сортов – «Сенсация», «П.П. Кончаловский» и «Великая Победа». Причем у последнего сорта это снижение было незначительным, а у сортов «Сенсация» и «П.П. Кончаловский» число таких эксплантов уменьшилось в два раза. Развития обеих пазушных почек у эксплантов сорта «Сенсация» также не происходило, а 25% эксплантов погибали (таблица). Однако для сорта «П.П. Кончаловский» доля эксплантов, у которых формировались два хорошо развитых пазушных побега, значительно увеличивалась (рис. 1). Снижение числа эксплантов с раневым каллусом при увеличении концентрации макросолей наблюдали у сортов «Сенсация» и «П.П. Кончаловский», причем у первого сорта их число уменьшилось в два раза. У сорта «Великая Победа», наоборот, у всех эксплантов на этой питательной среде формировался раневой каллус.

Таким образом, увеличение содержания макросолей при наличии в среде ТДЗ приводило к уменьшению K_p у сорта «Сенсация» в два раза (с 0,6 до 0,29), тогда как у сортов «П.П. Кончаловский» и сорта «Великая Победа» результат оказался обратным: K_p увеличился в 1,5 и 1,8 раза соответственно. У сорта «Виолетта» K_p в тех же условиях изменился незначительно (таблица).

Влияние состава питательной среды и экзогенных цитокининов на особенности морфогенеза *in vitro* четырех сортов *Syringa vulgaris* L.

Сорт	Морфогенез	Состав питательной среды			
		1,5 МС		МС	
		0,1 мг/л ТДЗ	1,5 мг/л 2-іР	0,1 мг/л ТДЗ	1,5 мг/л 2-іР
«П.П. Кончаловский»	K_p	1,37	0,99	0,94	1,3
	побег из 1 почки	22	44	30	50
	побег из 2 почек	41	12	8	27
	индукция развития	4	1	11	1
	только с каллусом	12	3	11	1
	погибло	1	0	2	2
	всего с раневым каллусом	60	51	47	65
	укоренившихся	0	0	0	0
«Сенсация»	K_p	0,29	1,07	0,6	0,85
	побег из 1 почки	43	51	17	35
	побег из 2 почек	1	21	0	5
	индукция развития	14	8	3	5
	только с каллусом	59	10	6	7
	погибло	39	5	5	6
	всего с раневым каллусом	61	27	23	48
	укоренившихся	2	2	0	2
«Великая Победа»	K_p	1,33	1,23	0,73	1,3
	побег из 1 почки	12	48	30	31
	побег из 2 почек	6	25	1	17
	индукция развития	0	6	6	2
	только с каллусом	0	6	6	2
	погибло	0	1	7	0
	всего с раневым каллусом	18	69	38	50
	укоренившихся	0	4	0	2
«Виолетта» (11 пассажей)	K_p	1,63	1,4	1,46	1,76
	побег из 1 почки	0	4	6	11
	побег из 2 почек	13	25	27	20
	индукция развития	2	0	0	0
	только с каллусом	3	0	1	4
	погибло	0	0	0	0
	всего с раневым каллусом	16	1	0	20
	укоренившихся	0	0	0	0

Окончание таблицы

«Виолетта» (22 пассажа)	K_p	1,66	1,86	1,52	1,57
	побег из 1 почки	20	13	19	37
	побег из 2 почек	64	28	30	50
	индукция развития	5	15	3	0
	только с каллусом	4	20	3	0
	погибло	1	1	0	0
	всего с раневым каллусом	38	0	0	87
	укоренившихся	1	0	0	0

Спонтанное укоренение на всех описанных питательных средах наблюдали у регенерантов всех сортов, за исключением сорта «П.П. Кончаловский» (таблица). Но для сорта «Виолетта» развитие придаточных корней происходило у растений, прошедших больше пассажей. Общее число таких регенерантов было небольшим (0,9%). Сходные результаты были отмечены и для сорта «Великая Победа». У сорта «Сенсация» формирование придаточных корней наблюдалось в основном на среде с добавлением 2-иР, причем при увеличении концентрации макросолей их доля падала с 3,77 до 2,3%.

Для изученных сортов прослеживается четкая взаимосвязь генотипа и регенерационных способностей эксплантов под действием внешних факторов. Так, для сорта «Виолетта» чаще наблюдается развитие обеих пазушных почек экспланта вне зависимости от длительности культивирования сорта в стерильных условиях, типа гормона (2-иР или ТДЗ) и концентрации макросолей в питательной среде. У сортов «Великая Победа» и «Сенсация» в тех же условиях чаще происходит развитие только одного побега, тогда как второй либо формирует два узла без удлинения междоузлий (рис. 2, В), либо не развивается совсем (рис. 2, А). У сорта «П.П. Кончаловский» резкое увеличение доли эксплантов с двумя хорошо развитыми побегами наблюдается только на среде, где сочетаются увеличенная в 1,5 раза концентрация макросолей и ТДЗ. Увеличение концентрации макросолей в присутствии 2-иР приводит к увеличению числа эксплантов с развившимся раневым каллусом без индукции прямого органогенеза.

Обсуждение

При многочисленном пассировании (длительном культивировании) растений в стерильных условиях под действием экзогенных регулято-

ров роста могут возникать и накапливаться генетические изменения, оказывающие влияние на ростовые процессы. Соматоклональная или эпигенетическая изменчивость может возникать не только при высоком содержании в питательной среде регуляторов роста, но и при использовании оптимальной для вида и/или сорта методики размножения. Длительность культивирования, при которой в ростовых процессах никаких изменений не наблюдается, зависит также от культуры. Так, у многих представителей сем. *Rosaceae*, таких как *Chaenomeles japonica* (Thunb.) Spach, *Crataegus brachyacantha* Sarg. and Engelm., *Potentilla fruticosa* L. сорта «Coronation», «Triumph» и «Sutter's Gold», *Prunus cerasifera* Ehrh. сорт «Thundercloud», *P. tomentosa* Thunb. (Norton, Norton, 1986), *Rosa damascene* Mill. (Jabbarzadeh, Khosh-Khui, 2005) снижение K_p вне зависимости от используемых регуляторов роста наблюдалось уже после пятого-шестого пассажа. С другой стороны, у *Betula pendula* Roth. наличие внутриклоновой изменчивости не отмечали даже после 10 лет культивирования в стерильных условиях как на среде без растительных гормонов (Mashkina et al., 1999), так и при наличии в питательной среде БАП (Ryynänen, Aronen, 2005), а у тополя регенерационная способность микропобегов в культуре *in vitro* сохранялась в течение 20 лет (Машкина и др., 2016).

