

БЮЛЛЕТЕНЬ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 126, вып. 1 **2021** Январь — Февраль
Выходит 6 раз в год

BULLETIN OF MOSCOW SOCIETY OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 126, part 1 **2021** January — February
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С О Д Е Р Ж А Н И Е

Монахова М.А., Сайфутдинова З.Н., Кокаева З.Г. Генетические аспекты синдрома массовой гибели пчелы медоносной (<i>Apis mellifera</i>)	3
Хряпин Р.А. Новый вид <i>Catops</i> Paykull (Coleoptera, Leiodidae, Cholevinae) из Западного Ирана	20
Носова М.Б., Волкова Е.М., Столяров Е.В. Трансформация растительности в зоне широколиственных лесов в течение 4000 лет по палинологическим данным болота «Быковка» (Тульская область)	27
Жирнова Т.В. Ритм сезонного развития и особенности плодоношения <i>Neottianthe cucullata</i> (Orchidaceae) в условиях Башкирского заповедника (Южный Урал)	40

Памятные даты

Курченко Е.И., Нотов А.А., Савиных Н.П., Викторов В.П., Григорьева Н.М., Костина М.В., Барабаницкова Н.С. Нина Ивановна Шорина и ее вклад в ботанику и образование (16.04.1933–26.01.2020)	53
--	----

УДК 638.12

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СИНДРОМА МАССОВОЙ ГИБЕЛИ ПЧЕЛЫ МЕДОНОСНОЙ (*APIS MELLIFERA*)

М.А. Монахова¹, З.Н. Сайфутдинова², З.Г. Кокаева³

Явление коллапса свидетельствует о разрушении защитных механизмов иммунной системы пчелы медоносной. Этому способствуют методы пчеловодства, а также антропогенное загрязнение среды обитания. Медоносная пчела обладает мощной, многоуровневой и многокомпонентной, системой антивирусной и антибактериальной защиты от паразитов и патогенов. Основой этой системы является врожденный индивидуальный и социальный иммунитет, а также приобретенный адаптивный иммунитет. В процессе domestikации генофонд медоносной пчелы подвергся существенной реорганизации. Этому способствовала массовая бессистемная гибридизация, интродукция южных пород на север, а также влияние факторов экологического стресса. В результате замены естественного отбора искусственным произошло изменение вектора отбора, с устойчивости на медовую продуктивность. Это привело к утрате ряда важных генов, системы генетического контроля процессов адаптации, а также иммунитета. Экологический стресс оказывает эпигенетическое воздействие на генетическую систему медоносной пчелы, вызывая репрограммирование генома. В результате происходит нарушение механизмов иммунной защиты, а также снижение общей жизнеспособности. Генетической стратегией предотвращения коллапса является сохранение генофонда аборигенной темной лесной пчелы как источника генетических систем адаптации. Важной задачей является защита пчелы медоносной от факторов экологического стресса антропогенного происхождения.

Ключевые слова: пчела медоносная, коллапс, иммунитет, генофонд, экологический стресс, эпигенетика.

Пчеловодство XXI в. характеризуется массовой гибелью медоносных пчел (*Apis mellifera*). Нарастающие масштабы разрушения популяции, потеря колоний, коллапс пчелиных семей (КПС) становятся все более распространенными во всем мире явлением. В связи со значительной ролью медоносной пчелы в поддержании устойчивости биоценозов резкое уменьшение популяции пчел рассматривается как проблема планетарного масштаба.

Пчелы являются главными опылителями растений как в естественных, так и искусственных экосистемах, и таким образом вносят значительный вклад в поддержание не только видового биоразнообразия, но и продовольственного обеспечения человечества. Благодаря деятельности пчел производится треть продовольствия, потребляемого человечеством. Пчелы дают человеку ценнейший диетический и лечебный продукт – мед, а также биологически

активные продукты – пыльцу, пергу, прополис, маточное молочко, пчелиный яд и др.

Мировая наука называет множество причин КПС, однако главная причина заключается в заболеваниях вирусной, бактериальной и грибковой природы. Комплексное поражение пчелиных семей смешанной патологии (варрооз, аскосфероз, нозематоз, гнильцы, вирусы) значительно усложняет проведение лечебно-профилактических работ на пасеках. Особое распространение получили заболевания вирусной природы, в настоящее время описано более 20 РНК-содержащих вирусов, поражающих пчелиные семьи. Многочисленные исследования вирусной патологии пчел в основном посвящены методам диагностики, молекулярным механизмам распознавания вирусов и ответной реакции организма. Было обнаружено, что степени патологии значительно различаются – от простого бессимптомного вирусонасительства до

¹ Монахова Маргарита Александровна, биологический факультет МГУ, кафедра генетики (monakhova@list.ru); ² Сайфутдинова Зифа Низамовна, ФГБНУ Федеральный научный центр – Всероссийский научно-исследовательский институт экспериментальной ветеринарии им. К.И. Скрябина и Я.Р. Коваленко, лаборатория болезни пчел (zsaifutdin@yandex.ru); ³ Кокаева Зарема Григорьевна, биологический факультет МГУ, кафедра генетики (zaremak@inbox.ru).

яркой манифестации заболевания, приводящей к гибели пчелиной семьи. В результате удалось обнаружить два важных явления: 1) существование межпородных различий в устойчивости к вирусам; 2) существование популяций особей, которые не проявляют признаков вирусных заболеваний, но являются, тем не менее, скрытыми вирусоносителями.

Становится все более очевидным, что степень вирулентности определяется не только особенностями вирусного генома, но в значительной мере генотипом хозяина, а также условиями среды обитания (Simone-Finstrom et al., 2016). К сожалению, при определении стратегии предотвращения массовой гибели пчел этим направлениям уделено недостаточно внимания. Несмотря на то, что медоносные пчелы обладают мощным многокомпонентным механизмом иммунитета (антивирусной и антибактериальной защиты), в последнее время повсеместно отмечается резкое снижение уровня устойчивости к биотическим и абиотическим факторам среды, способствующее проявлению коллапса (DeGrandi-Hoffman et al., 2015).

Цель настоящей работы – анализ генетически детерминированных механизмов индивидуального и социального иммунитета, а также оценка влияния генетических факторов и эпигенетического воздействия среды обитания на процесс адаптации пчелы медоносной.

Генофонд пчелы медоносной в процессе доместикации

Медоносная пчела обладает широким диапазоном и уровнем естественной устойчивости, сформировавшимся в процессе эволюции вида. Это позволило ей распространиться на все континенты, за исключением Антарктиды. Возникает вопрос: почему же искусственно созданные популяции с генетически детерминированными и эволюционно закрепленными механизмами адаптации в условиях интенсивного пчеловодства не могут реализовать свой наследственный потенциал?

Необходимо учитывать, что процесс доместикации пчел сопровождался изменением условий их обитания, связанных с переселением диких пчел из дупла в улей, в результате чего в процессе адаптации происходят функциональные и генетические перестройки всех защитных механизмов. Ниже мы рассмотрим наиболее важные элементы доместикации, которые способствовали изменению генетической

структуры естественных популяций и привели к ослаблению природной устойчивости пчелиных семей.

Замена естественного отбора искусственным. В результате доместикации естественный отбор (как основной эволюционно сложившийся механизм адаптации) был заменен искусственным отбором. Пчела потеряла свою самостоятельность, так как многие жизненные процессы стали осуществляться при непосредственном или косвенном участии человека. Искусственный отбор сделал пчелу менее устойчивой к абиотическим и биотическим факторам окружающей среды, так как вектор отбора в основном был направлен на увеличение медовой продуктивности. Этому способствовали приемы техники, так называемого рационального пчеловодства, характеризующиеся постоянным вмешательством в жизнь пчелиной семьи (Богуславский, 2019).

Частые осмотры пчелиной семьи отрицательно влияют на ее развитие и приводят к снижению медовой продуктивности. Постоянно проводимые профилактические лечения с применением антибиотиков и других лекарственных средств препятствуют становлению естественной устойчивости пчел. Еще одним фактором, мешающим проявлению действия естественного отбора, является зимовка в подогреваемых помещениях, что способствует выживанию ослабленных семей.

Массовая бессистемная гибридизация пчел. Одной из основных генетических предпосылок гибели пчел является бессистемная метизация, связанная с массовой межпородной гибридизацией северных и южных пород. Это приводит к появлению межпородных гибридов с низкой зимостойкостью, а также пониженной специфической и неспецифической устойчивостью, что вызывает разрушение эволюционно закрепленных генетических систем адаптации. Геном каждого вида пчелы медоносной представляет собой не просто совокупность генетических элементов гаплоидного набора хромосом, а является совокупностью генов, объединенных в общую систему, для которой характерна упорядоченная структурно-пространственная и временная организация функционально связанных между собой элементов.

В многочисленных исследованиях, проведенных на модельном генетическом объекте *D. melanogaster* (на природных и экспериментальных популяциях), было показано, что процесс

экологической адаптации всегда сопровождается структурной реорганизацией цитогенетической системы, в первую очередь, инверсиями. Инверсии представляют собой структурные реорганизации хромосом, при которых отдельные участки переворачиваются на 180°. Это приводит к известному генетическому явлению, получившему название «эффект положения», при котором происходит нарушение функционирования гена при изменении его положения в системе хромосомы (Дубинин, Тиняков, 1947). Инверсионный полиморфизм (как механизм адаптации) следует отнести к разряду общебиологических явлений, характерных также и для популяций пчелы медоносной (Christmas et al., 2019). Так, в работах сербских авторов (Stanimirovic et al., 2005) на географически изолированных популяциях пчелы было обнаружено, что процесс экологической адаптации сопровождается структурными реорганизациями хромосом.

В результате межпородной гибридизации в гибридном хромосомном наборе объединяются цитогенетические системы с разным уровнем инверсионного полиморфизма, что существенно осложняет взаимодействие функционально связанных аллелей. В ряде случаев несбалансированность инверсий у гибридов нарушает процесс расхождения хромосом в мейозе, что приводит к появлению генетически несбалансированных гамет и, как следствие, к частичной стерильности. В дальнейшем для гармонизации функционирования генетической системы в пространстве и времени требуется длительный период отбора наиболее оптимальных для данной среды вариантов.

Примером разрушения адаптационных комплексов в процессе межпородной гибридизации служит ситуация с темной европейской пчелой (Ильясов и др., 2015). В последние десятилетия отмечается существенное сокращение ареала ее распространения с возможным исчезновением подвида в результате массовой интрогрессии генофондов других подвидов. Из признанных 30 европейских подвидов медоносной пчелы *Apis mellifera* только один (*Apis mellifera mellifera* L.) приспособлен к жизни в условиях экстремально низких температур, длительных (6–7 месяцев) зимовок и критически короткого периода летнего медосбора. Генофонд аборигенной темной лесной пчелы *A. m. mellifera* является в настоящее время источником уникальных генетических комбинаций

и ценных свойств адаптаций. Поэтому среднерусская пчела представляет национальное богатство России и нуждается в государственной охране (Ильясов и др., 2015; Кривцов, 2016).

Инбридинг как один из методов пчеловодства. Наряду с другими технологическими методами близкородственное разведение способствует массовому переходу вредных рецессивных мутаций из гетерозиготного в гомозиготное состояние и таким образом позволяет им реализоваться в виде признаков, ослабляющих силу пчелиной семьи.

Эффект близкородственного разведения особенно заметен в отношении множественных половых аллелей, когда гомозиготное состояние аллелей приводит к появлению нежизнеспособных диплоидных трутней, создавая картину пестрого расплода (Монахова, 2019). В природе пчелиная матка не спаривается с трутнями из своего рода. Однако в современных условиях пчеловодства родство может усиливаться в связи с длительным родственным разведением на изолированных пасеках.

Замена естественного роения искусственным. Естественный процесс роения сопровождается закладкой многочисленных маточников, в которых развиваются молодые матки, при этом число маточников может достигать нескольких десятков в одном улье. Затем следует деление семьи, часть пчел покидает улей вначале со старой, а в дальнейшем и с молодыми матками. Процесс роения следует рассматривать как механизм адаптации, направленный на увеличение генетического разнообразия и последующего отбора наиболее приспособленных особей. Значение этого явления заключается в создании условий для увеличения генетической комбинаторики генотипов молодых маток и селективного отбора. Это создается, с одной стороны, путем меж- и внутривидовых рекомбинаций при образовании материнских половых клеток, а с другой – разнообразием отцовских генотипов. Таким образом, большой спектр генетического разнообразия еще неоплодотворенных яиц усиливается после оплодотворения в условиях полиандрии, когда матка спаривается с несколькими трутнями. Отбор маток осуществляемый как рабочими пчелами, так и в результате борьбы между матками, носит приспособительный характер, поскольку в семье остается только одна матка, которая обладает наилучшими физиологическими характеристиками и высокой яйценоскостью. За-

кладывание большого числа маточников в процессе роения – прогрессивное явление, дающее преимущество виду. Чем больше генетическое разнообразие маток, тем больше возможности для естественного отбора наиболее приспособленных вариантов и процветания вида в целом (Монахова, 2008).

Уничтожение трутнёвого расплода. Одним из приемов рационального пчеловодства стало вырезание трутнёвого расплода в целях экономии запасов меда и борьбы с клещом Варроа. Эта негативная тенденция усиливается в связи с использованием трутневого гомогената в качестве активных биологических добавок. Необходимо учитывать, что функции трутней в пчелиной семье не исчерпываются их участием в оплодотворении. Гаплоидный геном трутня представляет собой естественный полигон для элиминации вредных рецессивных мутаций, и таким образом создается условие для очищения популяции от генетического груза. Именно на уровне гаплоидного генома трутней идет отбор наиболее приспособленных к конкретным условиям существования генетических комбинаций (Монахова, 2008).

Иммунитет – основа защитной системы. Типы иммунитета

Медоносная пчела обладает мощной, многоуровневой и многокомпонентной системой защиты от паразитов и патогенов среды обитания. Основой этой системы служит врожденный индивидуальный и социальный иммунитет, обеспечивающий защиту не только на уровне отдельного организма, но и на надорганизменном уровне, т.е. семьи в целом (Larsen, et al. 2019). Наряду с врожденным иммунитетом у пчелы медоносной в последнее время обнаружена также система приобретенного, адаптивного, иммунитета, получившая название «трансгенерационный иммунный прайминг».

Для изучения иммунитета пчелы большое значение имели исследования иммунных механизмов на модельном генетическом объекте – плодовой мушке *Drosophila melanogaster*. Эти исследования позволили изучить механизмы распознавания патогенов, иммунной сигнализации и реакции против патогенов.

Завершение полного секвенирования генома дрозофилы в 2000 г. существенно расширило представление о молекулярных основах иммунных систем. Эти исследования имели большое значение для изучения врожденного иммуните-

та не только пчелы медоносной, но и человека, так как многие иммунные механизмы являются для них общими. Полное секвенирование генома *Apis mellifera* в 2006 г. позволило провести сравнительный межгеномный анализ (The Honeybee Genome Sequencing Consortium 2006). Несмотря на то, что эволюционные ветви дрозофилы и пчелы разошлись 300 млн лет назад, их система генетического контроля иммунитета сохранила много общего, среди генов иммунитета обнаружено много ортологов. (Grimaldi et al. 2005)

Характеристика иммунных систем пчелы медоносной

Индивидуальная иммунная система включает в себя физические барьеры, клеточные и гуморальные реакции, которые носят универсальный характер и позволяют пчелам защищаться от широкого спектра инфекционных и паразитарных организмов. Защитные механизмы иммунной системы пчел включают в себя сигнальные пути, рецепторы распознавания патогенов и эффекторы врожденной иммунной системы. Хотя иммунная система *Apis mellifera* очень похожа на иммунную систему *Drosophila melanogaster*, пчелы имеют примерно одну треть иммунных генов, общих с дрозофилой, которые сгруппированы в 17 семействах (Evans et al. 2006) (Lourenço et al. 2013). Относительно небольшое число генов является, вероятно, следствием того, что у *A. mellifera* хорошо развит социальный иммунитет. Эта стратегия защиты снижает давление на индивидуальную иммунную систему пчел. Однако медоносные пчелы имеют больше генов для рецепторов запаха, а также специфические гены, которые регулируют сбор пыльцы и нектара, что связано с их социальной организацией. Уменьшение числа иммунных генов у пчел отражает важность социальной защиты на основе кооперативного поведения.

Врожденный иммунитет реагирует на воздействие патогенов или токсических веществ с помощью таких механизмов, как физические барьеры (кутикула, слизистые оболочки и др.), а также клеток и химических веществ, которые нейтрализуют токсины и патогены. Специфичность врожденной иммунной системы характеризуется коэволюцией отдельных компонентов иммунной системы с мириадами патогенов. Патогены и ксенобиотики, поражающие насекомых, должны сначала преодолеть физические

барьеры врожденной иммунной системы, такие как экзоскелет, трахеальные трубы и слизистая оболочка кишечника. Вирусы способны проникать через эти барьеры с помощью вектора. Например, многие вирусы передаются *A. mellifera* клещом *Varroa destructor*, который пробивает физические барьеры, способствуя таким образом возникновению вирусной инфекции.

Все иммунные реакции включают последовательность событий, которые можно сгруппировать в три этапа: 1) распознавание патогенов; 2) активация сигнальных путей; 3) клеточные и гуморальные эффекторные механизмы, направленные на элиминацию патогенов. Иммунный ответ начинается с распознавания чужеродных агентов клетками иммунной системы. Затем активируются различные сигнальные пути, способствующие синтезу эффекторов и рецепторов, участвующих в гуморальном и клеточном иммунных механизмах.

Клеточный иммунитет. Клеточный иммунитет осуществляется посредством гемоцитов, специализированных клеток гемолимфы, участвующих в процессах фагоцитоза, инкапсуляции и меланизации. У насекомых гемоциты наряду с жировым телом и слюнными железами синтезируют и хранят гуморальные эффекторы, такие как антимикробные пептиды. Клеточные механизмы иммунной системы осуществляют элиминацию чужеродных агентов. При встрече с ними гемоциты фагоцитируют и лизируют их. Для выполнения фагоцитарных функций гемоциты имеют на поверхности молекулы адгезии, которые позволяют им связываться с различными поверхностями, другими клетками или друг с другом, что и происходит при узелковании или инкапсуляции.

Крупные клетки (или агрегаты мелких) вызывают узелковую или инкапсуляционную реакцию, которая включает в себя совместное действие нескольких гемоцитов. Этот процесс требует агрегации и частичного разрушения гемоцитов на поверхности удаляемого агента. При этом высвобождаются кислородные и азотные медиаторы, воздействующие на микроорганизмы, которые действуют как антиоксиданты, сводя к минимуму любое воздействие от чужеродных агентов.

Сочетание гуморальных и клеточных процессов, происходящих во время инкапсуляции или узелкования и заживления получило название меланизации. Эта клеточная реакция в системе защиты насекомых устраняет большое

количество бактериальных клеток, паразитов и ксенобиотиков. В процессе инкапсуляции агента образуются активные посредники кислорода и азота, такие как супероксидный анион, перекись водорода и оксид азота, которые также участвуют в разрушении чужеродного агента.

Гуморальный (химический иммунитет). Гуморальный ответ – это важная категория врожденного иммунитета и важнейшая защитная система насекомых. У медоносных пчел наиболее изученными являются эффекторы иммунного ответа антибактериальной системы – антимикробные пептиды (АМП).

В настоящее время у медоносной пчелы обнаружено четыре вида АМП: апидацин (*apidaecin*), абаецин (*abaecin*), гименоптецин (*hymenoptaecin*) и дефенсины (*defensin*). Это небольшие консервативные белки, состоящие из 12–50 аминокислот. Они вырабатываются в гемоцитах, эпителиоцитах и слюнных железах, но основным органом синтеза эффекторов является жировое тело дорсальной полости. В ответ на бактериальные, грибковые, а также вирусные инфекции эти белки высвобождаются в гемолимфу (Xu et al., 2009). Гуморальные эффекторы относятся к фундаментальным реагентам врожденного иммунитета у насекомых.

Дефенсины – небольшие эффекторы, которые действуют главным образом против грамотрицательных бактерий, таких как кишечная палочка, хотя в некоторых случаях они воздействуют на грамположительные бактерии и грибы. Существует 29 различных последовательностей кДНК для дефенсинов, пронумерованных от Defensin1 до Defensin 29. Для абаецина существуют одиннадцать последовательностей кДНК, кодирующих два различных пептида абаецина, называемых AcAb1 и AcAb2. Апидацин имеет тринадцать последовательностей кДНК, кодирующих четыре пептида: AcAp1–AcAp4. Кроме того, обнаружены 34 различные последовательности кДНК для гименоптецина, кодирующие 13 различных пептидов (Ильясов и др., 2014).

Важно отметить, что комбинация многочисленных антимикробных пептидов (АМП) расширяет спектр ответных реакций, а также их специфичность и эффективность действия. Эта комбинаторика позволяет медоносной пчеле уменьшить исходные ресурсы иммунной системы, по сравнению с другими насекомыми, у которых обнаружено более 170 АМП (Brutscher. et al., 2015). В отличие от дефенси-

на 2, который вырабатывается адипоцитами и гемоцитами и является компонентом индивидуального иммунитета, дефенсин 1 синтезируется (экспрессируется) в голове и тораксе пчелы гипофаренгиальными, мандибулярными и торакальными железами и выделяется в маточное молочко и мед. Обнаружено что дефенсины наряду с антибактериальной активностью обладают также широким спектром цитотоксической активности против мицелиальных грибов и дрожжей – возбудителей известкового расплода (*Ascosphaera apis*), аспергиллеза (*Aspergillus flavus* Link и *Aspergillus niger* Tieghem) и дрожжеподобных грибов (*Candida albicans* и *Aurobasidium pullulans*). Увеличение экспрессии генов абецина и дефенсинов может быть стимулировано непатогенными для пчелы бактериями *Lactobacillus*, что обуславливает возможность их использования в качестве пробиотиков для усиления иммунитета пчелиной семьи. Это относится и к хитозанам, которые, имитируя вторжение микроорганизмов, инициируют экспрессию генов дефенсинов.

Одним из важнейших элементов гуморального иммунитета пчелы медоносной является белок **вителлогенин (Vg)**. Это питательный гликолипопротеин, служит предшественником липопротеинов и фосфопротеинов яичного желтка, он синтезируется жировым телом и поступает в гемолимфу. Концентрация вителлогенина в общей белковой фракции гемолимфы рабочих пчел и яйцекладущих маток различна и колеблется от 40 до 70%. Вителлогенин действует как рецептор распознавания объекта, способный связываться с элементами бактериальных оболочек (липополисахаридом, липотейхоевой кислотой, пептидогликаном, гликаном и виронами), при этом он проявляет бактерицидные свойства, разрушая клеточные стенки бактерий. Этот белок играет важную роль в механизме адаптивного иммунитета, недавно обнаруженного у пчелы, принимая участие в механизме трансгенерационного иммунного прайминга (см. ниже). Вителлогенин обладает множественными функциями, принимая участие в молекулярных механизмах социальной коммуникации пчелиной семьи: действует как антиоксидант, продлевая продолжительность жизни пчелиной матки и пчел-фуражиров, а также является гормоном, который влияет на их поведение (Nelson et al., 2007).

Противовирусный ответ. В последние десятилетия в связи с появлением коллапса ос-

бое внимание уделяется изучению молекулярно-генетических механизмов противовирусного ответа. Исследования транскрипционных и эпигенетических реакций у рабочих пчел, зараженных израильским вирусом острого паралича (ИАПВ) позволили обнаружить появление у инфицированных пчел (по сравнению с контрольными) 753 дифференциально экспрессированных гена, а также изменение статуса метилирования ДНК 156 генов, в том числе тех, которые участвуют в противовирусных реакциях у человека. Не было существенного перекрытия между дифференциально-экспрессируемыми и дифференциально-метилируемыми генами, геномные характеристики этих наборов генов существенно различались. По мнению авторов, эти результаты показывают, что для медоносных пчел существуют два различных молекулярных пути, опосредованных транскрипцией и метилированием, которые модулируют уровень белка и функционируют в ответ на вирусные инфекции (Galbraith et al., 2015).

РНК-интерференция сигнального пути.

Одним из основных механизмов противовирусной защиты является РНК-интерференция. Феномен РНК-интерференции в настоящее время привлекает особенно большое внимание (Brutscher et al., 2015). Его основу составляют небольшие по размеру (20–40 пар нуклеотидов) одно- или двухцепочечные некодирующие молекулы РНК, вызывающие направленную деградацию мРНК генов-мишеней и блокирующие синтез соответствующих белков на уровне трансляции. К сожалению, у медоносной пчелы этот механизм антивирусной защиты остается наименее изученным, 30% генов участвующих в РНК-интерференции являются ортологами генов соответствующих систем у дрозофилы.

Другим эпигенетическим противовирусным механизмом у пчел является метилирование ДНК. Однако данных о молекулярных механизмах противовирусного иммунитета у медоносных пчел еще недостаточно.

Социальный иммунитет

Одной из характерных черт социальных насекомых, в частности пчел, является их общественная жизнь, совместное проживание в одном гнезде (улье). В пчелином улье создается высокая плотность особей, живущих в относительно гомеостазе и содержатся большие запасы пищи, поэтому гнезда общественных

насекомых создают благоприятную среду для развития различных инфекционных агентов. Общественные насекомые развили помимо индивидуального иммунитета социальный иммунитет, который характеризуется кооперативным поведением внутри улья и направлен на поддержание гомеостаза и защиту с помощью различных механизмов поведения (Cremer et al., 2007).

Механизмы социального иммунитета

1. **Поддержание внутриульевого гомеостаза** среды обитания: вентиляция, чистка улья и пчелиных ячеек. Пчелы сужают летное отверстие, проветривают улей, чтобы установить оптимальный баланс между температурой, влажностью и CO_2 , что является необходимым условием для нормального развития личинок. В процессе жизнедеятельности рабочие пчелы постоянно чистят улей от мусора, выявляют больных личинок и очищают от них ячейки сотов (Amdam et al., 2006).

2. **Сбор и употребление прополиса.** Пчелы собирают прополис, смолы деревьев (в основном из хвойных пород), которые обладают антисептическими и антимикробными свойствами. Они используют их главным образом в качестве профилактических мер. Прополис используется для покрытия внутренней поверхности ячеек, для мумификации беспозвоночных или мелких позвоночных, которые проникают и погибают внутри улья. Таким способом предотвращается развитие многих патогенных бактерий и грибов. Кроме того, наличие определенных видов прополиса может способствовать экспрессии генов иммунной системы пчел (Simone et al., 2009).

3. **Социальная лихорадка (social fever).** Это особенность защитного поведения пчёл, связанная с генерацией повышенной температуры в улье, она позволяет регулировать уровень патогенов у инфицированных особей. Повышение температуры гнезда способствует борьбе с патогенным грибом *Ascosphaera apis*. (Starks et al., 2000). Примером проявления социальной лихорадки служит генетическая особенность японских медоносных пчел, которая позволяет им поднимать температуру своего тела до 48–50 °C в случае нападения на их гнезда ос (Sugahara et al., 2009).

4. **Гигиеническое поведение** – двухступенчатый защитный механизм, который заключается в способности рабочих пчел обнаруживать и

удалять больной или пораженный паразитами расплод (личинки и куколки) из ячеек сотов. Это позволяет предотвращать распространение инфекционного грибка *Ascosphaera apis*, бактерий *Paenibacillus* и клеща *V. Destructor* (Rothenbuhler et al. 1964) (Spivak et al. 1998). Гигиеническое поведение определяется группой, состоящей, по меньшей мере, из семи генов, что свидетельствует о более сложной системе генетического контроля, чем считалось ранее. Гигиеническое поведение, вероятно, наследуется также по материнской линии (Lapidge et al., 2002). Пчелы разных генотипов различаются по уровню выраженности этого поведения. Еще одним примером гигиенического поведения служит способность пчел-кормилиц повышать кислотность питательных веществ, которые они хранят в своих желудках для кормления личинок. Кислая среда препятствует росту бактерий и грибов, тем самым защищая личинки от патогенных микроорганизмов (Gregory et al., 2019).

5. **Груминг** – способность пчел удалять внешних паразитов со своего тела с помощью жвал и ног. Существуют два типа груминга: самогруминг и социальный груминг. (Guzman-Novoa et al., 2011) Социальный груминг предполагает сотрудничество нескольких индивидов, но самогруминг встречается чаще, чем социальный груминг. Семьи пчел, в которых высокая доля рабочих проявляет эту черту, более устойчивы к заражению клещом *Varroa destructor*. Груминг-поведение контролируется генетически. В настоящее время описан и картирован ген (*Neurexin*), связанный с этим поведением. Обнаружено межпородное различие степени экспрессии генов, контролирующих груминг.

6. **Полиандрия** или множественное спаривание. Матка пчелы может спариваться во время брачного полета с 10–12 трутнями. Таким образом, полиандрия представляет собой репродуктивную стратегию адаптации, приводящую к увеличению генетического разнообразия потомства. Это позволяет снизить уровень распространения заболевания популяции, так как генетическое разнообразие проявляется, в том числе и в отношении устойчивости к многочисленным патогенам (Targu et al., 2003).

7. **Каннибализм потомства.** В стрессовых ситуациях, приводящих к гибели расплода (недостаток пищи, экстремальные температуры), пчелы-кормилицы обычно поедают мертвый расплод, и таким образом предотвращают воз-

можность распространения патогенных микроорганизмов, таких как *Ascosphaera apis*.

8. **Альтруистическое поведение** выражается в том, что рабочие пчелы защищают гнезда от врагов ценой собственной жизни: при ужалении врага жало отрывается и пчела через некоторое время погибает. Заболевшая пчела всегда покидает улей и таким образом предотвращаются взаимные контакты и распространение инфекции. (Rueppell et al., 2010). Разнообразная стратегия социального иммунитета пчелы медоносной позволяет существенно снизить давление на индивидуальную защитную систему, и тем самым уменьшить нагрузку на систему генетического контроля индивидуального иммунитета (Cremer et al., 2007) (Evans et al., 2006).

Микробиота как система индивидуального и социального иммунитета

Социальный образ жизни пчелы медоносной, создает условия для скопления большого количества микроорганизмов внутри улья. В процессе эволюции между пчелами и микроорганизмами сложилось определенное равновесие как внутри улья, так и у отдельной особи, т.е. можно говорить о микробиоте индивида и улья.

Особое значение в становлении естественной устойчивости пчелиной семьи принадлежит микробиому желудочно-кишечного тракта медоносной пчелы (Morgan, 2015). Геномный анализ молочнокислых бактерий (LAB-симбионтов) позволил обнаружить множество генов, кодирующих токсины, против пчелиных паразитов (Olofsson et al., 2016). Механизмы действия LAB-микробиома осуществляются путем производства активных веществ: белков, антимикробных пептидов, жирных кислот, анестетиков, органических кислот, летучих веществ и перекиси водорода. Эти соединения остаются в разных количествах в зрелом меде. Многочисленные бактерии обогащают мед и пергу биологически активными веществами и антимикробными пептидами широкого спектра действия, придающими меду бактерицидные свойства (Olofsson et al. 2016).

Микроорганизмы, встречающиеся в пищеварительной системе пчел, находятся в симбиотических отношениях, препятствуя друг другу избыточно размножаться. Подробно изучена микробиота (обитающая в медовом зобике), которая состоит из 13 видов молочнокислых

бактерий (LAB) и находится в симбиозе с медоносными пчелами. LAB-симбионты проявляют антимикробные свойства в отношении всех патогенов *Apis mellifera*. Их бактерицидные свойства были изучены на таких патогенах, как золотистый стафилококк (MRSA), синегнойная палочка (*Pseudomonas aeruginosa*), устойчивый к ванкомицину энтерококк (VRE). Противомикробную активность проявляет каждый симбиотический вид; вместе они обладают синергизмом в отношении всех испытанных патогенов. Лактобактерии желудочно-кишечного тракта, продуцирующие молочную кислоту, способны подавлять размножение ряда патогенных бактерий. Они способствуют выведению токсинов из организма и тем самым укрепляют иммунитет. Важной функцией микробного сообщества кишечника является защита против паразитов и патогенов.

Некоторые бактериальные симбионты снижают уровень заражения патогенами за счет нейтрализации РНК-вирусных патогенов. Например, кишечные бактерии медоносной пчелы могут влиять на способность ограничивать пролиферацию таких важных заболеваний пчел, как деформация крыла (Morgan, 2015).

Трансгенерационный иммунный прайминг. Наряду с описанными выше фундаментальными системами врожденного иммунитета у медоносной пчелы был открыт механизм приобретенного адаптивного иммунитета – трансгенерационный иммунный прайминг (ТГИП/ TGIP), позволяющий повысить уровень иммунной защиты потомства. ТГИП – материнский иммунный опыт, приобретенный в ответ на воздействие патогена и переданный потомству для повышения устойчивости к инфекции. Ранее считалось, что адаптивная иммунная система характерна только для позвоночных животных, у которых механизм иммунитета связан с выработкой антител, и что вакцинация насекомых невозможна, поскольку у них нет антител. Однако в 2014 г Эрнандес-Лопес с соавторами провели иммунизацию маток медоносных пчел путем их заражения вытяжкой из мертвых личинок, погибших от бактерии *Paenibacillus*, вызывающих заболевание американским гнильцом пчелиного расплода. Потомство иммунизированной матки обнаружило устойчивость к данному патогену при последующих заражениях. Согласно авторам, иммунный прайминг увеличивает выживаемость потомства примерно на 26,0% при

заражении американским гнильцом и сопровождается повышением уровня гемоцитов у личинки медоносных пчел перед вылуплением (Hernandez et al., 2014).

В механизме передачи иммунитета от матери к потомству ведущая роль, принадлежит вителлогенину – белку яичного желтка (Salmela et al., 2015). Вителлогенин не только распознает инфекционный агент. Взаимодействуя с молекулами клеточной стенки бактерии, он транспортирует элементы разрушенных патогенов, играющие роль затравки (праймаинга) в яичный желток, иммунизируя матку. Личинки, развивающиеся из этих яиц, уже на ранних стадиях приобретают высокий уровень иммунитета против бактерий (Salmela et al., 2015).

В природных условиях естественная иммунизация происходит постоянно: пчелы-фуражиры с пыльцой и нектаром приносят на своих телах в улей чужеродные бактерии. В процессе питания матки бактерии попадают в ее организм с маточным молочком, при этом у матки вырабатывается естественный иммунитет. Через желточный белок вителлогенин она передает эту приобретенную реакцию своему потомству. В этом случае белок вителлогенин выполняет роль антител, отсутствующих у пчел и других насекомых. Открытие того, что медоносная пчела способна передавать приобретенную адаптивную устойчивость к инфекциям потомству, расширяет наше понимание адаптивного иммунитета и дает новые возможности для изучения механизмов приобретенного иммунитета у человека. В связи с древностью происхождения рода *Apis*, зависимостью пчелы от окружающей среды и быстрой сменой поколений пчела медоносная может служить модельным объектом для изучения вопросов эволюции механизмов иммунитета не только пчелы, но и человека.

Экологический стресс как эпигенетический фактор

Антропогенное воздействие на природу так называемого рационального пчеловодства нарушило естественную среду обитания пчелы медоносной, под влиянием которой в процессе эволюции формировалась и совершенствовалась система врожденного иммунитета. Эти нарушения вызвали целый каскад системных изменений на уровне не только отдельной особи, но и пчелиной семьи в целом. Происходящие изменения получили название эколо-

гического стресса. Под экологическим стрессом понимают экстремальную экологическую ситуацию природного или антропогенного характера, которая нарушает гомеостаз и сопровождается перестройкой защитных систем организма.

Причиной экологического стресса могут быть воздействия различных факторов абиотической и биотической природы: температурные условия, характер питания, ксенобиотики (гербициды, пестициды, лекарственные препараты), радиационные и электромагнитные излучения, инфекционные агенты (вирусы, бактерии, грибы, простейшие) (McMenamin et al., 2016). Генетическая опасность стрессовых факторов заключается в том, что они способны вызвать репрограммирование генома. Необходимо учитывать, что реализация генетической программы генотипа в процессе онтогенеза, в том числе иммунного ответа, осуществляется в тесном взаимодействии организма с факторами внешней среды.

«Генетика предполагает, а эпигенетика располагает (Genetics proposes; epigenetics disposes)» – эти слова принадлежат лауреату Нобелевской премии по медицине и физиологии П. Медавару (Peter Brian Medawar). Префикс «эпи» в термине «эпигенетика» заимствован из греческого языка и может переводиться как «над», «сверх», «после» (цит. по: Закиян, 2012). Таким образом, подчеркивается важная роль внешних факторов в реализации наследственной программы. Эти воздействия получили название эпигенетических факторов. Они не изменяют линейную структуру генов, а лишь модифицируют их действия, подавляя или активируя транскрипцию посредством эпигенетических механизмов регуляции активности генов (метилование ДНК, ацетилирование гистонов, некодирующая РНК, ремоделирование хроматина). Особенность эпигенетических воздействий связана с тем, что вызываемые ими изменения активности генов не только наследуются соматическими клетками организма, но и способны передаваться в последующих поколениях, существуя в виде так называемых длительных модификаций, которые постепенно исчезают.

Под воздействием факторов внешней среды могут происходить заметные изменения профиля метилирования ДНК. Так, повышение уровня радиации в результате Чернобыльской катастрофы привело к сильному увеличению

глобального метилирования генома у многих растений (Ванюшин, 2013).

Классическим примером эпигенетического репрограммирования генома под влиянием характера питания служит развитие генетически родственных личинок пчелы. Если личинки на протяжении всего периода развития питаются маточным молочком, из них развиваются яйцекладущие матки. В случае смешанного питания (маточное молочко и перга) личинки развиваются в рабочих пчел (особи женского пола с недоразвитой воспроизводительной системой), способных добывать нектар, выкармливать личинок и выполнять многочисленные работы по охране и содержанию улья.