По полученным нами данным, сирень сохраняет регенерационную способность на протяжении как минимум 22 пассажей. При этом изменение K_p в большей мере связано с составом питательной среды и сортовой спецификой культуры, чем с длительностью ее культивирования в стерильных условиях. Так, у сорта «Паулинка» и «Нестерка» в присутствии 3 мг/л БАП наблюдали незначительное увеличение K_p с увеличением числа пассажей, тогда как при тех же условиях у

сорта «Лунный свет» он снижался (Spirydovich, 2015). У сорта «Виолетта» с увеличением сроков культивирования K_p может как увеличиваться, так и уменьшаться (таблица) в зависимости от концентрации макросолей и типа цитокинина в питательной среде.

Минеральный состав питательных сред играет немаловажную роль при размножении растений в культуре *in vitro*. Изменение концентрации отдельных солей или их комбинации может приводить к изменениям ростовых процессов. У сирени сорта «Сенсация» при увеличении концентрации макросолей в 1,5 раза (при наличии в среде 2-иР) наблюдается увеличение K_p в 1,3 раза за счет увеличения доли эксплантов с двумя хорошо развитыми пазушными побегами. У остальных сортов число развившихся побегов уменьшалось: сильнее всего K_p снизился у сорта «П.П. Кончаловский» (в 1,34 раза), у сортов «Виолетта» и «Великая Победа» – в 1,12 и 1,05 раз соответственно (таблица). Увеличение K_p в ответ на повышение концентраций всех макросолей в питательной среде было отмечено также у сирени сортов «Liega» и «Dobeles sarpnētājs» (Tomsone et al., 2007). Возможно, что увеличение или уменьшение K_p у разных сортов может быть связано с индивидуальной реакцией генотипа на изменение концентраций $MgSO_4$, KH_2PO_4 и $CaCl_2$. Для исходного вида характерно увеличение K_p в ответ на увеличение концентрации $MgSO_4$ и KH_2PO_4 и его снижение при увеличенной концентрации $CaCl_2$ (Nesterowicz et al., 2006). Вероятно, сорта «П.П. Кончаловский», «Великая Победа» и «Виолетта» более чувствительны к содержанию $CaCl_2$, увеличение концентрации которого в среде приводит к снижению K_p . Сортоспецифичная реакция на концентрацию солей кальция наблюдалась также у фундука (*Corylus avellana* L.) (Hand et al., 2014). Изменение концентрации солей азота (нитрата аммония и нитрата калия) при стандартной концентрации сахарозы практически не влияет на развитие аксиллярных почек сирени в стерильной культуре (Gabryszewska, 2011).

Ответ на гормональный состав среды также оказался сортоспецифичным. Развитие побегов из пазушных почек у сирени сорта «Сенсация» на среде с добавлением ТДЗ шло хуже, чем на среде, содержащей 2-иР. Увеличение содержания макросолей при наличии в среде ТДЗ приводило к падению K_p в два раза (с 0,6 до 0,29), тогда как у остальных сортов результат оказался обратным: K_p для сорта «П.П. Кончаловский» и сорта «Великая Победа» увеличился в 1,5 и 1,8 раз соответ-

ственно. У сорта «Виолетта» K_p в тех же условиях изменился незначительно (таблица). Негативную реакцию на наличие в питательной среде ТДЗ (0,2 мг/л) ранее наблюдали также у сирени сорта «Красавица Москвы»: у 100% эксплантов формировался только каллус, а развития пазушных почек не происходило (Набиева, 2011). Надо отметить, что для сирени всех изученных нами сортов при наличии в среде 0,1 мг/л ТДЗ у некоторой доли эксплантов все-таки наблюдалась индукция развития пазушных почек, однако рост побега останавливался на стадии двух пар листьев, а междоузлия не вытягивались. Формирование подобных укороченных побегов при воздействии ТДЗ отмечали у многих древесных растений. Например, у сливы и шелковицы при наличии в среде 0,2 мг/л ТДЗ наблюдали формирование укороченных побегов с нормально развитыми листьями (Borkowska, Litwinczuk, 1993). Формирование каллуса при наличии в питательной среде небольшой концентрации ТДЗ также было отмечено у многих древесных растений (Huetteman, Preece, 1993).

Спонтанное укоренение регенерантов на питательных средах без добавления ауксинов наблюдалось и у других растений – представителей различных семейств (Favre, Juncker, 1987; Sharma, Thorpe, 1990; Jimnez, 2006). Так, у *Quercus robur* L. происходило спонтанное укоренение первичных эксплантов, взятых со взрослых растений, на среде МС с активированным углем (Favre, Juncker, 1987). Однако при этом не было выявлено четкой зависимости между укоренением и числом образующихся *de novo* побегов. Сформировавшиеся *in vitro* побеги *Morus alba* L. укоренялись на среде для пролиферации побегов при культивировании более четырех недель (Sharma, Thorpe, 1990). Добавление активированного угля к этой среде ускоряло развитие адвентивных корней и ингибировало развитие каллуса на базальной части побега. У *Guadua angustifolia* Kunht (Сем. *Poaceae*) спонтанное укоренение наблюдалось спустя два месяца после индукции культуры (Jimnez, 2006) у 100% эксплантов, которые образовывали боковые побеги. Вид *Dendrocalamus giganteus* Munro из этого же семейства для индукции корнеобразования требует ИМК или НУК (Ramanayake, Yakandawala, 1997).

Таким образом, анализ морфогенетических процессов в ходе микроклонального размножения четырех сортов *Syringa vulgaris* показал четкую зависимость восприимчивости этой культуры к минеральному составу питательной среды и гормональным регуляторам роста

цитокининового ряда от генотипа растения. Использование ТДЗ способствовало повышению K_p всех проанализированных сортов, за исключением сорта «Сенсация», у которого отмечалось снижение этого показателя. Для сорта «П.П. Кончаловский» сочетание тидиазурана с

повышенной в 1,5 раза концентрацией макросолей приводило к увеличению доли эксплантов с двумя хорошо развитыми побегами. Для сорта «Сенсация» развитие обеих пазушных почек у большей части эксплантов на питательной среде того же состава подавлялось.

Работа выполнена в рамках НИР «Изучение закономерностей морфогенеза и формирования элементов продуктивности под влиянием факторов внешней среды; разработка принципов морфофизиологической классификации растений» (АААА-А16-116021660105-3), а также при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 14-50-00029 (направление «Растения»)).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Балмышева Н., Полякова Т. Время сирени. М., 2007. 232 с. [Balmysheva N., Polyakova T. Vremya sireni. M., 2007. 232 s.].
- Криницына А.А., Мурашев В.В., Раннопорт А.В., Сперанская А.С., Успенская М.С., Чурикова О.А. Микроклональное размножение декоративных культур: Пион древовидный (*Paeonia suffruticosa*). М., 2008. 40 с. [Krinityna A.A., Murashev V.V., Rappoport A.V., Speranskaya A.S., Uspenskaya M.S., Churikova O.A. Mikroklonal'noe razmnnozhenie dekorativnykh kul'tur: Pion drevovidnyi (*Paeonia suffruticosa*). M., 2008. 40 s.].
- Машикина О.С., Табацкая Т.М., Морковина С.С., Панявина Е.А. Выращивание посадочного материала тополя белого (*Populus alba* L.) на основе коллекции in vitro и оценка его себестоимости // Лесотехнический журнал. 2016. Т. 6. № 1. С. 28–44 [Mashkina O.S., Tabatskaya T.M., Morkovina S.S., Panyavina E.A. Vyrashchivanie posadochnogo materiala topolya belogo (*Populus alba* L.) na osnove kollektsii in vitro i otsenka ego sebestoimosti // Lesotekhnicheskii zhurnal. 2016. T. 6. № 1. S. 28–44].
- Молканова О.И., Чурикова О.А., Коновалова Л.Н., Окунева И.Б. Клональное микроразмножение интродуцированных сортов *Syringa vulgaris* L. // Вестн. Моск. ун-та. (Сер. биол.). 2002. Т. 4. С. 8–14 [Molkanova O.I., Churikova O.A., Konovalova L.N., Okuneva I.B. Klonal'noe mikrorazmnnozhenie introdutsirovannykh sortov *Syringa vulgaris* L. // Vestn. Mosk. un-ta. (Ser. Biol.). 2002. T. 4. S. 8–14].
- Набиева А.Ю. Биотехнологические приемы клонального микроразмножения перспективных сортов *Syringa vulgaris* L. для Западной Сибири // Вестн. ИрГСХА. 2011. Т. 5. № 44. С. 69–76 [Nabieva A.Yu. Biotehnologicheskie priemy klonal'nogo mikrorazmnnozheniya perspektivnykh sortov *Syringa vulgaris* L. dlya Zapadnoi Sibiri // Vestn. IrGSKhA. 2011. T. 5. № 44. S. 69–76].
- Спиридович Е.В. Ботанические коллекции: документирование и биотехнологические аспекты использования. Минск., 2015. 226 с. [Spiridovich E.V. Botanicheskie kollektsii: dokumentirovanie i biotehnologicheskie aspekty ispol'zovaniya. Minsk, 2015. 226 s.].
- Чурикова О.А., Мурашев В.В. Микроклональное размножение декоративных культур: Сирень обыкновенная (*Syringa vulgaris* L.). М., 2010. 32 с. [Churikova O.A., Murashev V.V. Mikroklonal'noe razmnnozhenie dekorativnykh kul'tur: Siren' obyknovennaya (*Syringa vulgaris* L.). M., 2010. 32 s.].
- Arndt F.R., Rusch R., Stillfried H.V., Hanisch B., Martin W.C. A new cotton defoliant // Plant Physiol. 1976. Vol. 57. P. 99.
- Basu S., Jha T.B. Direct organogenesis, phytochemical screening and assessment of genetic stability in clonally raised *Chlorophytum borivilianum* // Environmental and Experimental Biology. 2014. Vol. 12. P. 167–178.
- Bates S., Preece J.E., Navarrete N.E., Vansambeek J.W., Gaffney G.R. Thidiazuron stimulates shoot organogenesis and somatic embryogenesis in white ash (*Fraxinus americana* L.) // Plant Cell Tissue Organ Cult. 1992. Vol. 31. N 1. P. 21–29.
- Borkowska B., Litwinczuk W. Activity of thidiazuron in in vitro shoot cultures of *Prunus* sp. and *Morus alba* // Biologia plantarum. 1993. Vol. 35. N 1. P. 63–67.
- Bukhari N.A.W., Siddique I., Perveen K. Preculturing effect of thidiazuron on in vitro shoot multiplication and micropropagation round in *Capparis decidua* (Forsk.) an important multipurpose plant // Acta Biologica Hungarica. 2016. Vol. 67. N 3. P. 297–304.
- Churikova O.A. Microclonal propagation and some regularities of morphogenesis of daylily and hosta in vitro // Moscow Univ. Biol. Sci. Bull. 2008. Vol. 63, N 2. P. 89–94.
- Einset J.W., Alexander J.H. Multiplication of *Syringa* species and cultivars in tissue culture // Comb. Proc. Intern. Plant Propagators Soc. 1985. Vol. 34. P. 628–636.
- Faisal M., Anis M. Thidiazuron induced high frequency axillary shoot multiplication in *Psoralea corylifolia* // Biologia Plantarum. 2006. Vol. 50. N 3. P. 437–440.
- Favre J.M., Juncker B. In vitro growth of buds taken from seedlings and adult plant material in *Quercus robur* L. // Plant Cell, Tissue and Organ Culture. 1987. Vol. 8. P. 49–60.
- Gabryszewska E. Effect of various levels of sucrose, nitrogen salts and temperature on the growth and development of *Syringa vulgaris* L. shoots in vitro // Journal of Fruit and Ornamental Plant Research. 2011. Vol. 19. N 2. P. 113–148.
- Guo B., Abbasi B.H., Zeb A., Xu L.L., Wei Y.H. Thidiazuron: A multi-dimensional plant growth regulator // African Journal of Biotechnology. 2011. Vol. 10. N 45. P. 8984–9000.
- Hand C., Maki S., Reed B.M. Modeling optimal mineral nutrition for hazelnut micropropagation // Plant Cell, Tissue and Organ Culture. 2014. Vol. 119. P. 411–425.
- Huetteman C.A., Preece J.E. Thidiazuron: a potent cytokinin for woody plant tissue culture // Plant Cell, Tissue and Organ Culture. 1993. Vol. 33. P. 105–119.