Факторы экологического стресса. К одному из наиболее значимых биотических факторов экологического стресса относится заражение пчелиной семьи паразитарным клещом Варроа. Самки клеща активно откладывают яйца в личинки и куколки пчелиного расплода, которые в процессе развития питаются их гемолимфой, ослабляя таким образом расплод. Взрослые особи клеща, покидая личинку, паразитируют на рабочих пчелах. При сильной степени заклещеванности пчелиная семья существенно снижает свою активность, связанную со сбором нектара и воспитанием расплода, и нередко погибает, так как клещ является переносчиком инфекционных болезней, в частности вирусной природы. Это способствует ослаблению иммунитета и рассматривается в качестве одной из основных причин коллапса пчелиных семей (Кокаева и др., 2019).

Температурный стресс. На развитие насекомых, относящихся к группе пойкилотермных животных, существенное влияние оказывает среда обитания, прежде всего, температурный режим. Одной из причин снижения устойчивости пчелиной семьи является изменение температуры в улье. Значительные колебания температуры в условиях ульевого содержания происходят при использовании различных приемов пчеловодения: расширении гнезда, частых осмотрах, перестановке рамок и т.д. Влияние температуры в период раннего онтогенеза на степень выраженности признака описано еще в классических работах Т. Моргана (цит. по: Шмальгаузену, 1946). Длина крыльев у плодовой мушки дрозофилы с мутацией *vg* (короткие крылья) зависит от температурных условий выращивания личинок. При температуре 32 °C развиваются крылья почти нормальной длины,

а при пониженной (18–25 °C) – крылья практически рудиментарны. Таким образом, температурный фактор способен влиять на «норму реакции», т.е. степень выраженности генетически контролируемого признака.

У пчел также отмечены количественные изменения морфометрических признаков при температурных стрессах – развитие личинок при относительно высокой температуре приводит к сокращению размеров тела, увеличению длины крыла и хоботка. (Еськова, 2010). Особенно чувствительными к колебанию температуры оказались эмбриональные стадии, так как в это время происходит закладка всех органов и становление всех жизненно важных функций организма. В отличие от взрослых особей, способных длительно выдерживать колебания температуры в широких диапазонах, пчелиный расплод (личинки всех возрастов) проявляет особую чувствительность к температурным условиям развития. Оптимальная температура в расплодной части гнезда лежит в узком диапазоне (от 33 до 35 °C). Витальный температурный оптимум развития личинок всех особей (рабочих пчел, трутней и маток) находится в относительно узком диапазоне (± 5 °C), за гранью указанных температур отмечается почти 100%-я гибель расплода (Еськов, 1993).

У всех животных при воздействии критической температуры происходит эпигенетическое репрограммирование генома, связанное с переключением нормальной жизнедеятельности клетки на стрессовую. В первую очередь тормозится экспрессия генов, активность которых характерна для жизни клетки в нормальных условиях, и активируются гены стрессовых белков (Жимулев, 2003).

Под действием теплового и холодового шока, может происходить активизация и перемещение мобильных генетических элементов (МГЭ). Это явление отмечено в процессе спермиогенеза у некоторых мутантных линий плодовой мушки *Drosophila melanogaster*. (Пивоварова и др., 2004). Перемещение МГЭ способно вызвать структурно-функциональную нестабильность генома, связанную с активацией и инактивацией генов, а также структурную реорганизацию хромосом. Генетические последствия теплового стресса могут проявляться в ряду следующих поколений. Нарушение теплового режима изменяет временную согласованность работы эмбриональных генов. Это является одной из причин проявления летальности,

недоразвития органов, а также снижения жизнеспособности отдельных особей и пчелиной семьи в целом. Пчелы, испытавшие тепловой или холодовой стресс, обнаруживают пониженную способность к полноценному выкармливанию потомства и сбору нектара. Систематические температурные стрессы снижают общую неспецифическую и специфическую устойчивость пчелиной семьи (Монахова, 2010).

Ксенобиотики в окружающей среде, продуктах пчеловодства и телах пчел. Несмотря на процесс доместикации пчела медоносная по-прежнему сохраняет тесную связь с природой, добывая нектар и пыльцу с цветочных растений. Нектар и пыльца – незаменимые продукты в рационе пчелиной семьи, они перерабатываются пчелами в мед и пергу. Поэтому антропогенное загрязнение окружающей среды оказывает непосредственное негативное влияние на жизнедеятельность пчелиной семьи.

Мед относится к основным энергетическим компонентам питания, а кроме того, он выполняет защитную функцию, обладая антимикробным действием благодаря высокому содержанию в нем сахара, перекиси водорода, различных флавоноидов и фенольных кислот. Термическая обработка меда не только снижает его антимикробные свойства, но и разрушает моносахариды, а также способствует образованию токсичного соединения гидроксиметилфурфурола (ГМФ). Это вещество относится к разряду мутагенов, высокие концентрации которого способны вызывать отравление и массовую гибель пчел (Gench et al., 2019).

Пыльца – основной источник белка, содержит много жирных кислот, помогающих пчеле противостоять бактериальным и грибковым заболеваниям. Рабочие пчелы-кормилицы потребляют пыльцу для производства маточного молочка, которым они кормят пчелиную матку и личинок. Недостаточное количество пыльцы ускоряет физиологическое старение и укорачивает жизнь пчел.

Пчелы перерабатывают пыльцу для получения так называемого пчелиного хлеба – перги, который помогает личинкам быстро развиваться, защищает расплод от болезней и продлевает срок жизни пчел. Перга является природным пробиотиком, содержит молочнокислые бактерии и бифидобактерии. Она более питательна, чем пыльца, и в ней содержится в 6 раз больше молочной кислоты. Весной в семьях с недостаточным запасом пыльцы пчелы вынуждены

использовать жировую ткань своего организма для компенсации дефицита белка, что сокращает продолжительность их жизни и физиологическую активность.

Нектар и пыльца растений могут содержать соединения, которые являются токсичными или вредными для пчел (инсектициды, пестициды, гербициды и др.). Например, обнаружена высокая степень сорбции вредных веществ не только в продуктах пчеловодства (мед, пыльца, воск, перга, прополис), но и в телах рабочих пчел (Sayfutdinova Z.N et al., 1997, Сайфутдинова и др., 2019). Это обстоятельство дает возможность использовать продукты пчеловодства при оценке степени загрязнения окружающей среды. Пыльца растений в большей степени накапливает ксенобиотики, например, степень радиоактивного загрязнения обножки и перги оказалась в 500 раз выше, чем меда (Клочко 2019).

Антибиотики, используемые для предотвращения бактериальных заболеваний пчел, не только убивают вредные бактерии, но и уничтожают полезную микрофлору, которая производит пищеварительные ферменты и молочную кислоту. Нарушается работа микробиоты в организме пчелы, происходят изменения в системе питания, снижается устойчивость к патогенам, в результате пчелиная семья поражается бактериальными, грибковыми и другими патогенами. Нерегламентированное применение антибиотиков, таких как тетрациклин, окситетрациклин, хлортетрациклин, эритромицин, хлорамфеникол и др.), приводит к их накоплению в продуктах пчеловодства – меде и воске. В воске обнаружены также остаточные количества жирорастворимых лекарственных веществ, в частности амитраза, бромпропилата, кумафоса, флуметрина, тимола, тау-флувалината (Клочко и др. 2018).

Нафталин используется в пчеловодстве против вредителей и особенно восковой моли для защиты хранящихся сотов, вошины и переработанного воска. Он классифицирован как возможный канцероген, вызывающий рак у людей и животных. Остатки нафталина, отсорбированные воском, могут накапливаться в продуктах пчеловодства и представлять серьезную угрозу не только для пчел, но и для человека (Gench et al., 2019).

Соли тяжелых металлов (свинца и кадмия), попадая в окружающую среду, аккумулируются в вегетативных и генеративных органах

медоносных растений и далее, распространяясь по трофическим цепям, накапливаются в меде, пыльце и, в значительно более высоких концентрациях, в телах пчел. Это отмечается на урбанизированных территориях вблизи автомагистралей. В связи с этим тела пчел предложено использовать при проведении апимониторинга в качестве тест-системы для оценки степени загрязнения окружающей среды не только солями тяжелых металлов, но также мутагенными, канцерогенными и генотоксичными веществами (Еськов, Еськова, 2019).

Неоникотиноиды – сравнительно небольшой класс органических соединений, относятся к нейротоксическим инсектицидам, обладают способностью связываться с никотиновыми (ацетилхолиновыми) рецепторами. У пчел они вызывают химический токсикоз, расстройство кишечника, повреждают центральную нервную систему, что приводит к гибели насекомых (Пономарев, 2008). В сельском хозяйстве неоникотиноиды применяются как системные инсектициды для борьбы с сосущими и листогрызущими насекомыми (тля, цикадки, белокрылки, трипсы, рисовые долгоносики, колорадский жук и др.) Кроме того, препараты на основе этих действующих веществ используют для борьбы с почвенными вредителями (крошка свекловичная, щелкуны и пр.). Инсектициды класса неоникотиноидов обладают системными свойствами и среднетоксичны для млекопитающих, что очень важно при возделывании овощных культур.

Глифосат – системный гербицид, занимает среди гербицидов первое место в мире по производству, входит в состав средств, выпускающихся под торговыми названиями «Раундап», «Вихрь», «Ураган-Форте», Глифос, «Граунд», «Торнадо», «Аргумент Стар», «Триумф», «Ам-пир», «Агрокиллер» и пр. Глифосат представляет потенциальную угрозу здоровью человека и животных, включая медоносных пчел, и по данным ВОЗ, относится к «вероятным канцерогеном».

У пчел глифосат уничтожает полезные бактерии в органах пищеварения, это ослабляет иммунитет, понижает их устойчивость к патогенам и паразитам. Потребление личинками медоносных пчел корма, содержащего глифосат, негативно сказывается на их развитии. Факты, свидетельствующие о том, что глифосат является одним из виновников массовой гибели пчел, зафиксированы во многих странах (Поно-

марев, 2018). За прошедшие неполные полвека в мире было использовано около 10 млн т. этого «убийцы сорняков». Российские компании производят на основе глифосата, импортируемого из Китая и других стран, 68 гербицидных препаратов для использования в сельском хозяйстве и 20 препаратов для применения в личных подсобных хозяйствах. Одной из главных сфер применения глифосата остается обработка посевов геномодифицированных культур (кукурузы, сои, люцерны, хлопка, сахарной свеклы, подсолнечник и др.), в которые внесен ген устойчивости к этому гербициду. В сельскохозяйственных районах, где используются геномодифицированный подсолнечник, наблюдаются потери пчелиных семей до 75%, а выжившие семьи испытывают снижение численности популяции. По мнению ряда авторов, это свидетельствует о том, что бактериальные токсины в ГМО-растениях оказывают негативное влияние на здоровье пчел (Gench et al., 2019).

Электромагнитные загрязнения. Места обитания пчел подвергаются все большему воздействию электромагнитным излучением (ЭМИ), создаваемым базовыми станциями, электромагнитными полями, телевизионными сигналами, радарными, высоковольтными линиями, беспроводным доступом в интернет и т.д. К сожалению, действие этого вида излучения на живые организмы до сих пор недостаточно изучено. Однако обнаружено что у пчел ЭМИ вызывают сильный экологический стресс не только на физиологическом, но вероятно, и на генетическом уровне.

Медоносная пчела обладает большой чувствительностью к магнитным и электрическим полям. Она реагирует на слабые изменения геомагнитного поля Земли и использует их для ориентации в пространстве при полетах на медосбор. Магниторецепторами у пчелы служат кристаллы Fe_3O_4 , расположенные в брюшке в клетках жирового тела, а хитиновый покров обладает полупроводниковыми свойствами.

В естественных условиях при расположении источников электромагнитного излучения в непосредственной близости от пасеки у пчел резко нарушается способность ориентироваться в пространстве, 70% вылетающих пчел не могут найти дорогу обратно в ульи (Лопатина, 2018а). Электромагнитное загрязнение влияет на устойчивость и жизнедеятельность пчел, делает их уязвимыми для болезней, сокращается строительная деятельность, повышается агрес-

сивность, значительно уменьшается яйценоскость матки и т.д. Эти изменения приводят к снижению силы пчелиной семьи и ее продуктивности. В отдельных экспериментах при воздействии ЭМИ наблюдалось полное отсутствие в улье меда, перги, а иногда и пчел (Sucurachi et al. 2013).

Необходимо подчеркнуть, что степень электромагнитного воздействия во многом зависит от природы источника ЭМИ, расстояния от него, продолжительности воздействия и распределения ЭМИ во времени. В тщательном изучении нуждаются и отдаленные последствия ЭМИ. (Лопатина, 2018б)

Испытания на позвоночных животных показали, что под влиянием ЭМИ в организме развиваются процессы, характерные для стресс-реакции оксидативного типа: возрастает продукция свободных радикалов, нарушается их баланс с антиоксидантами, повышается экспрессия белков теплового шока, так называемых стресс-белков (БТШ 70 и др.) (Altunkaynak et al., 2016). Большое значение имеют данные о влиянии ЭМИ на генетический аппарат. Так, в фолликулах яичника дрозофилы под воздействием ЭМИ мобильного телефона происходит изменение профиля экспрессии генов. При этом среди генов, идентифицированных авторами этой работы, оказались гены, гомологичные у дрозофилы и человека (Fedele et al. 2014). Стресс, который испытывают пчелы по воздействием ЭМИ, приводит к снижению общей устойчивости, болезням и в конечном итоге к коллапсу пчелиных семей.

Немотивированный слет пчел. В последние годы повсеместно отмечается происходящая в осенне-зимний период специфическая форма гибели пчелиных семей, получившая название немотивированного слета. Характерно, что в одном случае все взрослые пчелы семьи поодиночке покидают улей, оставляя запасы корма, в другом случае вся семья целиком покидает улей.

До настоящего времени причины осенне-зимних слетов пчелиных семей не имеют убедительного биологического объяснения. Предполагается, что неизвестные ранее аномалии поведения пчел порождаются воздействием внешних неблагоприятных факторов. К их числу относят возрастающее загрязнение природной среды токсическими веществами (в том числе свинцом и кадмием), в другом случае немотивированный слет может быть спровоцирован совокупностью самых различных биоти-

ческих и абиотических факторов экологического стресса. Так у дальневосточной китайской восковой пчелы внезапный немотивированный слет может быть вызван частыми вмешательствами пчеловода, осмотрами и перестановками рамок, а также поражение клещом. Описаны случаи, когда в конце лета улей покидают совершенно здоровые семьи, оставляя рамки, заполненные медом и пергой (Николаенко, 2010)

При выяснении причин немотивированного слета необходимо отметить, что естественный массовый слет, не связанный с роением, является нормой сезонного поведения для некоторых видов пчел юго-восточной Азии (*Apis dorsata* и *Apis florea*). Эти пчелы строят восковые соты в открытых пространствах на деревьях, скалах и других открытых местах обитания. Этот сезонный слет, получивший название миграции, вызван экологическим стрессом, связанным с периодом засухи или муссонных дождей, когда пчелы испытывают нехватку кормовой базы. В поисках медоносов они совершают регулярные сезонные миграции на сотни километров, но затем возвращаются к прежним местам обитания. Можно предположить, что явление массового слета у пчелы медоносной представляет собой также норму реакции поведения в ответ на различные биотические и абиотические факторы экологического стресса.

Заключение

Несмотря на то, что в мировой литературе описано более 60 причин массовой гибели пчел, большинство из них связано со снижением уровня антивирусной и антибактериальной защиты врожденного иммунитета.

В результате замены естественного отбора искусственным, произошло изменение вектора отбора – с устойчивости на медовую продуктивность. Это привело к утрате ряда важных генов, системы генетического контроля процессов адаптации, в том числе и иммунитета, которые отбирались и совершенствовались в процессе эволюции. В процессе domestikации генофонд медоносной пчелы подвергся существенной реорганизации.

Этому способствовала массовая бессистемная гибридизация, интродукция южных пород на север, а также влияние факторов экологического стресса. Экологический стресс занимает особое место в этом процессе, так как вызывает репрограммирование генома и связанное с этим изменение функционирования отдельных

генов. Это приводит к снижению эффективности механизмов иммунитета, оказывает серьезное воздействие на жизнеспособность. Последнее касается не только пчелы, но и человека. Согласно медицинской генетике, большинство хронических заболеваний человека имеют эпигенетическую природу, т.е. их возникновение связано с влиянием стрессовых факторов среды обитания (образ жизни, характер питания, использование лекарственных ксенобиотиков и др.) (Баранов и др. 2012)

Все вышеизложенное позволяет заключить, что основной генетической стратегией предот-