- Jabbarzadeh Z., Khosh-Khui M. Factors affecting tissue culture of Damask rose (*Rosa damascena* Mill.) // *Scientia Horticulturae*. 2005. Vol. 105. P. 475–482.
- Jimenez V., Castillo J., Tavaré E., Guevara E., Montie M. In vitro propagation of the neotropical giant bamboo, *Guadua angustifolia* Kunth, through axillary shoot proliferation // *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 2006. Vol. 86. P. 389–395.
- Kamenski P.A., Sazonov A.E., Fedyanin A.A., Sadovnichy V.A. Biological collections: Chasing the ideal // *Acta Naturae*. 2016. Vol. 8. P. 6–9.
- Mashkina O.S., Tabatskaya T.M., Starodubtseva L.M. Mass clonal propagation of karelian birch and poplar through long-term shoot multiplication // *Russian Journal of Plant Physiology*. 1999. Vol. 46, N 6. P. 835–837.
- Molkanova O.I., Spiridovich E.V., Kononova L.N., Brel N.G., Zinina U.M., Reshetnikov V.N. Complex observation of introduction species and varieties of *Syringa* L. in Main Botanical Garden of the RAS and in the Central Botanical Garden of the NAS of Belarus // *Bulletin of Udmurt University. Biology and Earth Sciences*. 2011. Vol. 2. P. 66–73.
- Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // *Physiol. Plant*. 1962. Vol. 15. P. 473–497.
- Nesterowicz S., Kulpa D., Moder K., Kurek J. Micropropagation of an old specimen of common lilac (*Syringa vulgaris* L.) from the dendrological garden at Przelewiec // *Hortorum Cultus*. 2006. Vol. 5. N 1. P. 27–35.
- Norton M.E., Norton C.R. Change in shoot proliferation with repeated in vitro subculture of shoots of woody species of Rosaceae // *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 1986. Vol. 5. P. 187–197.
- Pierik R.L.M., Steegmans H.H.M., Elias A.A., Stiekema O.T.J., van der Velde A.J. Vegetative propagation of *Syringa vulgaris* L. in vitro // *Acta Horticulturae*. 1988. Vol. 226. P. 195–204.
- Ramanayake S.M.S.D., Yakandawala K. Micropropagation of the giant bamboo (*Dendrocalamus giganteus* Munro) from nodal explants of field grown culms // *Plant Sci*. 1997. Vol. 129. P. 213–223.
- Sharma K.K., Thorpe T.A. In vitro propagation of mulberry (*Morus alba* L.) through nodal segments // *Scientia Horticulturae*. 1990. Vol. 42. N 4. P. 307–320.
- Tomsone S., Galeniece Ā., Akere A., Priede G., Zīra L. In vitro propagation of *Syringa vulgaris* L. cultivars // *Biologija*. 2007. Vol. 53. Vol. 2. P. 28–31.
- Van Nieuwkerk J.P., Zimmerman R.H., Fordham I. Thidiazuron stimulation of apple shoot proliferation in vitro // *Hort. Sci*. 1986. Vol. 21. P. 516–518.

Поступила в редакцию / Received 18.04.2019

Принята к публикации / Accepted 19.06.2019

THE INFLUENCE OF NUTRITIVE MEDIUM COMPOSITION AND THIDIAZURON ON REALIZATION OF MORPHOGENETIC POTENTIAL *IN VITRO* OF DIFFERENT LILAC CULTIVARS

O.A. Churikova¹, A.A. Krinitsina²

Four cultivars of *Syringa vulgaris* L. of Russian and foreign selection: “Velikaya Pobeda”, “P.P. Konchalovsky”, “Sensation”, “Violetta” were propagated in sterile conditions on Murashige and Skoog nutritive medium with normal and with increased in one and a half macro-salts content and with the addition of hormonal growth regulators N6-(Δ^2 -Isopentenyl) adenine and thidiazuron (1,5 and 0,1 mg/l correspondingly). It was shown that susceptibility to different types of cytokinins is variety-specific. Application of thidiazuron during “Sensation” propagation leads to decreasing of coefficient of propagation, and for three other cultivars – to it's increasing. Time of maintaining in sterile culture and the number of passages practically don't have influence over regenerative abilities of lilac cv. “Violetta”.

Key words: *Syringa vulgaris* L., thidiazuron, N6-(Δ^2 -Isopentenyl) adenine, micropropagation.

Acknowledgement. The study was supported by scientific program “The study of regularities of morphogenesis and formation of productivity elements under the influence of environment factors; elaboration of principles of morphophysiological classification of plants” (AAAA-A16-116021660105-3) and was carried out with financial support of RSF (project № 14-50-00029 (“Plants”)).

¹ Churikova Olga Albertovna – PhD, senior research assistant of the Department Higher Plants, Biological Faculty, Moscow State University(ochurikova@yandex.ru); ² Krinitsina Anastasiya Alexandrovna – PhD, senior research assistant of the Department Higher Plants, Biological Faculty, Moscow State University (krinitsina@msu-botany.ru).

УДК 582.28 : 582.542.11 : 581.557

КОЛОНИЗАЦИЯ РАЗЛИЧНЫХ ОРГАНОВ *FESTUCA GIGANTEA* (L.) VILL. ЭНДОФИТНЫМИ ГРИБАМИ

Е.Г. Попкова¹, Е.Ю. Благовещенская²

Представлены результаты изучения развития мицелия в разных частях растений овсяницы гигантской (*Festuca gigantea* (L.) Vill.), произрастающих на территории Звенигородской биологической станции имени С.Н. Скадовского (МГУ). Показано наличие грибного мицелия во влагищах листьев, семенах и корнях. Обнаружено формирование эндوفитом тонких гиф диаметром 0,7 мкм в корнях и в зародышевой части семени, в то время как диаметр гиф во влагищах листьев и в алейроновом слое семени составляет 1,5–1,8 мкм. В стеблях эндوفитного мицелия не выявлено, что, вероятно, вызвано отмиранием грибных гиф при физиологическом старении тканей.

Ключевые слова: эндوفитные грибы, овсяница гигантская, *Festuca gigantea*, Звенигородская биологическая станция имени С.Н. Скадовского (МГУ).

Эндوفитизм как симбиотический образ жизни известен для очень многих групп грибов и бактерий (Schulz, Boyle, 2006; Широких, 2008; Проворов, Воробьев, 2013; Проворов, Штарк, 2014; Hardoimetal., 2015; Yadav, Yadav, 2017). При том, что эндوفитные грибы отмечены у очень широкого круга хозяев (Schulz, Boyle, 2006; Rodriguez et al., 2009), наибольшее внимание привлекают эндوفиты злаков, имеющие существенное прикладное значение. С одной стороны, кормовые злаки, несущие эндوفитную инфекцию, могут быть причиной тяжелых заболеваний скота (Fribourg et al., 1991; Lezica et al., 2009; Попкова, Благовещенская, 2017), с другой стороны, грибной симбионт может повышать устойчивость хозяина к различным стрессирующим факторам (Malinowski, Belesky, 2000; Zhang, Nan, 2007; Благовещенская и др., 2009; Mirzahosseini et al., 2014). Кроме того, эндوفиты злаков широко представлены в природе (Faeth, 2002; Zabalgoeazcoa et al., 2003; Kirkby et al., 2011; Iannone et al., 2011; Semmartin et al., 2015; Благовещенская, Попкова, 2016) и их изучение позволяет получить данные о биологии симбиозов в целом, что в последние годы привлекает внимание многих ученых (Faeth, 2002; Тихонович, Проворов, 2007; Савинов, 2012).

Эндوفитный мицелий в злаках локализован преимущественно под адаксиальным эпидермисом влагищ листьев, что используется при цитологическом определении присутствия

эндوفитных грибов (Bacon et al., 1977). При развитии генеративных побегов эндوفит прорастает в развивающееся семя, и таким образом происходит вертикальное распространение инфекции (Clay, Schardl, 2002; Благовещенская, Дьяков, 2005). В отдельных исследованиях показано, что гифы эндوفитов могут заходить также и в листовую пластинку (Благовещенская, 2006), а при изучении проростков отмечено, что мицелий потенциально способен проникать и в корни растений (Azevedo, Welty, 1995; Благовещенская, 2006).

Ранее в семенах овсяницы гигантской (*Festuca gigantea* (L.) Vill.), произрастающей на территории Звенигородской биологической станции имени С.Н. Скадовского (ЗБС МГУ), было обнаружено присутствие эндوفитных грибов, выделенных в чистую культуру и определенные как *Epichloe festucae* Leuchtm., Schardl et M.R. Siegel (Благовещенская, Попкова, 2016). Настоящая работа посвящена изучению колонизации эндوفитными грибами различных органов данного вида злаков.

Материалы и методы

Для анализа использовали дикорастущие растения овсяницы гигантской на стадии формирования семян, произрастающие на территории ЗБС МГУ в популяции, где ранее был отмечен 100%-й уровень зараженности эндوفитами (7-й квартал).

¹ Попкова Екатерина Геннадиевна – аспирант кафедры микологии и альгологии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (kattyworld@yandex.ru); ² Благовещенская Екатерина Юрьевна – ст. науч. сотр. кафедры микологии и альгологии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (kathryn@yandex.ru).

Исследование проводили с помощью светового микроскопа «LEICA DM 500» (СМ), сканирующего электронного микроскопа «Jeol GSM» (СЭМ) и трансмиссионного электронного микроскопа «JEM-100В» (ТЭМ). При работе со световым микроскопом проводили окрашивание анилиновым синим.

Результаты и обсуждение

Листья. Мицелий эндофитных грибов был обнаружен в листовых влагалищах всех обследованных растений непосредственно под адаксиальным эпидермисом (рис. 1, А). Гифы почти не ветвятся, идут по межклетникам, не образуя гаусторий и не повреждая клетки растения-хозяина. Диаметр гиф составляет 1,5–1,8 мкм, что делает их практически незаметными при анализе поперечных срезов растений с помощью световой микоскопии. В случае рыхлого расположения клеток растения отдельная гифа растет вдоль клеточной стенки одной из клеток (рис 1, Б, В). Прикрепление гифы осуществляется за счет выделения полисахаридной слизи, что хорошо заметно при рассмотрении срезов зараженного растения с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (рис. 1, Г).

Так происходит полная колонизация листьев овсяницы эндофитными грибами. При этом видимые признаки угнетения растений отсутствуют, а при микроскопировании тканей не отмечено каких-либо патологических изменений клеток хозяина.

Семена. Зараженность обследованных семян составляет 72%, т.е. в отличие от предшествующих лет растения частично дали семена, свободные от эндофитной инфекции. В зараженных семенах мицелий, как это свойственно эндофитам и других растений, приурочен преимущественно к алейроновому слою семени (рис. 2, А). Диаметр гиф эндофита в алейроновом слое составляет 1,5–1,8 мкм. Тем не менее, в зародыше также присутствует грибной мицелий. Причем в отличие от гиф, заселяющих листья, и от гиф, развивающихся в алейроновом слое, мицелий здесь обильно ветвится, формируя анастомозирующую сеть (рис. 2, Б). Довольно необычно то, что гифы, образующие в зародыше настоящее мицелиальное сплетение, существенно тоньше гиф, колонизирующих вегетативные органы. Диаметр гиф в данном случае составляет в среднем 0,7 мкм, хотя для грибов минимальным считается размер 1 мкм.