вращения коллапса является изучение и сохранение генетической системы иммунитета аборигенной породы темной лесной пчелы как источника эволюционно закрепленных генетических систем адаптации. Наряду с этим, важной задачей является защита пчелы медоносной от факторов экологического стресса антропогенного происхождения. И пока ученые заняты поиском генетических маркеров устойчивости, воспользуемся советом старых пчеловодов – все спасение в сильных семьях, так как они являются носителем высокоэффективных комплексов адаптации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Баранов В.С., Кузнецова Т.В., Пендина А.А., Ефимова О.А., Федорова И.Д., Трофимова И.Л. Эпигенетические механизмы нормального и патологического развития человека // Эпигенетика. Новосибирск, 2012. С. 225–266 [Baranov V.S., Kuznetsova T.V., Pendina A.A., Efimova O.A., Fedorova I.D., Trofimova I.L. Epigeneticheskie mehanizmy normalnogo i patologicheskogo razvitiya cheloveka / Epigenetika. Novosibirsk, 2012. S. 225–266].
- Богуславский Д.В. Феномен доместикиции и *Apis mellifera* L. // Современные проблемы пчеловодства и апитерапии: монография / под ред А.З. Брандорф, В.И. Лебедева, М.Н. Харитоновой, А.П. Савина, Л.Н. Савушкиной, А.С. Лизуновой. Рыбное, 2019. С. 51–53 [Boguslavskiy D.V. Fenomen domestikatsii i *Apis mellifera* L. Sovremennyye problemy pchelovodstva i apiterapii: monografiya / pod red A.Z.Brandorf, V.I.Lebedeva, M.N. Haritonovoy M.N., Savina A.P., L.N. Savushkinoy, A.S. Lizunovoy. Ryibnoe, 2019. S. 51–53].
- Ванюшин Б.Ф. Эпигенетика сегодня и завтра // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2013. Т. 17. № 4/2. С. 805–832 [Vanyushin B.V. Epigenetika segodnya i zavtra / Vavilovskiy jurnal genetiki i selektsii. 2013. T. 17. № 4/2 S. 805–832].
- Дубинин Н.П., Тиняков Г.Г. Экология города и распространение инверсий по ареалу вида *Drosophila funebris* F. // Докл. АН СССР. 1947. Т. 56. № 9. С. 865–867 [Dubinin N.P., Tinyakov G.G. Ekologiya goroda i rasprostranenie inversiy u *Drosophila funebris*. Dokl. AN SSSR. 1947. T. 56. № 8. S. 865–867].
- Еськов Е.К. Экология медоносной пчелы. Рязань, 1995. 378 с. [Es'kov E.K. Ekologiya medonosnoy pchelyi. Ryazan. 1993. 377 s.].
- Еськов Е.К., Еськова М.Д. Критические уровни накопления свинца и кадмия в теле пчел (*Apis mellifera* L.), модифицирующие их поведение // Успехи современной биологии. 2019. Т. 139. № 2. С. 178–183 [Es'kov E.K., Es'kova M.D. Kriticheskie urovni nakopleniya svintsa i kadmiya v tele pchel (*Apis mellifera* L.), modifitsiruyushchie ikh povedenie // Uspekhi sovremennoy biologii. 2019. T. 139. N 2. S. 178–183].
- Еськова М.Д. Перегрев улья и развитие пчел // Пчеловодство. 2010. № 8. С. 22–24 [Es'kova M.D. Peregreiv ulya i razvitie rasploda, j. Pchelovodstvo 2010 g. №. 3 S. 22–24].
- Жимулев И.Ф. Пуфы теплового шока и синдром клеточного стресса // Общая и молекулярная генетика. Новосибирск, 2003. С. 336–339 [Zhimulev I.F. Pufyi teplovogo shoka i sindrom kletochного stressa // Obschaya i molekulyarnaya genetika. Novosibirsk, 2002. S. 336–339].
- Закиян С.М., Власов В.В., Дементьева Е.В. Эпигенетика. Новосибирск, 2012. 592 с. [Zakiyan S.M., Vlasov V.V., Dementeva E.V. Epigenetika. Novosibirsk, 2012. 592 s.].
- Ильясов Р.А., Гайфуллина Л.Р., Салтыков Е.С., Поскряков А.В., Николенко А.Г. Роль антимикробного пептида дефензина в иммунитете пчелиных семей // Российский журнал пчеловодства. 2014. № 1. С. 26–28 [Ilyasov R.A., Gajfullina L.R., Saltykov E.S., Poskryakov A.V., Nikolenko A.G. Rol antimikrobnogo peptida defensina v immunitete pchelinyoy semi // Pchelovodstvo. 2014. № 1. S. 26–28].
- Ильясов Р.А., Николенко А.Г., Сайфуллина Н.М. Темная лесная пчела *Apis mellifera mellifera* L. Республики Башкортостан / отв. ред. Р.А. Ильясов, А.Г. Николенко, Н.М. Сайфуллина. Уфа, 2015. 308 с. [Ilyasov R.A., Nikolenko A.G., Sayfullina N.M. Temnaya lesnaya pchela *Apis mellifera mellifera* L. Respubliki Bashkortostan / otv. red. R.A. Ilyasov, A.G. Nikolenko, N.M. Sayfullina. Ufa, 2015. 308 s.].
- Клочко Р.Т., Сохликов А.Б., Луганский С.Н., Блинов А.В. Контроль остаточных количеств антибиотиков в мёде на основе иммуномикрочиповой технологии // Пчеловодство. 2018. № 2. С. 54–56 [Klochko R.T.,

- Sokhlikov A.B., Luganskij S.N., Blinov A.V.* Kontrol ostatochnykh kolichestv antibiotikov v mēde na osnove immunomikrochipovoy tehnologii // *Pchelovodstvo*. 2018. № 2. S. 54 – 56].
- Клочко Р.Т.* Ветеринарно-санитарная оценка продуктов пчеловодства. Современные проблемы пчеловодства и апитерапии: монография / под ред. А.З. Брандорф, В.И. Лебедева, М.Н. Харитоновой, А.П. Савина, Л.Н. Савушкиной, А.С. Лизуновой. Рыбное, 2019. С. 227–233 [*Klochko R.T.* Veterinarно-sanitarnaya otsenka produktov pchelovodstva. Sovremennyye problemyi pchelovodstva i apiterapii: monografiya / pod red. A.Z. Brandorf, V.I. Lebedeva, M.N. Haritonovoy M.N., Savina A.P., L.N. Savushkinoy, A.S. Lizunovoy. Ryibnoe, 2019. S. 227–233].
- Кокаева З.Р. и др.* Вирусная концепция коллапса / Сб. под ред. М.А. Монаховой. Пчела медоносная в генетическом поле: Эколого-генетические исследования. М., 2019. 150 с. [*Kokaeva Z.R. i dr.* Virusnaya kontseptsiya kollapsa / Sb. pod red. M.A. Monahovoy. Pchela medonosnaya v geneticheskom pole: Ekologo-geneticheskie issledovaniya. M., 2019. 150 s.].
- Кривцов Н.И.* Генетические основы и перспективы селекции пчел // Пчеловодство. 1995. № 3–4. С. 10–12 [*Krivtsov N.I.* Geneticheskie osnovy i perspektivy seleksii pchel // *Pchelovodstvo*. 1995. N 3–4. S. 10–12].
- Кузнецов В.Н.* Китайская восковая пчела *Apis cerana cerana* F. (Hymenoptera, Apidae) на Дальнем Востоке России. М., 2005. 111 с. [*Kuznetsov V.N.* Kitajskaya voskovaya pchela *Apis cerana cerana* F. (Hymenoptera, Apidae) na Dal'nem Vostoke Rossii. M., 2005. 111 s.].
- Лопатина Н.Г., Зачепило Т.Г., Камышев Н.Г.* Опасны ли электромагнитные излучения для пчел? // Пчеловодство. 2018. № 8. С. 12–15 [*Lopatina N.G., Zachepilo T.G., Kamyshev N.G.* Opasny li elektromagnitnye izlucheniya dlya pchel? // *Pchelovodstvo*. 2018. N 8. S. 12–15].
- Лопатина Н.Г.* Влияние NASPM на кратковременную память медоносной пчелы *Apis mellifera* L / Н.Г. Лопатина, А.И. Вайдо, Т.Г. Зачепило // Журн. эволюц. биохим. и физиол. 2018. Т. 54. № 1. С. 73–75 (DOI: 10.1134/S0367144519010039) [*Lopatina N.G.* Vliyanie NASPM na kratkovremennuyu pamyat medonosnoy pchelyi *Apis mellifera* L / N.G. Lopatina, A.I. Vaydo, T.G. Zachepilo // *Jurn. evolyuts. biohim. i fiziol.* 2018. T. 54. № 1. S. 73–75 (DOI: 10.1134/S0367144519010039)].
- Монахова М.А., Горячева И.И.* Генотип, фенотип и норма реакции в условиях температурного стресса // Пчеловодство. 2010. № 4. С. 19–21 [*Monakhova M.A., Goryacheva I.I.* Genotip, fenotip i norma reaktsii v usloviyakh temperaturnogo stressa // *Pchelovodstvo*. 2010. N 4. S. 19–21].
- Монахова М.А.* Генетическая природа роения // Пчеловодство. 2008а. № 7. С. 16–18 [*Monakhova M.A.* Geneticheskaya priroda roeniya // *Pchelovodstvo*. 2008a. N 7. S. 16–18].
- Монахова М.А.* Генетические основы феномена пестрого расплода // Пчеловодство. 2008б. № 1. С. 16–18 [*Monakhova M.A.* Geneticheskie osnovy fenomena pestrogo rasploda // *Pchelovodstvo*. 2008b. N 1. S. 16–18].
- Николаенко В.П.* Генетика пчелы. Ростов-на-Дону, 2010. 163 с. [*Nikolaenko V.P.* Genetika pchely. Rostov-na-Donu, 2010. 163 s.].
- Пивоварова О.В., Васильева Л.А.* Стрессовая индукция транспозиций ретротранспозона mdgl на разных стадиях сперматогенеза у самцов *Drosophila melanogaster* // Экологическая генетика. 2004. Т. 2. № 3. С. 8–13 [*Pivovarova O.V., Vasil'eva L.A.* Stressovaya induksiya transpozitsij retrotranspozona mdgl na raznykh stadiyakh spermatogeneza u samtsov *Drosophila melanogaster* // *Ekologicheskaya genetika*. 2004. T. 2. N 3. S. 8–13].
- Пономарев А.С.* Массовая гибель пчел: причины, следствия, уроки // Пчеловодство. 2008. № 9. С. 60–63 [*Ponomarev A.S.* Massovaya gibel' pchel: prichiny, sledstviya, uroki // *Pchelovodstvo*. 2008. N 9. S. 60–63].
- Сайфутдинова З.Н., Королев А.В., Климов Е.А., Кокаева З.Г., Горячева И.И., Монахова М.А., Акимова Н.И.* Пчела медоносная (*Apis mellifera*) в генетическом поле: Эколого-генетические характеристики. М., 2020. 155 с. [*Sajfutdinova Z.N., Korolev A.V., Klimov E.A., Kokaeva Z.G., Goryacheva I.I., Monakhova M.A., Akimova N.I.* Pchela medonosnaya (*Apis mellifera*) v geneticheskom pole: Ekologo-geneticheskie kharakteristiki. M., 2020. 155 s.].
- Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.; Л., 1946. 396 с. [*Shmal'gausen I.I.* Faktory evolyutsii (teoriya stabiliziruyushchego otbora). M.; L., 1946. 396 s.].
- Altunkaynak B.Z., Altun G., Yahyazadeh A., Kaplan A.A., Deniz O.G., Türkmen A.P., Önger M.E., Kaplan S.* Different methods for evaluating the effects of microwave radiation exposure on the nervous system // *J. Chemical Neuroanatomy*. 2016. N 75. P. 62–69.
- Amdam G.V., Fondrk M.-K., Page R.E.* Complex social behaviour derived from maternal reproductive traits // *Nature*. 2006. Vol. 439. P. 76–78.
- Brutscher L.M., Daughenbaugh K.F., Flenniken M.L.* Antiviral defense mechanisms in honey bees // *Current Opinion in Insect Science*. 2015. 10. P. 1–12 [https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.04.016].
- Christmas M.J., Wallberg A., Bunikis I., Olsson A., Wallerman O., Webster M.T.* Chromosomal inversions associated with environmental adaptation in honeybees // *Molecular ecology*. 2019. N 28(6). P. 1358–1374.
- Cremer S., Armitage S.A.O., Schmid-Hempel P.* Social immunity // *Curr. Biol*. 2007. 17. P. R693–R701 [doi: 10.1016/j.cub.2007.06.008].
- Cucurachi S., Tamis W.L., Vijver M.G., Peijnenburg W.J., Bolte J.F., de Snoo G.R.* A review of the ecological effects of radiofrequency electromagnetic fields (RF-EMF) // *Environment international*. 2013. N 51. P. 116–140.

- De-Grandi-Hoffman G., Chen Y. Nutrition, immunity and viral infections in honey bees // *Curr. Opin., Insect Sci.* 2015. Vol. 10. P. 170–176.
- Evans J.D., Aronstein K., Chen Y.P., Hetru C., Imler J.L., Jiang H., Kanost M., Thompson G.J., Zou Z., Hultmark D. Immune pathways and defense mechanisms in honey bees *Apis mellifera* // *Ins. Molec. Biol.* 2006. Vol. 15. N 5. P. 645–656.
- Fedele G., Edwards M.D., Bhutani S., Hares J.M., Murbach M., Green E.W., Dissel S., Hastings M.H., Rosato E., Kyriacou C.P. Genetic analysis of circadian responses to low frequency electromagnetic fields in *Drosophila melanogaster* // *Public Library of Science Genetics*. 2014. Vol. 10. N 12. P. e1004804 [Published online 2014 Dec. 4 doi: 10.1371/journal.pgen.1004804].
- Galbraith D.A., Yang X., Niño E.L., Yi S., Grozinger C. Parallel Epigenomic and Transcriptomic Responses to Viral Infection in Honey Bees (*Apis mellifera*) // *PLOS Pathog.*, 2015, 11(3). P. e1004713 [https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1004713].
- Gench M., Gench F. Stress Factors on Honey Bees (*Apis mellifera* L.) and The Components of Their Defense System Against Diseases, Parasites, and Pests // *Melilifera*. 2019. Vol. 19. N 1. P. 7–20.
- Guzman-Novoa E. Integration biotechnologies. Genetic basis of disease resistance in the honey bee (*Apis mellifera*) / *Comprehensive biotechnology*, Second ed. Elsevier. 2011;(4):763-767. HGSC (The Honeybee Genome Sequencing Consortium). Insights into social insects from the genome of the honeybee *Apis mellifera* // *Nature*. 2006. Vol. 443. P. 931–949.
- Gregory P.G., Evans J.D., Rinderer T.J., de Guzmán L. Conditional immune-gene suppression of honeybees parasitized by *Varroa* mites // *J. Insect Sci.* 2005. Vol. 5. P. 7 [Published online 2005 Mar 25. doi: 10.1093/jis/5.1.7].
- Grimaldi D., Engel M.S. Evolution of the insects. Cambridge, N.Y., Melbourne, 2005. XV+755 p.
- Guzman-Novoa E. Intergration biotechnologies. Genetic basis of disease resistance in the honey bee (*Apis mellifera* L.) // *Comprehensive biotechnology*. Vol. 4. / Ed. M. Butler. Elsevier, Amsterdam, 2011. P. 763–767.
- Hernandez L.J., Schuehly W., Crailsheim K., Riessberger-Galle U. Trans-generational immune priming in honeybees // *Proc. Biol. Sci.* 2014. Vol. 281. P. 20140454 [doi.org/10.1098/rspb. (1785): 2014.0454].
- The Honeybee Genome Sequencing Consortium (HGSC). Insights into social insects from the genome of the honeybee *Apis mellifera* // *Nature*. 2006. Vol. 443. P. 931–949.
- Lapidge K.L., Oldroyd B.P., Spivak M. Seven suggestive quantitative trait loci influence hygienic behavior of honey bees // *Naturwissenschaften*. 2002. Vol. 89. P. 565–568.
- Larsen A., Reynaldi F.J., Guzmán-Novoa E. Fundamentals of the honey bee (*Apis mellifera*) immune system: Review // *Rev. Mex. Cienc. Pec.* 2019. Vol. 10. N 3. P. 705–728 [https://doi.org/10.22319/rmcp.v10i3.4785].
- Macmenamin A.J., Brutscher L.M., Glenny W., Flenniken M.L. Abiotic and biotic factors affecting the replication and pathogenicity of bee viruses // *Curr. Opin. Insect Sci.* 2016. 16. P. 14–21.
- Moran N.A. Genomics of the honeybee microbiome // *Current Opinion in Insect Science*. 2015. Vol. 10. P. 22–28 [http://dx.doi.org/10.1016/j.cois.2015.04.003].
- Nelson C.M., Ihle K.E., Fondrk M.K., Page R.E., Amdam G.V. The Gene *vitellogenin* Has Multiple Coordinating Effects on Social Organization // *PLOS Biol.* 2007. Vol. 5. N 3. P. e62 [doi:10.1371/journal.pbio.0050062].
- Olofsson T.C., Butler E., Markowicz P., Lindholm C., Larsson L., Vasquez A. Lactic acid bacterial symbionts in honeybees – an unknown key to honey's antimicrobial and therapeutic activities // *International Wound Journal*. 2016. Vol. 13. N 5. P. 668–679.
- Rothenbuhler W.C. Behavior genetics of nest cleaning in honey bees. 1. Responses of four inbred lines to disease killed brood // *Anim. Behav.* 1964. Vol. 12. P. 578–583.
- Rueppell O., Hayworth M.K., Ross N.P. Altruistic self-removal of health-compromised honey bee workers from their hive // *J. Evol. Biol.* 2010. Vol. 23. P. 1538–1546.
- Salmela H., Amdam G.V., Freitak D. Transfer of immunity from mother to offspring is mediated via egg-yolk protein vitellogenin. // *PLOS Pathogens*. 2015. Vol. 11. N 7. P. e1005015 [doi.org/10.1371/journal.ppat.1005015].
- Sayfutdinova Z.N., Shangaraeva G. The honeybee population as eco-toxicological indicators // *Mutation Research: Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis*. 1997. Vol. 379. S1. P. 96.
- Simone-Finstrom M., Walz M., Tarpy D.R. Genetic diversity confers colony level benefits due to individual immunity // *Biol. Lett.* 2016. Vol. 12. N 3. P. 20151007.
- Spivak M., Downey D.L. Field assays for hygienic behavior in honey bees (Hymenoptera: Apidae) // *Econ. entom.* 1998. Vol. 91. P. 64–70.
- Stanimirovic Z., Stevanovic J., Andjelkovic M. Chromosomal diversity in *Apis mellifera carica* from Serbia // *Apidologie*. 2005. Vol. 36. N 1. P. 31–42.
- Starks P.T., Blackie C.A., Seeley T.D. Fever in honeybee colonies // *Naturwissenschaften*, 2000. Vol. 87. P. 229–231.
- Sugahara M., Sakamoto F. Heat and carbon dioxide generated by honeybees (Hymenoptera: Apidae) jointly act to kill hornets // *Naturwissenschaften*. 2009. Vol. 96. N 9. P. 1133–1136.
- Tarpi D.R. Genetic diversity within honeybee colonies prevents severe infections and promotes colony growth // *Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. Biol. Sci.* 2003. Vol. 270. P. 99–103.

Поступила в редакцию / Received 16.11.2020

Принята к публикации / Accepted 10.01.2021

GENETIC ASPECTS OF THE SYNDROME OF MASS DEATH OF THE HONEY BEE (*APIS MELLIFERA*)

*M.A. Monakhova*¹, *Z.N. Seifutdinova*², *Z.G. Kokaeva*³

The phenomenon of collapse indicates the destruction of the defense mechanisms of the honeybee's immune system. This is facilitated by beekeeping methods, as well as anthropogenic pollution of the environment. The honey bee has a powerful, multi-level and multi-component system of antiviral and antibacterial protection against parasites and pathogens. The basis of this system is innate individual and social immunity as well as acquired, adaptive immunity. In the process of domestication, the gene pool of the honey bee underwent a significant reorganization. This was facilitated by massive unsystematic hybridization, the introduction of southern breeds to the north, as well as the influence of environmental stress factors. As a result of replacing natural selection with artificial, the selection vector changed from resistance to honey productivity. This led to the loss of a number of important genes, the system of genetic control of adaptation processes, and immunity. Environmental stress has an epigenetic effect on the genetic system of the honeybee, causing reprogramming of the genome. As a result, there is a violation of the mechanisms of immune defense, as well as a decrease in overall vitality. The genetic strategy for preventing collapse is to preserve the gene pool of the aboriginal dark forest bee as a source of genetic adaptation systems. An important task is to protect the honeybee from environmental stress factors of anthropogenic origin.

Key words: Honey bee, collapse, immunity, gene pool, environmental stress, epigenetics.

¹ Monakhova Margarita Aleksandrovna, Faculty of Biology, Moscow State University, Department of Genetics (monakhova@list.ru); ² Saifutdinova Zifa Nizamovna, FGBNU Federal Research Center – All-Russian Research Institute of Experimental veterinary medicine them. K.I. Scriabin and Ya.R. Kovalenko, bee disease laboratory (zsaifutdin@yandex.ru); ³ Kokaeva Zarema Grigor'evna, Faculty of Biology, Moscow State University, Department of Genetics (zaremak@inbox.ru).

УДК 595.76

НОВЫЙ ВИД *CATOPS* PAYKULL (COLEOPTERA, LEIODIDAE, CHOLEVINAЕ) ИЗ ЗАПАДНОГО ИРАНА

Р.А. Хряпин¹

Приведено описание нового вида из рода *Catops* Paykull, 1796 из Западного Ирана (Западный Азербайджан). *Catops arsenipavlovi* sp.n. отличается от других известных крупных видов *Catops* строением эдеагуса, красно-рыжей окраской и удлинненно-яйцевидной формой тела. Приведены фотографии внешнего вида самца и самки, а также эдеагуса самца.

Ключевые слова: Cholevidae, Coleoptera, *Catops*, Западный Иран, новый вид.

Использованные в статье сокращения: RKh – частная коллекция Р. Хряпина (Россия, Москва); ZIN RAS – Зоологический Институт РАН (Россия, Санкт-Петербург).

В фауне Ирана в настоящее время известны только 10 видов обширного и богато представленного в Палеарктике рода *Catops* (Perreau, 2015; Perreau et al., 2017). Новый вид рода *Catops* был обнаружен среди сборов насекомых из Ирана, сделанных канд. биол. наук Денисом Германовичем Касаткиным (ФГУ «ВНИИКР», Россия, Ростов-на-Дону). Типовой материал является собственностью Зоологического института Российской академии наук, Санкт-Петербург (ЗИН РАН), но временно размещен в личной коллекции автора.

Материалы и методы

Для препаровки и диагностики применяли стандартный микроскоп «МБС-10». У самца был извлечен эдеагус, который в сухом виде смонтирован на треугольник белого картона. Жуков в сухом виде закрепляли вентральной стороной на треугольниках белого картона с помощью клея «Herkules». В дальнейшем для изучения и постановки диагноза использовали стандартный морфологический метод. При изучении морфологии нового вида анализировали описания из ряда публикаций (Jeannel, 1936; Giachino et al., 2000; Tahami et al., 2017).

Catops arsenipavlovi sp.n. Khryapin. Рис. 1–2

Материал. Голотип: ♂ (ZIN RAS), Iran, West Azerbaijan, prov. near Piranshahr, 1620–2300 m, 16–18.05.2015, D. Kasatkin. Паратип: ♀ (RKh, ZIN), Iran, West Azerbaijan, prov. near Piranshahr, 1620–2300 m, 16–18.05.2015, D. Kasatkin.

Описание. Голотип, ♂, длина тела 7,75 мм. Тело удлинненно-яйцевидное, сверху одноцветно красно-рыжее, включая голову, ноги, усики, и ротовые органы, и лишь вершины седьмых члеников усиков затемнены (рис. 1).

Голова с глазами такой же ширины, как передний край переднеспинки. Голова сверху густо пунктирована, расстояние между точками меньше или равно диаметру точек, сами точки неглубокие. Промежутки между точками на голове несут поперечно-сетчатую микроскульптуру. Сверху голова покрыта короткими, умеренно прилегающими, золотистыми волосками. Глаза хорошо развиты, умеренно выпуклые. Последний членик нижнечелюстных щупиков конический, едва короче предпоследнего.

Усики симметричные, вершины седьмых члеников затемнены. Членики усиков с 1 по 5 слабо расширены к вершине, с 6 по 10 заметно более расширены к вершине усика. 11-й членик усиков на вершине конически заострен; 2-й членик усиков в 1,6 раза короче первого; 3-й членик длинный, очень слабо расширенный к вершине, в 1,8 раза длиннее второго, равной с ним ширины; 4-й членик чуть шире 3-го, и составляет 0,8 его длины. 5-й членик немного короче 4-го и равен ему по ширине. Длина 6-го членика усиков равна длине 2-го и 7-го, 6-й членик заметно расширен к вершине, его ширина составляет 0,8 ширины 7-го; длина 6-го членика в 2,2 раза превышает его ширину; 7-й членик затемнен на вершине, в 1,2 раза шире и в 1,4 раза длиннее 8-го членика; длина 7-го членика в 1,8

¹ Хряпин Роман Александрович (79104408751@yandex.ru).



Рис. 1. *Catops arsenipavlovi* sp. n.: а – самец, б – самка



Рис. 2. *Catops arsenipavlovi* sp. n., эдеагус самца

раза превышает ширину; 8-й членик короткий, его ширина составляет 0,7 ширины и 0,9 длины 9-го членика, длина 8-го членика в 1,6 раза превышает его ширину. Длина и ширина 9-го членика равны длине и ширине 10-го; длина 9-го членика в 1,3 раза превышает его ширину; 11-й членик равной ширины с 10-м, в 1,6 раза длиннее его, в вершинной трети длины конически заострен, вдвое длиннее своей ширины.

Переднеспинка слабо выпуклая, ее ширина в 1,6 раза превышает длину, наибольшая ширина за серединой. Основание переднеспинки в 1,8 раза шире ее на переднем крае. Передние углы переднеспинки широко округлены, плавно переходят в пологую дугу ее бокового края, которая следует до места наибольшей ширины, после чего боковой край переднеспинки переходит в дугу почти правильной окружности вплоть до ее скругленных задних углов. Основание переднеспинки прямое, с небольшой полой выемкой в месте расположения щитка. Переднеспинка густо, но неглубоко пунктирована, расстояния между точками меньше или равны диаметру точек; равномерно покрыта короткими, прижатыми золотистыми волосками. Промежутки между точками на переднеспинке покрыты поперечно-сетчатой микро-скульптурой.

Надкрылья удлинено-яйцевидные, слабо выпуклые, их наиболее выпуклая область находится на середине длины, как и наибольшая ширина. Длина надкрыльев в 1,4 раза превышает наибольшую ширину и в 2,8 раза длину переднеспинки. Каждое надкрылье с девятью правильными, неглубокими, но отчетливыми точечными бороздками; отдельная укороченная прищитковая бороздка отсутствует. Первая бороздка начинается почти от самого основания видимой части щитка, промежуток между ней и швом немного расширяется в передней трети длины надкрылья, далее следует параллельно шву; в задней четверти надкрылья он начинает заметно сужаться; на вершине надкрылья первая бороздка сливается со швом. С места сужения первой бороздки и до вершины надкрылий шов становится вывернутым, зияющим; надкрылья на вершине слегка расходящиеся, совместно округленные. Вторая бороздка надкрылий плавно сужается к вершине с третьей бороздкой, как третья и все последующие бороздки, немного не достигает вершины надкрылья; промежуток между ней и первой бороздкой заметно шире, чем между первой бороздкой и швом. Промежут-

ки между бороздками надкрылий незначительно выпуклые, с рашпелевидной, но не слишком грубой скульптурой, покрыты короткими, прижатыми, золотистыми волосками; промежутки между бугорками с поперечно-сетчатой микро-скульптурой. Щиток довольно крупный, в форме треугольника с углом на вершине примерно в 50°. Крылья развиты.

Низ тела красно-рыжий, места прикрепления передних тазиков, средние и задние тазики немного затемнены. Стерниты брюшка покрыты короткими и тонкими, прижатыми, редкими волосками, шагреневаны. Пигидий покрыт густыми золотистыми волосками.

Передние голени в основании сильно искривлены, с места окончания этого изгиба до вершины по внешней стороне полого вогнуты и по вогнутой поверхности заметно уплощены; нижний край этой вогнутой поверхности несет ряд тонких шипиков. Все передние голени густо покрыты жесткими, прижатыми золотистыми волосками. Вершина передних голеней немного оттянута кнаружи и скруглена. Первые три членика передних лапок расширены, в верхней трети с V-образной вырезкой, в которой помещается основание последующего членика; 1-й членик наибольшей величины, массивный, такой же длины, как и последний, коготковый членик, без учета длины самих коготков; 2-й членик передних лапок едва длиннее третьего, но гораздо его шире, с V-образной вырезкой до середины своей длины; 4-й членик маленький, очень узкий при основании, на вершине едва шире пятого; 5-й членик длинный и тонкий, слабо расширенный от основания к вершине. Все членики передних лапок покрыты сверху прижатыми золотистыми волосками.

Средние голени искривлены дугообразно по всей длине, их внешняя поверхность покрыта острыми торчащими шипиками, а внутренняя – жесткими волосками; 1-й членик средних лапок расширен, удлинено-овальный, плавно суженный от основания к вершине, вдвое длиннее второго; 2-й, 3-й и 4-й членики средних лапок узкие, слабо расширяющиеся к вершине; 3-й членик заметно короче второго, а 4-й – 3-го; 5-й коготковый членик средних лапок длинный, узкий, заметно короче 1-го (без учета длины коготков), но длиннее любого другого. Все членики средних лапок покрыты сверху прижатыми золотистыми волосками.

Задние голени полого изогнуты в вершинной трети; их внешняя сторона несет острые торчащие шипики, а все поверхности покрыты жесткими прижатыми волосками. Задние лапки узкие, длинные, их 1-й членик длинный, не короче, чем три последующие, вместе взятые. Все членики задних лапок покрыты сверху прижатыми золотистыми волосками.

Эдеагус при осмотре сбоку сильно изогнут в основной трети своей длины, с оттянутой вершинной частью (рис. 2). Вершина эдеагуса раздвоена на симметричные доли равной величины, с U-образной вырезкой между ними, основание этой вырезки полукруглое, а ширина самой вырезки меньше длины каждой из долей вершины. Доли вершинной части эдеагуса на своей вершине образуют небольшие тупые крючки, загнутые дорсально и навстречу друг другу. Выросты язычка лировидной формы, симметричные, с заостренными и сильно разведенными в стороны вершинами. Парамеры тонкие, щетинковидные, не достигающие вершины эдеагуса, каждая с двумя щетинками на вершине.

Паратип, ♀, длина тела 6,70 мм. Тело удлинено-яйцевидное, сверху рыжее, включая ноги и ротовые органы; голова красно-рыжая, но контраст с остальной окраской тела невелик. Усики рыжие, с седьмого членика затемнены (рис. 1).

Голова с глазами такой же ширины, как передний край переднеспинки. Голова сверху густо пунктирована, расстояние между точками меньше или равно диаметру самих точек, сами точки неглубокие. Промежутки между точками на голове несут поперечно-сетчатую микроскульптуру. Сверху голова покрыта короткими, умеренно прилегающими золотистыми волосками. Глаза хорошо развиты, умеренно выпуклые. Последний членик нижнечелюстных щупиков конический, едва короче предпоследнего.

Усики симметричные, с седьмого членика затемнены. Членики усиков с 1-го по 5-й слабо расширены к вершине, с 6-го по 10-й заметно расширены к вершине, 11-й членик усиков на вершине конически заострен. 2-й членик усиков в 1,6 раза короче 1-го, 3-й членик усиков длинный, очень слабо расширенный к вершине, в 1,8 раза длиннее 2-го, равной с ним ширины; 4-й членик усиков не шире 3-го и в 0,8 раза его короче; 5-й членик усиков короче и шире 4-го; 6-й членик усиков равной длины со вторым, за-

метно расширенный к вершине, где явно заметно шире 5-го; 7-й членик усиков заметно крупнее 6-го и 8-го члеников; 8-й членик усиков короткий, уже 9-го; 9-й членик усиков равной длины с 10-м, но несколько уже последнего; 11-й членик крупнее 10-го, с вершинной трети длины конически заострен.

Переднеспинка слабо выпуклая, несимметричная (вероятно, вследствие неблагоприятных условий при выходе из куколки), с менее развитой и деформированной левой половиной, ширина в 1,5 раза превышает длину, наибольшая ширина за серединой. Основание переднеспинки в 1,6 раза шире ее переднего края. Передние углы переднеспинки широко округлены, плавно переходят в пологую дугу ее бокового края, которая следует до места наибольшей ширины, после чего боковой край переднеспинки почти прямолинеен, вплоть до ее скругленных задних углов. Основание переднеспинки почти прямое в правой половине и полого выемчатое перед щитком, а далее скошено вниз до середины щитка в деформированной левой половине. Переднеспинка густо, но неглубоко пунктирована, расстояния между точками пунктировки меньше или равны диаметру самих точек; равномерно покрыта короткими, прижатыми золотистыми волосками. Промежутки между точками на переднеспинке покрыты поперечно-сетчатой микроскульптурой.

Надкрылья удлинено-яйцевидные, слабо выпуклые, их наиболее выпуклая область находится на середине длины, как и наибольшая ширина. Каждое надкрылье с девятью правильными, неглубокими, но отчетливыми точечными бороздками; отдельная укороченная прищитковая бороздка отсутствует. Первая бороздка начинается почти от самого основания видимой части щитка, промежуток между ней и швом немного расширяется в передней трети длины надкрылья, далее следует параллельно шву; в задней четверти надкрылья он начинает заметно сужаться; на вершине надкрылья первая бороздка сливается со швом. С места сужения первой бороздки и до вершины надкрылий шов становится вывернутым, зияющим; надкрылья на вершине слегка расходящиеся, совместно округленные. Вторая бороздка надкрылий плавно сужается к вершине с третьей бороздкой; как и третья бороздка, и все последующие бороздки, немного не достигает вершины надкрылья; промежуток между ней и первой бороздкой

заметно шире, чем между первой бороздкой и швом. Промежутки между бороздками надкрылий незначительно выпуклые, со слабо выраженной рашпелевидной скульптурой, развитой очень неравномерно (в меньшей степени, чем у самца) и покрыты короткими, прижатыми, золотистыми волосками; промежутки между бугорками с поперечно-сетчатой микроскульптурой. Щиток довольно крупный, в форме треугольника с углом на вершине примерно в 45° . Крылья развиты.

Низ тела рыжий. Стерниты брюшка покрыты тонкими, короткими, прижатыми волосками, нежно шагреневаны.

Передние голени в основании сильно искривлены, с места окончания этого изгиба до вершины по внешней стороне полого вогнуты и по вогнутой поверхности несут шипики: верхний укороченный ряд из совсем коротких шипиков, и нижний ряд длинных, острых шипиков; поверхность между рядами шипиков немного уплощена. Все передние голени густо покрыты жесткими, прижатыми золотистыми волосками.



Рис. 3. Вершина эдеагуса *C. kuelzeri* Jeannel, по: Giachino, Vailati, 2000

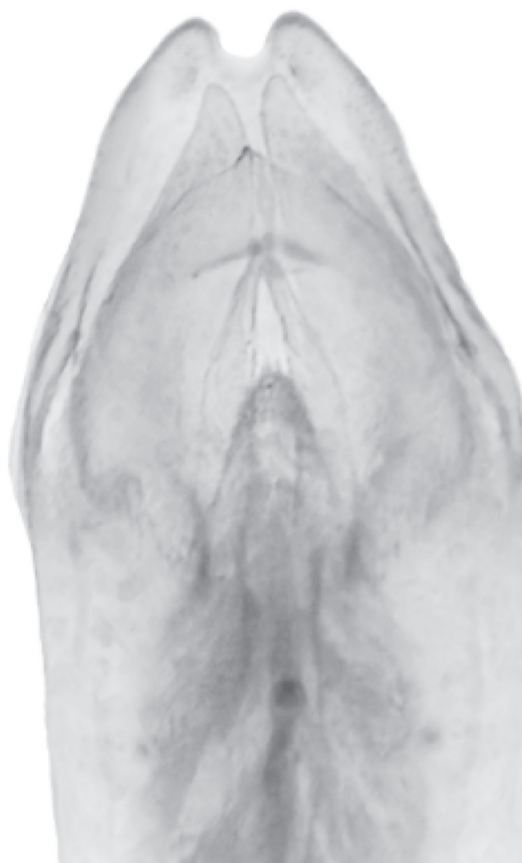


Рис. 4. Вершина эдеагуса *C. farsicus* Giachino et Vailati, по: Tahami et al., 2017

Вершина передних голеней немного оттянута кнаружи. Передние лапки узкие, первый их членик немного короче последнего, коготкового членика, без учета длины самих коготков; 2-й членик передних лапок едва длиннее 3-го, но заметно шире его; 4-й членик маленький, очень узкий при основании, на вершине едва шире пятого. Все членики передних лапок покрыты сверху прижатыми золотистыми волосками.

Средние голени искривлены дугообразно по всей длине, их внешние поверхности покрыты острыми торчащими шипиками, а внутреннее – жесткими волосками. Средние лапки узкие, длинные, их первый членик цилиндрический, не расширенный от основания к вершине, вдвое длиннее второго; 3-й членик заметно короче второго, а 4-й короче 3-го; 5-й, коготковый членик средних лапок длинный, узкий, заметно короче первого (без учета длины коготков), но длиннее любого другого. Все членики средних лапок покрыты сверху прижатыми золотистыми волосками.

Задние голени полого искривлены по всей длине; их внешние стороны несут острые торчащие шипики, а все поверхности покрыты жесткими прижатыми волосками. Задние лапки узкие, длинные, их 1-й членик длинный, лишь немного короче, чем три последующих. Все членики задних лапок покрыты сверху прижатыми золотистыми волосками.

Дифференциальный диагноз. Новый вид – *Catops arsenipavlovi* sp.n. существенно отличается от двух наиболее похожих крупных видов рода *Catops*: *C. kuelzeri* Jeannel из Турции и *C. farsicus* Giachino et Vailati из Ирана. От *C. kuelzeri* Jeannel новый вид отличается формой тела, в том числе переднеспинки, а также строением эдеагуса в его вершинной части и в области язычка (рис. 3). Так, доли вершинной части эдеагуса у *Catops arsenipavlovi* sp.n. сближены более чем на свою длину, и вырезка между ними имеет полукруглое основание. Отростки язычка эде-

агуса лировидные, с сильно разведенными, заостренными вершинами. Переднеспинка у *Catops arsenipavlovi* sp.n. более удлиненная, как и сама форма тела; габитуально новый вид более похож на *C. farsicus* Giachino et Vailati, но очень сильно отличается от него строением эдеагуса (рис. 4).

Этимология. Вид назван именем одного из лидеров сопротивления на Юго-Восточной Украине (Донецкая Народная Республика) – Арсена Сергеевича Павлова, известного под прозвищем «Моторола».