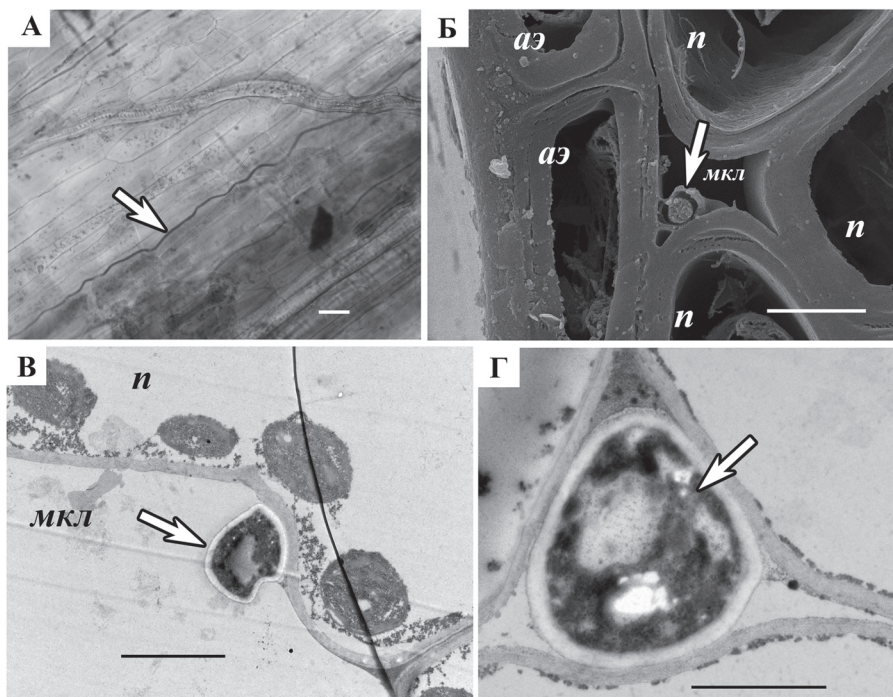


Рис. 1. Эндофитный мицелий среди клеток влагалища листа овсяницы гигантской: А – срыв адаксиального эпидермиса, СМ (масштабная линейка 20 мкм); Б – срез влагалища листа, СЭМ (масштабная линейка 5 мкм); В и Г – ТЭМ (масштабная линейка 2 и 1 мкм соответственно). Белыми стрелками указаны гифы гриба, *аэ* – клетки адаксиального эпидермиса, *п* – клетки паренхимы листа, *мкл* – межклеточное пространство

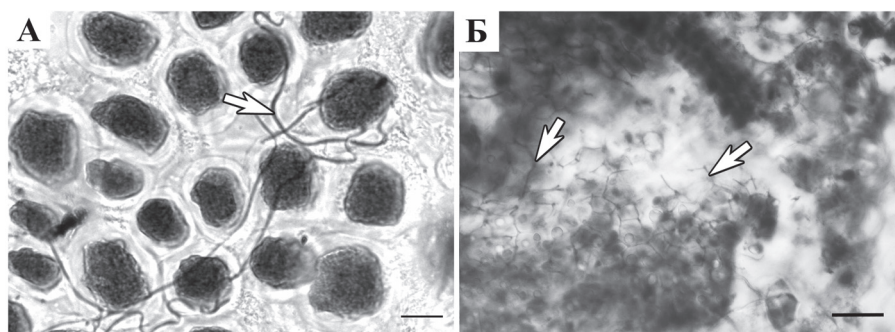


Рис. 2. Эндофитный мицелий в семени овсяницы гигантской (СМ): А – алейроновый слой семени, давленный препарат (масштабная линейка – 20 мкм); Б – срез зародыша овсяницы гигантской (линейка – 10 мкм). Стрелками указаны гифы эндофита

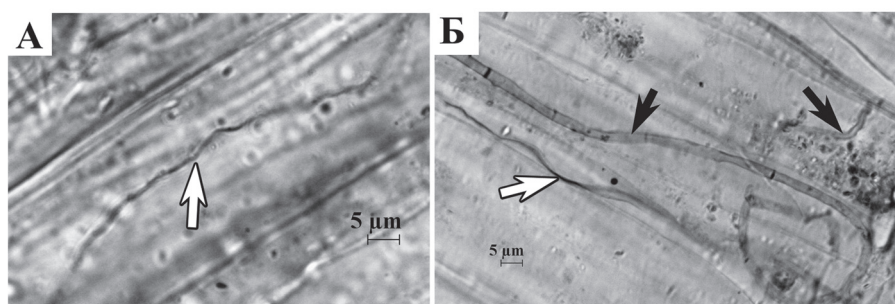


Рис. 3. Мицелий в корнях овсяницы гигантской (СМ): А – эндофитный мицелий (белая стрелка); Б – эндофитная гифа (белая стрелка), растущая рядом с гифами микоризного гриба (черные стрелки). Масштабная линейка 5 мкм

Стебли. При изучении срезов стеблей генеративных побегов не выявлено присутствие эндофитного мицелия ни в одном из обследованных образцов. Эти результаты обескураживают, так как при наличии грибных гиф в листьях и в семенах было бы логичным ожидать, что на «промежуточной позиции», являющейся переходом от одного локалитета к другому, тоже должен присутствовать эндофит. Предположительно, это можно объяснить следующим. Во-первых, существует вероятность того, что мицелий был настолько скуден, что случайным образом был не замечен при микроскопии исследованных образцов. Но более вероятным кажется другое объяснение. На стадии созревания семян соломина злаков желтеет и хотя листья остаются зелеными, продолжая активный фотосинтез, в стебле происходит частичное отмирание физиологически активных тканей, что может приводить к одновременному отмиранию гиф эндофитных грибов, представляющих собой сильно специализированные биотрофы. В этом случае отсутствие мицелия в стебле свидетельствует о его физиологическом старении.

Корни. Изучение подземных частей растения выявило присутствие эндофитного мицелия в кор-

нях (рис. 3, А). По характеру роста этот мицелий соответствует мицелию, колонизирующему листья злаков, когда гифы идут по межклетникам и практически не ветвятся. Но оказалось, что эти гифы очень тонкие (0,7 мкм в диаметре), как и мицелий в зародыше злака. Ранее именно такой размер был показан при колонизации корней овсяницы луговой эндофитным грибом в условиях гидропонной культуры (Попкова, 2014), именно поэтому мы можем предположить, что этот мицелий действительно относится к тому же самому грибу, который обнаружен в листьях.

Кроме того, в корнях овсяницы гигантской обнаружено наличие везикулярно-арбускулярной микоризы, что в целом характерно для злаков. Для микоризного гриба отмечены как везикулы, так и арбускулы, причем в ряде случаев эндофитный и микоризный мицелии располагаются в непосредственной близости (рис. 3, Б) и, по всей вероятности, какого-либо антагонизма между ними не происходит.