Выражаю глубокую благодарность Денису Германовичу Касаткину (ФГУ «ВНИИКР», Россия, Ростов-на-Дону) за предоставленный материал, Алексею Владимировичу Ковалеву (ВИЗР, Россия, Санкт-Петербург) за возможность проведения качественной фотосъемки типового материала и Андрею Сергеевичу Зубову за поддержку в процессе работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Giachino P.M., Vailati D. Cholevidae del Vicino Oriente: inventario, analisi faunistica e origine del popolamento // Biogeographia. 2000. Vol. 21. P. 7–172.
- Jeannel R. Monographie des Catopidae (Insectes Coléoptères) // Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Nouvelle Série. 1936. Vol. 1. P. 1–433.
- Perreau M. Leiodidae // Löbl I. et Löbl D. (Eds.). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 2/1. Hydrophiloidea – Staphylinoidea. Revised and Updated Edition. Leiden et Boston. 2015. P. 180–290.
- Perreau M., Ghahari H., Angelini F. A checklist of Leiodidae (Coleoptera: Staphylinoidea) of Iran // Zootaxa. 2017. N 4286. P. 70–92.
- Tahami Mohadeseh Sadat, Růžička Jan, Sadeghi Saber, Jakubec Pavel, Novák Martin. Small carrion beetles (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae) from caves in Iran, with additional taxonomical notes on *Anemadus sengleti* and *Catops farsicus* // Zootaxa. 2017. N 4303 (4). P. 509–520.

Поступила в редакцию / Received 16.09.2019

Принята к публикации / Accepted 30.01.2020

A NEW SPECIES OF CATOPS PAYKULL (COLEOPTERA, LEIODIDAE, CHOLEVINAЕ) OF THE WEST IRAN

R.A. Khryapin¹

New species from genus *Catops* Paykull, 1796 from West Iran, West Azerbaijan province being described. *Catops arsenipavlovi* sp.n. differs from other described large species of *Catops* by aedeagus structure, red-orange coloration in combination with elongated ovoid body shape. Photos of male, female and aedeagus included.

Key words: Coleoptera, *Catops*, Cholevinae, West Iran, new species.

¹ Khryapin Roman Alexandrovich, Moscow (79104408751@yandex.ru).

УДК 581

ТРАНСФОРМАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ЗОНЕ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ В ТЕЧЕНИЕ 4000 ЛЕТ ПО ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ БОЛОТА «БЫКОВКА» (ТУЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)

М.Б. Носова¹, Е.М. Волкова², Е.В. Столяров³

На территории Киреевского р-на Тульской обл. (в зоне перехода между широколиственными лесами и лесостепью) изучены торфяные отложения болота «Быковка» возрастом около 4000 лет (глубина изученной залежи 910 см). Получены палеоботанические данные о региональной и локальной динамике растительности в течение позднего голоцена. Показано, что вплоть до середины II тыс. н.э. на территории, окружающей торфяник, преобладали широколиственные леса при ограниченном присутствии участков с травянистой растительностью. Антропогенное воздействие имело место с самого начала изучаемого периода и усиливалось со временем. Основные этапы трансформации растительности таковы: более 4000 л.н. на территории появилось скотоводство, 1900–2000 л.н. – подсечно-огневое и пойменное земледелие, 1200–1000 л.н. с началом славянской колонизации – пашенное земледелие, 300 лет назад начал формироваться современный ландшафт.

Ключевые слова: палинология, голоцен, Тульская область, широколиственные леса, болота, антропогенное воздействие, история растительности.

Изменение границ природных зон в течение голоцена – одна из наиболее обсуждаемых проблем в палеогеографии и геоботанике (Гроссет, 1961; Смирнова и др., 2001; Новенко, 2016). Для ее решения можно использовать палинологический метод. Наиболее чувствительны к смене климатической обстановки и другим внешним (например, антропогенным) причинам экотоны – «зоны напряжения» на стыке природных зон (Одум, 1975). По мере изменения внешних условий в течение голоцена границы могут смещаться, а анализ палинологических данных на разных временных и пространственных срезах позволяет проследить динамику их изменения.

Изучение динамики палеорастительности на стыке природных зон позволяет понять, в каком объеме рассматривать такие крупные биомы, как степь и широколиственные леса. В двух наиболее современных картографических источниках лесостепь входит в состав разных биомов: на карте DMEER (Digital Map of European Ecological Regions – <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/figures/dmeer-digital-map-of-european-ecological-regions>) она относится к восточно-ев-

ропейской лесостепи (Eastern European forest-steppe), а на карте «Биомы России» (Ogureeva et al., 2015) – к «неморальному широколиственному и лесостепному биому» (Nemoral broad-leaf and forest-steppe biome). Согласно разным точкам зрения, это либо самостоятельный биом, либо производный от широколиственных лесов на их южной границе, либо производный от степи на северной границе. Именно взаимоотношение леса и степи в голоцене, их баланс и историческая динамика, на наш взгляд, определяют биогеографическую принадлежность современной лесостепи. С этой точки зрения важно изучить на разных объектах голоценовую динамику растительности в пределах упомянутого «неморального широколиственного и лесостепного биом», а также оценить изменения растительности, в том числе антропогенного характера, приведшие к формированию современного облика ландшафта.

Зона широколиственных лесов и лесостепь привлекают внимание палеоэкологов и палеогеографов, однако пригодных для изучения объектов (прежде всего, болот и озер) с сохранной стратиграфией в этих зонах немного. По этой причине работ, посвященных палеорастительно-

¹ Носова Мария Борисовна, Главный ботанический сад РАН (mashanosova@mail.ru); ² Волкова Елена Михайловна, Тульский государственный университет (convallaria@mail.ru); ³ Столяров Евгений Васильевич, Государственный музей-заповедник «Куликово поле» (stolyarov@kulpole.tula.net).

сти лесостепи и широколиственных лесов, мало. Н.В. Благовещенская (2020) обобщила результаты многолетних палинологических исследований в работе, посвященной взаимоотношениям леса и степи на юге Приволжской возвышенности. Растительность лесостепи на Среднерусской возвышенности в Тульской обл. изучали Е.Ю. Новенко с соавторами (Novenko et al., 2009, 2012, 2016; Новенко и др., 2013). Авторы этих работ пришли к выводу, что в исследованных районах в течение среднего и отчасти позднего голоцена либо растительность периодически сменялась на степную, либо (в более влажные и холодные периоды) увеличивалась доля лесов, но полностью лесными эти регионы в течение голоцена не были. В последние 2500 лет (с раннего железного века) значительное влияние на облик растительности в этой зоне оказывал человек. Однако максимальная трансформация ландшафтов отмечена в пределах Среднерусской и Валдайской возвышенностей только в последние 200–400 лет в зависимости от региона (Novenko et al., 2012; Новенко и др., 2017; Nosova et al., 2019). В Среднем Поволжье агроландшафты сменили широколиственные леса уже в X–XIII вв. (Vyazov et al., 2019; Ponomarenko et al., 2020).

Палинологических сведений для зоны широколиственных лесов гораздо меньше. Изучены болота «Главное» (Носова, Волкова, 2014) и «Источек» (Новенко и др., 2017), находящиеся в пределах бывшей Засечной черты. Данные с болота «Источек» показывают, что в теплый период (до 4500 л.н.) граница широколиственно лесной и лесостепной зон находилась на 50–70 км севернее, а после похолодания в среднем и позднем голоцене граница леса сместилась к югу.

Работа посвящена изучению палеоэкологической летописи карстового болота «Быковка», находящегося у северной границы лесостепного экотона в сильно трансформированных сельским хозяйством ландшафтах. Рабочая гипотеза нашего исследования состояла в том, что зональной растительностью на этой территории являются широколиственные леса у своей южной границы, а современный облик ландшафта обусловлен антропогенным воздействием на растительность.

Цель исследования – установление динамики изменений региональной и локальной растительности с течением времени, что отражено в торфяной залежи, а также выяснение этапов трансформации, приведших к современному состоянию ландшафта.

Для того, чтобы установить связь результатов палинологического анализа с периодами антропо-

генного воздействия на территорию, необходимо дать краткое описание археологических данных о смене культур и типов хозяйствования в регионе за последние 4000 лет.

На рубеже III–II тыс. до н.э. в лесной зоне Восточной Европы, включая территорию современной Тульской обл., появились новые племена, которые пришли, главным образом, с юга и юго-запада. Новое население обладало более высоким уровнем социально-экономического развития, чем местные поздненеолитические охотники и рыболовы. У этих племен было развито земледелие и скотоводство, они освоили металлургию меди и бронзы.

В культурно-историческом плане применительно к эпохе среднего бронзового века (конец III – первая половина II тыс. до н.э.) территория современной Тульской обл. делится на две части. В юго-восточной (верховья Дона) выделена группа памятников абашевской культуры, а в северо-западной (тульско-калужское течение р. Ока) изучен массив памятников и случайных находок фатьяновского облика (сверленные топоры-молотки и шлифованные топоры-клинья). Есть свидетельства контактирования этих культур и их взаимного влияния. Основой хозяйства было скотоводство при вспомогательной роли земледелия и присваивающего хозяйства (Екимов, 2001).

Поздняковская культура (вторая половина II тыс. до н.э.), характерная для позднего бронзового века на исследуемой территории, имела тесные связи с племенами срубной культуры. Тип хозяйствования поздняковской культуры схож с таковым у предшествующих племен (Екимов, 2003).

С началом I тыс. до н.э. в лесной полосе Восточной Европы начинается ранний железный век (VII в. до н.э. – I–II в.). Переходный период от эпохи бронзы к раннему железу в настоящее время изучен слабо («темные века»). Первый этап заселения племенами железного века Окско-Донского водораздела приходится на VIII–VII вв. до н.э. и связан с носителями традиций культуры текстильной и гладкостенной (с тычковой орнаментацией) керамики (Столяров, 2017). Позже сочетание этого субстрата стало общей основой для формирования дьяковской и городецкой культур, что предшествовало появлению угрофинских племен (меря, весь, мурома и др.) на юге лесной зоны Восточной Европы. К концу железного века роль земледелия увеличилась – помимо пойменного земледелия уже существовало подсечно-огневое.

С середины III в. территория верхней Оки заселяется племенами мощинской культуры.

Данных об их хозяйстве немного, но можно говорить о существовании у них подсечного земледелия (Воронцов, 2013).

Славянские племена появились на территории Верхнего Поочья в начале IX в. н.э. Основу их хозяйства составляло высоко развитое для своего времени пашенное земледелие с применением пахотных орудий, снабжавшихся железными наконечниками (Григорьев, 2002). К концу средневековья сформировалась комбинированная система земледелия, сочетавшая трехпольный севооборот с периодическим обновлением основного массива пашенных земель за счет перелогов и рощистей (Милов, 1998). К началу XVI в. уровень распашки приблизился к максимально возможному, сменившись упадком сельского хозяйства в период кризиса Смутного времени, а затем площадь сельскохозяйственных земель вновь увеличилась до максимума и оставалась таковой вплоть до середины – конца XX в.

Территория и объект исследования

Болото «Быковка» – одно из 53 болот, сформированных в системе карстовых провалов на водоразделе в Киреевском р-не Тульской обл. у дер. Быковка (рис. 1). Это ненарушенное болото площадью 0,2 га с сохранившейся торфяной залежью глубиной 9 м. Подстилающими породами являются глинистые отложения. Питание болота осуществляется выклинивающимися грунтовыми и делювиальными водами, а также атмосферными осадками. Увеличение доли атмосферного питания определяет формирование современной олиготрофной растительности.

Климат района умеренно-континентальный. Среднегодовая температура на территории района меняется в интервале от +3,6 до +3,8 °C. Безморозный период в районе продолжается 138 дней, среднегодовая сумма осадков составляет 585 мм/год. По этой территории в настоящее время проходит граница зоны широколиственных лесов и лесостепной зоны. Преобладают открытые ландшафты – агроценозы, залежи разного возраста, луговые и лугово-степные сообщества. Водораздельные и балочные леса встречаются в виде небольших урочищ и представлены в основном сукцессионными сериями широколиственных лесов с преобладанием мелколиственных пород – березы, ольхи и осины. Почвенный покров представлен серыми и темно-серыми лесными почвами, а также оподзоленными черноземами.

Методы

Образцы для проведения анализа макроостатков в торфе и палинологического анализа торфа были отобраны буром Инсторфа с интервалом 10 см в наиболее глубокой части болота. Ботанический анализ торфа выполнен по стандартной методике (Тюремнов, 1976) Е.М. Волковой, данные по болоту «Быковка» частично опубликованы (Волкова и др., 2017). На основании результатов ботанического анализа была построена стратиграфическая диаграмма торфяных отложений в программе «Kogri» (Кутенков, 2013). Для палинологического анализа образцы торфа были подвергнуты стандартной обработке методом ацетоллиза (Erdtman, 1960). Подсчет пыльцы и спор проводили на временных препаратах с помощью светового микроскопа «Микмед-5» при увеличении $\times 400$. Обработка палинологических данных и построение диаграмм процентного содержания пыльцы были проведены с помощью программ TILIA и TGview 1.7.16 (Grimm, 1991). Процентное содержание таксонов в пыльцевом спектре рассчитывали от суммы деревьев, трав и спор, исключая водные растения и сфагновые мхи. Микроугли в образцах специально не учитывались, но содержащие микроугли прослойки были визуально отмечены при отборе образцов в поле и при анализе эта информация была проверена. Радиоуглеродный анализ выполнен в Радиоуглеродной лаборатории Института географии РАН (Волкова и др., 2017). Данные, представленные в таблице, откалиброваны в программе CalPal (<http://www.calpal-online.de>). Для построения хронологической шкалы на палинологической диаграмме использован калиброванный возраст образцов, который для глубины более 640 см экстраполирован с помощью программы TGView.

Результаты

Формирование залежи и смены локальной растительности болота по данным анализа макроостатков в торфе

Болото «Быковка» (Тульская обл.), согласно созданной в программе TGView возрастной модели с линейной экстраполяцией для нижней части разреза, образовалось около 4000 лет назад (Суббореальный период голоцена) в карстовой депрессии глубиной более 10 м. Начальные этапы заболачивания, согласно результатам ботанического анализа торфа (рис. 2), характеризовались отсутствием обильного увлажнения, что запустило первую стадию формирования болота в виде древесно-травяной палеорастительности



Рис. 1. Местоположение болота «Быковка» (Киреевский р-н, Тульская обл.) на карте (©Yandex)

Т а б л и ц а 1

Результаты радиоуглеродного анализа образцов торфа болота «Быковка» (Тульская обл.)

Лаборатория № ИГ РАН	Материал	Глубина, см	Радиоуглеродный возраст, ^{14}C л.н.	Интервал калиброванного возраста (1 σ), кал. л.н.	Вероятность
4507	торф	90–100	260 $\pm$ 80	348–457	0,46
4508	торф	140–150	300 $\pm$ 70	347–460	0,72
4509	торф	290–300	540 $\pm$ 100	505–570	0,50
4510	торф	340–350	1130 $\pm$ 80	962–1090	0,75
4505	торф	390–400	1470 $\pm$ 70	1297–1414	0,98
4511	торф	440–450	1600 $\pm$ 80	1395–1566	1,0
4514	торф	480–490	1720 $\pm$ 70	1553–1709	1,0
4504	торф	570–580	1910 $\pm$ 70	1777–1930	0,92
4512	торф	630–640	2230 $\pm$ 70	2154–2272	0,77

(с участием *Salix* sp.) (Волкова и др., 2017). Однако накопление выклинивающихся грунтовых и стекающих поверхностных вод способствовало переходу к травяно-гипновым палеоценозам, в том числе с тростником и рогозом. Выше по разрезу формировались травяные и шейхцериевые палеоценозы (2–3-я стадия). На 4-й стадии богатое водно-минеральное питание обуславливает эвтрофный характер шейхцериево-сфагнового палеосообщества. Скорость прироста торфа увеличивается до 4,4 мм в год. Выше по разрезу происходит переход к мезотрофному этапу развития (5-я стадия), сначала со снижением скорости прироста до 1,4 мм/год, затем (300–500 л.н.) при формировании осоково-сфагновых сообществ и сохранении мезотрофного характера залежи происходит увеличение скорости прироста до 7,1–7,3 мм/год. Позже (150–200 л.н.) в составе палеоценозов появляется клюква и олиготрофные сфагновые мхи, происходит переход к олиготрофному этапу развития (8-я стадия, О-этап). В этот период скорость вертикального прироста торфа составляет 2,7 мм/год. В настоящее время на верховом торфе образовано сообщество *Carex rostrata* – *Sphagnum fuscum* + *S. magellanicum*.

Палинологический анализ

Построенная по результатам палинологического анализа диаграмма (рис. 3) была разделена на 6 зон, согласно изменению процентного соотношения компонентов в спектрах. Мы обращали особое внимание на присутствие скоплений

пыльцевых зерен, которые с большой вероятностью указывают на локальное произрастание таксона. Зоны с I по IV содержат ярко выраженные лесные спектры с преобладанием пыльцы мелколиственных и широколиственных деревьев. Зоны V и VI демонстрируют увеличение антропогенного воздействия и уменьшение участия древесных пород вследствие сведения лесов в регионе.

Зона I (910–790 см). Преобладает пыльца *Betula* (до 30%) и широколиственных пород (*Quercetum mixtum* – далее QM). Значительно участие травянистых пыльцевых таксонов (*Рoaceae*, *Сypergaceae*), а также таких, которые можно характеризовать как сорняки увлажненных богатых субстратов – *Urtica*, *Humulus* / *Cannabis*, *Rumex*. В этой и последующих зонах спектры носят очевидно лесной характер, доля пыльцы деревьев и кустарников в них не ниже 70%, лишь на глубине 345–585 см этот показатель снижается до 65–70%, восстанавливаясь затем до прежних значений. Для хвойно-лесной зоны это невысокие значения, но в интересующем нас регионе, очевидно, в растительности преобладают широколиственные таксоны, обладающие невысокой пыльцевой продуктивностью, за счет чего процентные соотношения изменяются в пользу пыльцы трав.

Зона II (790–725 см). Участие пыльцы *Betula* увеличивается, участие QM, напротив, снижается. Увеличивается участие папоротников *Polypodiaceae* (присутствуют скопления спор), в частности *Thelypteris*. Уменьшается участие пыль-

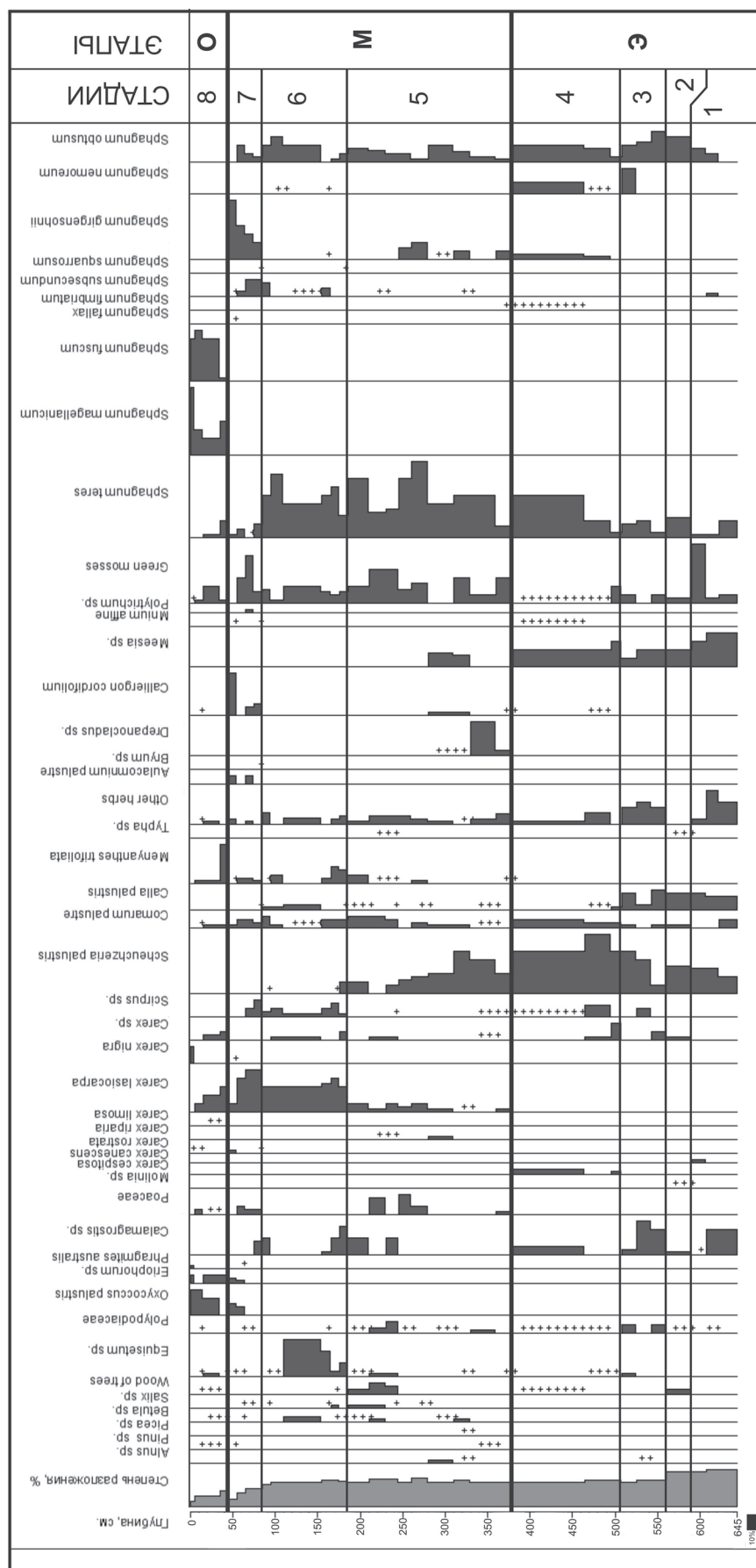


Рис. 2. Стратиграфическая диаграмма ботанического состава торфа и стадии развития болота «Быковка» (Э-этап: 1 – травяно-типиновая (с тростником и рогозом), 2 – травяная (с гипновыми и сфагновыми мхами), 3 – шейхцериевая, 4 – шейхцеригово-сфагновая; М-этап: 5 – шейхцеригово-сфагновая, 6 – осоково-сфагновая; О-этап: 7 – осоково-сфагновая; 8 – сфагновая)

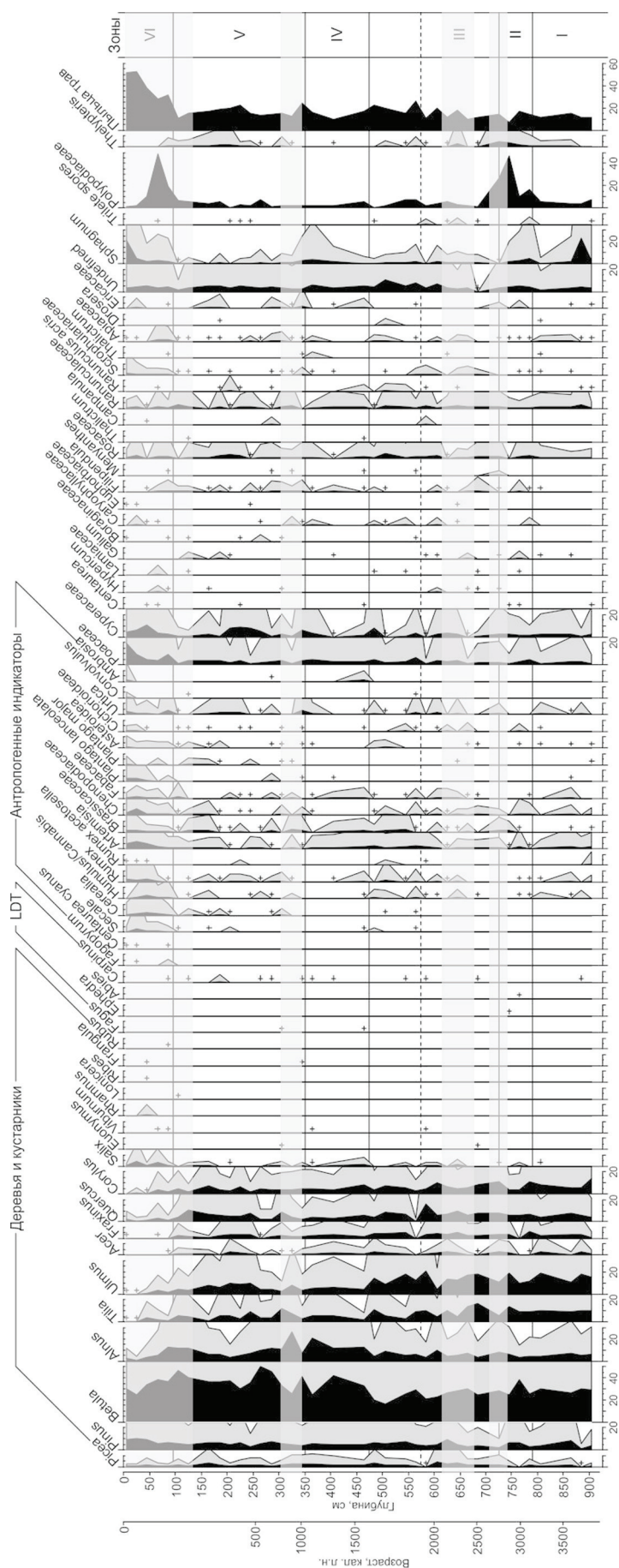


Рис. 3. Палинологическая диаграмма залежи «Быковка» (Киреевский р-н Тульской обл.). Пунктирной линией отмечен уровень первого появления культурных злаков, серым цветом обозначены богатые микрогуглями слои торфа

цы трав, однако среди них возрастает участие *Chenopodiaceae*, *Cichorioidea* и общее разнообразие луговых травянистых таксонов увеличивается.

Зона III (725–475 см). Показатели для березы и широколиственных пород возвращают свои значения к прежним уровням. В одном из образцов этой зоны встречено скопление пыльцевых зерен *Tilia*, что свидетельствует о произрастании этой породы непосредственно по краю болота. Появляется и укрепляет свои позиции пыльца *Salix*. Около 2000 л.н. впервые в спектрах появляются культурные злаки (*Cerealia*) и одновременно вследствие увеличения площади открытых пространств растет участие сопутствующих им сорняков и травянистых растений – антропогенных индикаторов (АИ). Содержание пыльцы травянистых растений достигает 20–25%. Этот уровень на диаграмме (рис. 3) показан пунктирной линией, поскольку сопровождается кратковременным снижением некоторых широколиственных таксонов почти до нуля, а в целом зона характеризуется постепенным поступательным снижением участия пыльцы древесных таксонов.

Зона IV (475–350 см). Увеличивается участие *Betula* до 40–50% при очевидном снижении участия QM (кроме *Quercus*). Встречены скопления пыльцы *Betula* и спор *Polypodiaceae*. Повышается участие *Salix* и *Alnus*, а также *Urtica* и влажно-луговых трав, таких как *Filipendula*, *Ariaceae* и *Thalictrum*. Стабильно участие пыльцы *Ericaceae*, что, вероятно, обусловлено постепенным обеднением минерального питания. После датировки 1000 л.н. происходит увеличение участия и встречаемости пыльцы культурных злаков, но параллельно снижается участие и разнообразие других АИ. В верхней части зоны повышается участие березы.

Зона V (350–100 см). Фаза быстрого накопления торфа, которая занимает временной промежуток от 500 до 200 л.н. и совпадает с Малым ледниковым периодом. Встречены скопления пыльцы *Betula*. Происходит кратковременное увеличение участия пыльцы широколиственных таксонов на глубине 200–250 см с одновременным пиком участия спор *Thelypteris* и снижением участия спор *Sphagnum*. В целом залесенность продолжает снижаться, а участие травянистых таксонов и АИ возрастать. В нижней части зоны наблюдается высокое участие *Сурегасеae* и *Urtica*, а на глубине 100 см снижение участия АИ.

Зона VI (100–0 см). Зона отражает последние 200–300 лет. Здесь наблюдается минимальное участие древесной пыльцы (постепенное снижение до 42–44 %), главным образом, за счет сниже-

ния почти до нуля содержания пыльцы широколиственных пород, а участие пыльцы трав становится максимальным (51–52%). Почти исчезает пыльца *Acer* и *Fraxinus*, но немного увеличивается присутствие пыльцы *Pinus* (возможно, за счет культивации в последнее столетие), а присутствие пыльцы *Picea* снижается, поскольку пыльца ели в этом регионе заносится преимущественно с севера, а в северных регионах доля еловых насаждений также снижается в последние 100–150 лет за счет распахки и вырубок. Возрастает участие спор сфагновых мхов (происходит олиготрофизация) и снижается участие папоротников (в связи с обеднением минерального питания). Встречены скопления пыльцы *Betula* и *Centaurea cyanus*, а также спор *Polypodiaceae*. В верхней части разреза графики содержания *Cerealia*, *Secale*, *Humulus / Cannabis* и сопутствующих им сеgetальных, пасквальных и рудеральных таксонов, становятся непрерывными.

Обсуждение

Результаты палинологического анализа показывают, что 4000–3200 лет назад, в период формирования нижней части торфяной залежи, на изучаемой территории преобладали широколиственные леса и их сукцессионные серии. Значительное участие в спектрах пыльцы березы связано как с ее участием в составе зональной растительности на плакорах, так и с локальным произрастанием в пределах исследованного и соседних с ним болот. Обводненные карстовые воронки в начальной стадии часто покрыты древесной растительностью с преобладанием березы, ивы и ольхи (Волкова и др., 2017). Древесный характер растительности подтверждается присутствием спор *Polypodiaceae*. Участие пыльцы трав в диаграммах, достигающее 15%, показывает, что открытые участки растительности существовали на окружающей территории, а возможно и вблизи болота. Расположение объекта в зоне экотона (переходной зоны между широколиственными лесами и лесостепью) предполагает возможность существования достаточно устойчивых участков открытой растительности в случае, если их возникновение обусловлено внешними причинами, а также при условии смещения температуры и увлажнения в сторону, неблагоприятную для быстрого восстановления древесной растительности. Например, таким образом трансформировал среду зубр, формируя в пределах широколиственных и хвойно-широколиственных лесов участки с открытой и полукрытой растительностью (Смирнова, 2004).

В спектрах этого периода времени присутствуют индикаторы нарушений (*Artemisia*, *Chenopodiaceae*, *Asterioidea*, *Plantago major*, *P. lanceolata*) и индикаторы богатых почвенных условий (*Humilus / Cannabis*, *Rumex*, *Urtica*), что может свидетельствовать как о влиянии на растительность крупных фитофагов (зубр, благородный олень, кабан, бобр), так и об умеренном влиянии антропогенного фактора, каковым в это время могла быть деятельность скотоводческих племен поздняяковской культуры.

Выше по разрезу, на глубине 725–790 см, соответствующей времени 3200–2750 кал. л.н., на диаграмме наблюдаются изменения, позволяющие предположить смену режима существования самого болота, а также изменения окружающей растительности. При сохранении регионально-го преобладания широколиственных лесов произошло снижение участия *Alnus*, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Corylus* при одновременном увеличении участия *Betula*, а также трав влажных (*Filipendula*, *Galium*) и сухих (*Centaurea*, *Cichorioidea*) лугов. Обращает на себя внимание высокое участие папоротников, особенно *Thelypteris*, и сфагновых мхов. Все вместе позволяет предположить, что произошло изменение гидрологических условий болота с образованием сплавины и влажных лугов вокруг болота (возможно, в результате повышения уровня грунтовых вод на территории), климатические изменения (начало похолодания рубежа Суббореального и Субатлантического периодов), а антропогенное воздействие повлияло на состав окружающих болото лесов. Против последней версии, однако, свидетельствует снижение участия и разнообразия индикаторов скотоводства (*Rumex*, *Urtica*), которое позволяет предположить перерыв антропогенной активности на территории.

Следующий период развития растительности территории (2750–1600 л.н.) соответствует началу Субатлантического периода голоцена по периодизации Блитта–Сернандера и железному веку по археологической периодизации. В течение этого времени сохраняется лесной ландшафт, но происходит некоторое снижение площади и поступательные изменения видового состава лесов – снижается участие большинства широколиственных пород, повышается участие ольхи и ивы. Начиная с времени 2500 л.н., ландшафт становится более открытым, а затем (2000 л.н.) на территории, очевидно, появилось земледелие. В конце железного века на территории, вероятно, уже присутствовали племена, использовавшие подсечно-огневые технологии. На глубине 600–

650 см (возраст 2000–2300 лет) встречаются трилетные споры папоротников (вероятно, *Pteridium* – индикатора послепожарной сукцессии, что свидетельствует в пользу существования здесь подсечно-огневого земледелия в позднем железном веке. Слои торфа на глубине 620–630 и 660–670 см содержат визуально определяемые угольные прослойки, что дополнительно подтверждает предположение о подсечно-огневом земледелии в этот период и, возможно, несколько раньше.

В период с 1600 до 1000 л.н. при очевидном снижении доли широколиственных лесов, а также увеличении участия в растительности березы и ольхи (в том числе, возможно, и за счет их локального произрастания) несколько снижается доля открытых пространств. Увеличение участия травянистых таксонов в верхней части зоны происходит, главным образом, за счет осок и злаков, что позволяет сделать предположение о локальном характере этого явления. Отсутствие культивируемых таксонов и снижение участия прочих АИ указывают на возможный перерыв в хозяйственной деятельности или на ее экстенсивный характер. В пользу последнего свидетельствует присутствие в спектрах *Artemisia* и *Urtica*.

В период после 1000 л.н. с приходом славянских земледельческих племен воздействие на лесную растительность становится более значимым: участие широколиственных лесов резко снижается, а мелколиственных возрастает. Началу этого периода соответствует серия содержащих угли прослоек в торфе на глубине 300–330 см. После перерыва вновь появляются признаки пашни – культурные злаки и сорняки (*Asteraceae*, *Plantago*), однако суммарное содержание пыльцы трав невысоко (<15%) и остается таковым вплоть до периода 500 л.н., после чего временно увеличивается за счет *Сурегасеае*. В это же время (500–300 л.н.) происходит некоторая ремиссия широколиственных лесов на территории, что можно объяснить похолоданием Малого ледникового периода и смещением баланса увлажнения на границе лесостепной зоны, а также социально-экономическими катастрофами на рубеже XV–XVI вв. и последовавшей за ними депопуляцией.

В период 1000–300 л.н. подсечная и переложная системы земледелия обусловили сочетание открытых пространств (пашен, пастбищ, покосов, залежей) с мелколиственными лесами разного возраста и широколиственными лесами на площадях больших, чем в настоящее время. Облик ландшафта сохранялся преимущественно лесным.

Около 300 лет назад окончательно формируется привычная нам картина ландшафта на границе лесной и лесостепной зон. Выше уровня 130 см (около 300–400 л.н., согласно калиброванным датам) участие микроуглей в составе торфа становится стабильно высоким, а сведение лесной растительности – наиболее интенсивным. Площадь лесов резко уменьшается, при этом широколиственные леса снижают свое участие особенно заметно. Сохраняются мелколиственные леса по балкам, прибрежным полосам и залежам. Около 100 лет назад появляются посадки хвойных пород (увеличивается содержание пыльцы *Pinus*). Ближайшие водораздельные леса (Тульские Засеки в районе Ясной поляны) расположены относительно недалеко (12–15 км) от болота «Быковка». Эти леса, вероятно, пополняют пыльцевые спектры верхней части разреза летучей пылью *Betula*. В верхней части разреза участие пыльцы трав достигает 50% и более. Участие антропогенных индикаторов максимально, что соответствует современному состоянию растительности – открытый агроландшафт с балочными, в основном, мелколиственными лесами и лесополосами. Антропогенное воздействие достигает максимальной интенсивности и разнообразия, о чем можно судить по содержанию и составу антропогенных индикаторов. Состав культивируемых таксонов свидетельствует о выращивании хлебных злаков, гречихи, конопли и капусты. Пасквальные сорняки (*Plantago lanceolata*, *Galium*, *Asterioidea*), а также растения богатых и нарушенных субстратов (*Urtica*, *Rumex*, *Chenopodiaceae*, *Artemisia*) свидетельствуют о выпасе и наличии сбитых, вытаптываемых и унавоженных мест.

Отдельно следует сказать о такой составляющей спектров, как дальнезаносная пыльца (long-distance transport – LDT). Это распространенное явление в разрезах европейской части России. К сожалению для палинологов, мы можем выявить лишь те LDT-таксоны, которые очевидно не произрастают и не произрастали на изучаемой территории. Мы не можем вычлениить, например, пыльцу березы и сосны, принесенную из хвойно-лесной зоны, а равно и большинство трав, принесенных со степных регионов. В разрезе «Быковка» встречена пыльца *Fagus*, *Abies*, *Carpinus* и *Ephedra*. Первые три пыльцевых таксона, вероятно, попали в залежь путем воздушного переноса (расстояние до ближайших точек их современных естественных ареалов не менее 1000 км). Что касается единичного пыльцевого зерна *Ephedra*, встреченного в нижней части залежи, есть предположение, что это результат

переотложения плейстоценовых или раннеголоценовых отложений.

Обращает на себя внимание присутствие пыльцы *Ambrosia* в залежи на глубине 285 и 465 см. Это интересно в свете недавней публикации Е.П. Кудрявцевой с соавторами (2018), где обсуждается возможность того, что на Дальнем Востоке *Ambrosia artemisiifolia* является «угасшим археофитом», вновь заселившим Старый Свет уже в XX в. Вопрос остается дискуссионным, но регулярное появление этого таксона в голоценовых отложениях европейской части России подтверждает версию, предложенную в упомянутой статье.

Заключение

Таким образом, высказанная нами гипотеза подтверждается. Согласно полученным результатам, лесостепной характер ландшафта на исследуемой территории вторичен. Зональным типом растительности являются широколиственные леса, именно они преобладали на плакорах вплоть до второй половины II тыс. н.э. В период 4000–2000 л.н. в сложении растительности участвовали разные варианты мелколиственных и смешанных лесов, небольшие по площади открытые участки – поляны и луговины, а также пастбищные леса, сформированные при участии крупных диких фитофагов, а возможно, также и домашнего скота позднэнеолитских племен, населявших эту территорию. Признаки производящего хозяйства (скотоводства) в палинологических спектрах этой территории появляются в конце Бронзового века, а индикаторы земледелия – в железном веке (около 2000 л.н.). Следующий значимый этап антропогенной трансформации растительности происходили 1000 л.н. с приходом практиковавших более интенсивное пахотное земледелие славянских племен и 300 л.н., когда по всей территории европейской части России, а особенно в регионах к югу от Оки, ранее граничивших с Дикой степью, происходит быстрое сведение лесов под пашню и увеличение площадей сельскохозяйственных угодий. В это время формируется современный лесостепной ландшафт на месте, прежде занятом широколиственными лесами.