Заключение

Таким образом, эндофитные грибы колонизируют практически все органы овсяницы луговой,

в том числе и подземную часть растения. В ряде случаев отмечено формирование тонкого мицелия (0,7 мкм в диаметре). Развитие гриба происходит по межклетникам, не вызывая видимых повреждений клеток растения-хозяина.

Скорее всего, в данном случае мы имеем дело с устойчивой и давно сложившейся ассоциацией эндофит-растение. Насколько широко распространены подобные симбиотические взаимоотношения между овсяницей гигантской и эн-

дофитными грибами, к сожалению, ничего не известно. Информации по эндофитам дикорастущих злаков, особенно на территории России, в настоящее время довольно мало. Возможно, встречаемость подобных симбиозов существенно недооценена в связи с отсутствием подобного рода исследований. При этом наличие эндофита может оказывать значительное влияние на биологию растения-хозяина и на функционирование растительных сообществ в целом.

Работа выполнена в рамках Государственного задания, части 2 п. 01 10 (тема № АААА-А16-116021660084-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Благовецкая Е.Ю. Эндофитные грибы злаков. Дис. ... канд. биол. наук. М., 2006. 138 с. [*Blagoveshchenskaya E.Yu. Endofitnye griby zlakov. Dis. ... kand. biol. nauk. M., 2006. 138 s.*].
- Благовецкая Е.Ю., Дьяков Ю.Т. Эндофитные грибы злаков // Микология и фитопатология. 2005. Т. 39. № 3. С. 1–15 [*Blagoveshchenskaya E.Yu., Dyakov Yu.T. Fungal endophytes of cereal grasses // Mikologiya i fitopatologiya. 2005. T. 39. № 3. S. 1–15.*].
- Благовецкая Е.Ю., Костенко Н.Ю., Разгуляева Н.В. Влияние условий полива на зараженность овсяницы луговой (*Festuca pratensis*) эндофитным грибом *Neotyphodium uncinatum* // Микология и фитопатология. 2009. Т. 43. № 4. С. 324–330. [*Blagoveshchenskaya E.Yu., Kostenko N.Yu., Razgulyaeva N.V. The influence of watering conditions on endophyte infection level of meadow fescue (Festuca pratensis) by Neotyphodium uncinatum // Mikologiya i fitopatologiya. 2009. T. 43. № 4. S. 324–330.*].
- Благовецкая Е.Ю., Попкова Е.Г. Новые находки эндофитных грибов. Короткое сообщение // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 2016. Т. 2. С. 17–18. [*Blagoveshchenskaya E.Yu., Popkova E.G. New findings of endophytic fungi: brief note // Moscow University biological sciences bulletin. 2016. Vol. 71. N 2. P. 80–81.*].
- Попкова Е.Г. Эндосимбиотические грибы злаков на территории Москвы и Московской области // Бюл. Оренбургского научного центра УрО РАН. 2014. № 3. С. 10. [*Popkova E.G. Endosymbioticheskie griby zlakov na territorii Moskvy i Moskovskoi oblasti // Byul. Orenburgskogo nauchnogo tsentra UrO RAN. 2014. № 3. S. 10.*].
- Попкова Е.Г., Благовецкая Е.Ю. Алкалоиды грибов-эндофитов злаков и их влияние на травоядных животных // Микология и фитопатология. 2017. Т. 51. № 1. С. 5–14 [*Popkova E.G., Blagoveshchenskaya E.Yu. Alkaloids of grass endophytes and their effects on herbivores // Mikologiya i fitopatologiya. 2017. T. 51. № 1. S. 5–14.*].
- Проворов Н.А., Воробьев Н.И. Макроэволюция симбиоза как самоорганизация надвидовой системы, контролируемая естественным отбором // Успехи совр. биологии. 2013. Т. 133. № 1. С. 35–49 [*Provorov N.A., Vorob'ev N.I. Makroevolyutsiya simbioza kak samoorganizatsiya nadvidovoi sistemy, kontroliruemaya*
- estestvennym otborom // Uspekhi sovr. biologii. 2013. T. 133. № 1. S. 35–49.*].
- Проворов Н.А., Штарк О.Ю. Направленная эволюция грибов и растений в симбиотических системах // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48. № 3. С. 151–160. [*Provorov N.A., Shtark O.Yu. Napravlennaya evolyutsiya gribov i rastenii v simbioticheskikh sistemakh // Mikologiya i fitopatologiya. 2014. T. 48. № 3. S. 151–160.*].
- Савинов А.Б. Аутоценоз и деоценоз как симбиотические системы и биологические категории // Журнал общей биологии. 2012. Т. 73. № 4. С. 284–301 [*Savinov A.B. Autotsenoz i demotsenoz kak simbioticheskie sistemy i biologicheskie kategorii // Zhurnal obshchei biologii. 2012. T. 73. № 4. S. 284–301.*].
- Тихонович И.А., Проворов Н.А. Кооперация растений и микроорганизмов: новые подходы к конструированию экологически устойчивых агросистем // Усп. совр. биологии. 2007. Т. 127. № 4. С. 339–357 [*Tikhonovich I.A., Provorov N.A. Kooperatsiya rastenii i mikroorganizmov: novye podkhody k konstruirovaniyu ekologicheski ustoichivyykh agrosistem // Usp. sovr. biologii. 2007. T. 127. № 4. S. 339–357.*].
- Широких А.А. Совместная эволюция растений и микроорганизмов // Теор. и прикл. экология. 2008. № 2. С. 4–15 [*Shirokikh A.A. Sovmestnaya evolyutsiya rastenii i mikroorganizmov // Teor. i prikl. ekologiya. 2008. № 2. S. 4–15.*].
- Azevedo M.D., Welty R.E. A study of fungal endophyte *Acremonium coenophialum* in the roots of tall fescue seedlings // *Mycologia*. 1995. Vol. 87. P. 289–297.
- Bacon C.W., Porter J.K., Robbins J.D., Luttrell E.S. Epichloë typhina from toxic tall fescue grasses // *Applied and Environmental Microbiology*. 1977. Vol. 34. P. 576–581.
- Clay K., Schardl C.L. Evolutionary origin and ecological consequences of endophyte symbioses with grasses // *American Naturalist*. 2002. Vol. 160. P. 99–127.
- Faeth S.H. Are endophytic fungi defensive plant mutualists? // *Oikos*. 2002. Vol. 98. P. 25–36.
- Fribourg H.A., Hoveland C.S., Gwinn K.D. Tall fescue and the fungal endophyte – a review of current knowledge // *Tennessee Farm and Home Science*. 1991. P. 30–37.
- Hardoim P.R., van Overbeek L.S., Berg G., Pirttilä A.M., Compant S., Campisano A., Döring M., Sessitsch A. The hidden world within plants: ecological and evolutionary considerations for defining functioning of microbial endo-

- phytes // Microbiology and Molecular Biology Reviews. 2015. Vol. 79. P. 293–320.
- Iannone L.J., White J.F.Jr., Giussani L.M., Cabral D., Novas M.V. Diversity and distribution of Neotyphodium-infected grasses in Argentina // Mycological Progress. 2011. Vol. 10. P. 9–19.
- Kirkby K.A., Pratley J.E., Hume D.E., Faville M.J., An M., Wu H. Incidence of endophyte Neotyphodium occultans in Lolium rigidum from Australia // Weed Research. 2011. Vol. 51. P. 261–272.
- Lezica F.P., Filip R., Gorzalczyk S., Ferraro G., de Erausquin G.A., Rivas C., Ladaga G.J.B. Prevalence of ergot derivatives in natural ryegrass pastures: detection and pathogenicity in the horse // Theriogenology. 2009. Vol. 71. P. 422–431.
- Malinowski D.P., Belesky D.P. Adaptations of endophyte-infected cool-season grasses to environmental stresses: mechanisms of draught and mineral stress tolerance // Crop Science. 2000. Vol. 40. P. 923–940.
- Mirzakhosseini Z., Shabani L., Sabzalil M.R., Sharifi-Tehrani M. Neotyphodium endophytes may increase tolerance to Ni in tall fescue // European Journal of Soil Biology. 2014. Vol. 63. P. 33–40.
- Rodriguez R.J., White J.F., Arnold A.E., Redman R.S. Fungal endophytes: diversity and functional roles // New phytologist. 2009. Vol. 185. P. 314–330.
- Schulz B., Boyle C. The endophytic continuum // Mycological Research. 2006. Vol. 109. P. 661–686.
- Semmartin M., Omacini M., Gundel P.E., Hernández-Agramonte I.M. Broad-scale variation of fungal-endophyte incidence in temperate grasses // J. Ecology. 2015. Vol. 103. P. 184–190.
- Zabalgogezcoa I., Vázquez de Aldana B.R., García Ciudad A., García Criado B. Fungal endophytes in grasses from semi-arid permanent grasslands of western Spain // Grass and Forage Science. 2003. Vol. 58. P. 94–97.
- Zhang Y.P., Nan Z.B. Growth and anti-oxidative systems changes in Elymus dahuricus is affected by Neotyphodium endophyte under contrasting water availability // Journal of Agronomy and Crop Science. 2007. Vol. 193. P. 377–386.
- Yadav A., Yadav K. Exploring the potential of endophytes in agriculture: a minireview // Advances in Plants & Agriculture Research. 2017. Vol. 6. P. 102–106.

Поступила в редакцию / Received 11.04.2019
Принята к публикации / Accepted 19.06.2019

FUNGAL ENDOPHYTE COLONIZATION WITHIN DIFFERENT ORGANS OF *FESTUCAGIGANTEA* (L.) VILL.

E.G. Popkova¹, E.Yu. Blagoveshchenskaya²

This paper presents the results of the investigations of fungal endophyte colonization within different organs of giant fescue (*Festuca gigantea* (L.) Vill.). The study was conducted on the territory of Skadovsky Zvenigorod Biological Station (ZBS MSU) where an endophyte-infected population of giant fescue had previously been found. Fungal hyphae were detected in leaves, seeds and roots. Special thin hyphae (0.7 mkm diam) were found to colonize both roots and embryos of seeds, while the diameter of the hyphae in the leaf sheaths and in the aleurone layer of the seed varied from 1.5 to 1.8 mkm. No mycelia were found in stems which is conceivably due to the death of fungal hyphae during physiological aging of plant tissues.

Key words: fungal endophytes, giant fescue, *Festuca gigantea*, Zvenigorod Biological Station.

Acknowledgement. The study was performed within the scope of the State Task (part 2, 0110, AAAA-A16-116021660084-1).

¹ Popkova Ekaterina Gennadiyevna, Department of Mycology and Algology, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University (kattyworld@yandex.ru); ² Blagoveshchenskaya Ekaterina Yurjevna, Department of Mycology and Algology, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University (kathryn@yandex.ru).

Biological series
Volume 124. Part 5
2019

C O N T E N T S

<i>Romanov A.A., Melikhova E.V.</i> Analysis of the Current Distribution of Birds in the Mountains of North-East Asia	3
<i>Arapova M.Yu., Kamayev I.O., Galinskaya T.V.</i> The Current State of Diagnostic Methods for Quarantine Species of Fruit Flies (Diptera, Tephritidae) of the Russian Federation and the Eurasian Economic Union	18
<i>Maximov S.A., Marushchak V.N., Dorofeeva L.M.</i> On the Outbreak Mechanism of Black-Veined White <i>Aporia crataegi</i> (L.) (Lepidoptera, Pieridae) in the Urals	24
<i>Nikitsky N.B., Korolkova I.O.</i> Some of the Features of a Selection of Rare and Endangered Species of the Beetles for the Red Data book of the Moscow Region and their Distribution Across the Territory	34
<i>Zhmylev P.Yu., Lazareva G.A., Morozova O.V., Tatarenko I.V.</i> Root Sprouting Plants: Insight of Agenda	40
<i>Churikova O.A., Krinitsina A.A.</i> The Influence of Nutritive Medium Composition and Thidiazuron on Realization of Morphogenetic Potential <i>in vitro</i> of Different Lilac Cultivars	55
<i>Popkova E.G., Blagoveshchenskaya E.Yu.</i> Fungal Endophyte Colonization within Different Organs of <i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.	65

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

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

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

Рукописи по зоологии следует направлять Свиридову Андрею Валентиновичу по электронной почте на адрес: sviridov@zmmu.msu.ru.

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

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

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

Правила оформления рукописи

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

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

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

Боброев Е.Г. Лесобразующие хвойные СССР. Л., 1978. 189 с.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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