В течение последних 2500 лет на эту, по сути, экотонную территорию влияли два разнонаправленных драйвера: похолодание Субатлантикского периода, смещавшее равновесие в пользу лесной растительности и хозяйственная деятельность человека, который преднамеренно (подсека, выпас) или непреднамеренно (неконтролируемые

палы) увеличивал долю открытых пространств. Нахождение территории вблизи границы широколиственных лесов и лесостепи способствовало тому, что в полном согласии с правилом предвращения Алехина, наиболее прогреваемые и сухие участки (например, на южных склонах), формируясь естественным образом или под действием нарушений, могли оставаться длительное время или постоянно безлесными.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 19-44-710001 р_а «Растительный покров Куликова поля и его динамика под действием природных и антропогенных факторов как основа для разработки подходов по сохранению

и восстановлению ландшафтного и биологического разнообразия лесостепных регионов Европейской России» и договора № ДС/201 с правительством Тульской области, а также (частично) госзадания ГБС РАН «Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения» (№ 18-118021490111-5). Авторы выражают благодарность коллективу музея-заповедника «Куликово поле» за поддержку и всестороннюю помощь, а также благодарят за помощь в отборе проб и подготовке материала О.И. Бойкову, Д.В. Зацаринную и А.А. Собинову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Благовещенская Н.В. Взаимоотношения леса и степи на юге Приволжской возвышенности в голоцене // Экология. 2020. № 1. С. 36–42 [Blagoveshhenskaya N.V. Vzaimootnosheniya lesa i stepi na yuge Privolzhskoi vozvyshennosti v golotsene // Ekologiya. 2020. № 1. S. 36–42].
- Волкова Е.М., Новенко Е.Ю., Носова М.Б., Зацаринная Д.В. Динамика развития водораздельных болот на южной границе леса в Европейской России // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2017. Т. 122. Вып. 1. С. 47–59 [Volkova E.M., Novenko E.Ju., Nosova M.B., Zatsarininaya D.V. Dinamika razvitiya vodorazdel'nykh bolot na yuzhnoi granitse lesa v Evropeiskoi Rossii // Byul. MOIP. Otd. Biol. 2017. T. 122. Vyp. 1. S. 47–59].
- Воронцов А.М. Культурно-хронологические горизонты памятников II–V веков на территории Окско-Донского водораздела. Тула, 2013. 173 с. [Vorontsov A.M. Kul'turno-khronologicheskie gorizonty pamyatnikov II-V vekov na territorii Oksko-Donskogo vodorazdela. Tula: Gosudarstvennyi muzei-zapovednik "Kulikovo pole", 2013. 173 s.].
- Григорьев Г.А. Славянское население водораздела Оки и Дона в конце I – начале II тыс. н.э. Тула, 2005. 207 с. [Grigor'ev G.A. Slavyanskoe naselenie vodorazdela Oki i Dona v kontse I – nachale II tys. n.e. Tula: Gos. muzei-zapovednik «Kulikovo pole», 2005. 207 s.].
- Гроссет Г.Э. Колебания границ между лесом и степью в голоцене в свете учения о смещении зон // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1975. Т. 66. Вып. 2. С. 65–84 [Grosset G.E. Kolebaniya granits mezhdu lesom i step'yu v golotsene v svete ucheniya o smeshchenii zon // Byul. MOIP. Otd. Biol. 1975. T. 66. Vyp. 2. S. 65–84].
- Евстигнеев О.И., Солонина О.В. Зубр и поддержание биоразнообразия лугов (на примере заповедника Брянский лес) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2016. Т. 121. Вып. 2. С. 59–65 [Evstigneev O.I., Solonina O.V. Zubr i podderzhanie bioraznoobraziya lugov (na primere zapovednika Bryanskii les) // Byul. MOIP. Otd. Biol. 2016. T. 121. Vyp. 2. S. 59–65].
- Екимов Ю.Г. Абашевские памятники на северной периферии Донской лесостепи // Бронзовый век Восточной Европы: характеристика культур, хронология и периодизация. Самара, 2001. С. 413–417 [Ekimov Ju.G. Abashevskie pamyatniki na severnoi periferii Donskoi lesostepi // Bronzovyi vek Vostochnoi Evropy: kharakteristika kul'tur, khronologiya i periodizatsiya. Samara, 2001. S. 413–417].
- Екимов Ю.Г. Этнокультурная ситуация в верховьях Дона в конце позднего бронзового века (по материалам по селения Мельгуново 1) // Куликово поле: исторический ландшафт. Природа. Археология. История. Т. I. Природа. Археология. Музейная педагогика. Тула, 2003. С. 256–280 [Ekimov Ju.G. Etnokul'turnaya situatsiya v verkhov'yakh Dona v kontse pozdnego bronzovogo veka (po materialam poseleniya Mel'gunovo 1) // Kulikovo pole: istoricheskii landshaft. Priroda. Arkheologiya. Istoriya. T. I. Priroda. Arkheologiya. Muzeinaya pedagogika. Tula, 2003. S. 256–280].
- Кутенков С.А. Компьютерная программа для построения стратиграфических диаграмм состава торфа «Корпи» // Тр. Карельского научного центра Российской академии наук. 2013. № 6. С. 171–176 [Kutenkov S.A. Komp'yuternaya programma dlya postroeniya stratigraficheskikh diagramm sostava torfa «Korpi» // Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk. 2013. № 6. S. 171–176].
- Милов Л.В. Великорусский пахарь и особенности российского исторического процесса. М., Российская политическая энциклопедия, 2006. 568 с. [Milov L.V. Velikorusskii pakhar' i osobennosti rossiiskogo istoricheskogo protsessa. M., Rossiiskaya politicheskaya entsiklopediya, 2006. 568 s.].
- Новенко Е.Ю. Изменения растительности и климата Центральной и Восточной Европы в позднем плейстоцене и голоцене в межледниковые и

- переходные этапы климатических макроциклов. М., 2016. 228 с. [Novenko E.Yu. Izmeneniya rastitel'nosti i klimata Tsentral'noi i Vostochnoi Evropy v pozdnem pleistotsene i golotsene v mezhlednikovye i perekhodnye etapy klimaticheskikh makrotsiklov. M., 2016. 228 s.].
- Новенко Е.Ю., Гласко М.П., Волкова Е.М., Зюганова И.С. Динамика ландшафтов и климата бассейна Верхнего Дона в среднем и позднем голоцене // Изв. РАН. Сер. Геогр. 2013. № 2. С. 68–82 [Novenko E.Yu., Glasko M.P., Volkova E.M., Zuganova I.S. Dinamika landshaftov i klimata basseina Verkhnego Dona v srednem i pozdnem golotsene // Izv. RAN. Ser. Geogr. 2013. № 2. S. 68–82].
- Новенко Е.Ю., Зюганова И.С., Дюжова К.В., Волкова Е.М. Динамика растительности на южной границе зоны широколиственных лесов Восточно-Европейской равнины в среднем и позднем голоцене // Изв. РАН. Сер. Геогр. 2017. № 5. С. 82–94 [Novenko E.Yu., Ziuganova I.S., Diuzhova K.V., Volkova E.M. Dinamika rastitel'nosti na yuzhnoi granitse zony shirokolistvennykh lesov Vostochno-Evropeiskoi ravniny v srednem i pozdnem golotsene // Izv. RAN. Ser. Geogr. 2017. № 5. S. 82–94].
- Носова М.Б., Волкова Е.М. 850-летняя динамика растительности внутренней части лесного массива в пределах «Засечной черты» (зона широколиственных лесов, Тульская область) // Бюл. МОИП. Сер. Биол. 2014. Т. 119. Вып. 6. С. 49–56 [Nosova M.B., Volkova E.M. 850-letnyaya dinamika rastitel'nosti vnutrennei chasti lesnogo massiva v predelakh «Zasechnoi cherty» (zona shirokolistvennykh lesov, Tul'skaya oblast') // Byul. MOIP. Ser. Biol. 2014. T. 119. Vyp. 6. S. 49–56].
- Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с. [Odum Y. Osnovy ekologii. M., 1975. 740 s.].
- Смирнова О.В. Реконструкция состава и структуры популяционных мозаик эдификаторов и формирующихся на их основе биогенных мозаик асектаторов // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 1. М., 2004. С. 27–43 [Smirnova O.V. Rekonstruktsiya sostava i struktury populiatsionnykh mozaik edifikatorov i formiruyushchihhsya na ih osnove biogennykh mozaik assektatorov // Vostochnoevropaiskie lesa: istoriya v golocene i sovremennost'. Kn. 1. M., 2004. S. 27–43].
- Смирнова О.В., Турубанова С.А., Бобровский М.Е., Коротков В.Н., Ханина Л.Г. Реконструкция истории лесного пояса Восточной Европы и проблемы поддержания биологического разнообразия // Успехи современной биологии. 2001. Т. 121. № 2. С. 144–159 [Smirnova O.V., Turubanova S.A., Bobrovskiy M.E., Korotkov V.N., Hanina L.G. Rekonstruktsiya sostava i struktury populyatsionnykh mozaik edifikatorov i formiruyushchikhhsya na ikh osnove biogennykh mozaik assektatorov // Vostochnoevropaiskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'. Kn. 1. M., 2004. S. 27–43].
- noevropeiskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'. Kn. 1. M., 2004. S. 27–43].
- Столяров Е.В. Этнокультурная ситуация на окско-донском водоразделе в эпоху раннего железного века // V (XXI) Всероссийский археологический съезд [Электронный ресурс]: сб. науч. тр. / АлтГУ; отв. ред.: А.П. Деревянко, А.А. Тишкин. Барнаул: АлтГУ, 2017. 1 эл. опт. диск (DVD-ROM). ISBN 978-5-7904-2196-9. № гос. регистрации 0321703484. [Stolyarov E.V. Etnokul'turnaya situatsiya na oksko-donskom vodorazdele v epokhu rannego zheleznogo veka // V (XXI) Vserossiiskii arkhologicheskii s"ezd [Elektronnyi resurs]: sb. nauch. tr. / AltGU; отв. red.: A.P. Derevyanko, A. A. Tishkin. Barnaul: AltGU, 2017. 1 el. opt. disk (DVD-ROM). ISBN 978-5-7904-2196-9. № gos. registratsii 0321703484].
- Тюремнов С.Н. Торфяные месторождения. М., 1976. [Tyuremnov S.N. Torfyanye mestorozhdeniya. M., 1976. S. 488].
- Erdtman G. The acetolysis method // Svensk. Bot. Tidskr. 1960. Vol. 54. P. 561–564.
- Grimm E.C. TILIA and Tilia graph: Springfield, U.S.A., Software available from Illinois State Museum. 1991.
- Ogureeva G.N., Leonova N.B., Emelyanova L.G., Buldakova E.V., Kadetov N.G., Arkhipova M.V., Ignatov M.S. A Map “Biomes of Russia,” Scale 1: 7500000. Moscow: Fin // Org. Konsalting. 2015.
- Novenko E.Y., Volkova E.M., Glasko M.P., Zuganova I.S. Palaeoecological evidence for the middle and late Holocene vegetation, climate and land use in the upper Don River basin (Russia) // Vegetation history and archaeobotany. 2012. Vol. 21. № 4–5. P. 337–352.
- Novenko E.Y., Glasko M.P., Burova O.V. Landscape-and-climate dynamics and land use in Late Holocene forest-steppe ecotone of East European Plain (upper Don River Basin case study) // Quaternary International. 2009. Vol. 203. № 1–2. P. 113–119.
- Novenko E.Y., Tsyganov A.N., Rudenko O.V., Volkova E.V., Zuyganova I.S., Babeshko K.V., Mazei Y.A. Mid-and late-Holocene vegetation history, climate and human impact in the forest-steppe ecotone of European Russia: new data and a regional synthesis // Biodiversity and conservation. 2016. Vol 25. № 12. P. 2453–2472.
- Ponomarenko E.V., Ershova E.G., Stashenkov D.A., Ponomarenko D.S., Kochkina A.F. Tracing land use history using a combination of soil charcoal and soil pollen analysis: An example from colluvial deposits of the Middle Volga region // J. Archaeological Science: Reports. 2020. Vol. 31. P. 102–269.
- Vyazov L.A., Ershova E.G., Ponomarenko E.V., Gajewski K., Blinnikov M. S., Sitdikov A.G. Demographic changes, trade routes, and the formation of anthropogenic landscapes in the middle Volga region in the past 2500 years // Socio-Environmental Dynamics along the Historical Silk Road. Springer, Cham, 2019. P. 411–452.

VEGETATION TRANSFORMATION IN THE BROADLEAVED FOREST ZONE DURING THE LAST 4000 YEARS BASED ON PALYNOLOGICAL DATA FROM PEATBOG “BYKOVKA” (TULA REGION)

M.B. Nosova¹, E.M. Volkova², E.V. Stolyarov³

The peatbog Bykovka (910 cm, 4000 cal. BP) was investigated on the territory of district Kireevsky, Tula Region. New palaeobotanical and palynological data on local and regional vegetation dynamics during Late Holocene is presented. It has shown that broadleaved forest prevail on the territory till the end of Middle Ages, but patches of open vegetation existed during all this time as a result of boundary position of the territory between forest and forest-steppe belts. Anthropogenic impact intensified throughout this time, and main stages of vegetation transformation have started: more than 4000 cal. BP (husbandry), 1900–2000 cal. BP (slash-and-burn cultivation), 1000 cal. BP (Slavic colonization and plow cultivation) and 300 cal. BP (intensification of agriculture and formation of a modern landscape).

Acknowledgement. This study was funded by Russian Foundation for Basic Research, project № 19-44-710001 «The vegetation cover of the Kulikovo Field and its dynamics under the influence of natural and anthropogenic factors as a basis for the development of approaches to the conservation and restoration of landscape and biological diversity of forest-steppe regions of European Russia» and by the contract № ДС/201 with Government of Tula Region, as well as partly by the institutional research project of Main Botanical Garden RAS «Biodiversity of natural and cultural flora: fundamental and applied aspects of investigation and conservation» (№ 18–118021490111-5).

Key words: palynology, Holocene, Tula region, broadleaved forests, peatbog, anthropogenic impact, vegetation history.

¹ Nosova Maria Borisovna, Main Botanical Garden RAS (mashanosova@mail.ru);

² Volkova Elena Mikhailovna, Tula State University (convallaria@mail.ru); ³ Stolyarov Evgehiy Vasilievich, Head of Department of Archaeology, State Museum and Reserve “Kulikovo Pole” (stolyarov@kulpole.tula.net).

УДК 581.9

РИТМ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ И ОСОБЕННОСТИ ПЛОДОНОШЕНИЯ *NEOTTIANTHE CUCULLATA* (*ORCHIDACEAE*) В УСЛОВИЯХ БАШКИРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЮЖНЫЙ УРАЛ)

Т.В. Жирнова¹

В статье представлены некоторые результаты многолетних стационарных наблюдений за ценопопуляцией *Neottianthe cucullata* – редкого вида из семейства *Orchidaceae*, включенного в Красные книги Российской Федерации и Республики Башкортостан, в одном из наиболее южных местонахождений его на Урале – Башкирском государственном природном заповеднике (горный массив Южный Крака, предгорья восточного макросклона Южного Урала). Отмечена четкая зависимость сезонного ритма развития растений, интенсивности цветения и плодообразования от погодных условий. По срокам цветения в условиях заповедника *Neottianthe cucullata* относится к позднецветным растениям. Определена средняя продолжительность периода цветения вида в целом, отдельной особи и одного цветка. Установлены число и периодичность цветения конкретных особей. Приведен средний процент плодообразования по годам. В последние годы вид испытывает на территории заповедника негативное антропогенное воздействие: неконтролируемый выпас лошадей в местах произрастания и интенсивное вытаптывание местообитаний сборщиками черники, что отрицательно сказывается на семенном возобновлении популяций.

Ключевые слова: *Neottianthe cucullata*, Красная книга, многолетний мониторинг, охрана, редкий вид.

Одна из важнейших задач современной биологии и дела охраны природы – сохранение и изучение биологического разнообразия. Особого внимания заслуживает семейство орхидные (*Orchidaceae* Juss.), многие представители которого находятся под угрозой уничтожения, не только из-за усиления антропогенных воздействий на природные экосистемы, но и в силу особенностей их биологии и экологии (Вахрамеева и др., 2014).

Около 130 видов орхидей, произрастающих на территории Российской Федерации, нуждаются в охране на разных уровнях: международном, государственном и региональном. Огромная роль в сохранении редких и исчезающих видов растений принадлежит особо охраняемым природным территориям России. Лучше всего на государственном уровне обеспечивается охрана видов в заповедниках (Варлыгина, 2011). Большой объем отечественной и иностранной литературы, посвященной изучению видов семейства *Orchidaceae*, в том числе и на особо охраняемых природных территориях, обобщен М.Г. Вахрамеевой с соавторами (Вахрамеева и др., 2004; Vakhrameeva et al.,

2008; Вахрамеева и др., 2014) и А.А. Хапугиным (2020).

Многие особенности биологии, а также реакция видов орхидных на различные природные и антропогенные факторы до сих пор недостаточно хорошо изучены. Отчасти это можно объяснить кратковременностью наблюдений за популяциями, что не позволяет в ряде случаев правильно оценить их современное состояние и перспективы сохранения и выживания в будущем. В этом отношении большое значение для понимания процессов, происходящих в жизни популяций орхидных, имеют многолетние популяционные и фенологические наблюдения, проводимые на постоянных пробных площадях в ненарушенных условиях заповедников и других, особо охраняемых природных территорий (Вахрамеева и др., 2011; 2014).

Важную роль в сохранении представителей семейства *Orchidaceae* Южно-Уральского региона выполняет один из старейших на Урале Башкирский государственный природный заповедник (в сентябре 2020 г. исполнилось 90 лет со време-

¹ Жирнова Татьяна Васильевна, Башкирский заповедник, канд. биол. наук (zhirnova.t@inbox.ru).

ни его организации). В Башкирском заповеднике охраняется 18 видов орхидей из 14 родов, подвергающихся опасности исчезновения в государственном или региональном масштабе: в Красную книгу Российской Федерации (2008) включены 7 видов орхидных, а в Красную книгу Республики Башкортостан (2011) – 14 видов (Жирнова, 2015). Все 18 видов орхидных, произрастающих на территории Башкирского заповедника, рекомендованы к особой охране в Уральском регионе, в том числе и на Южном Урале (Кучеров и др., 1987; Мамаев и др., 2004). Всестороннее изучение популяций большинства видов дикорастущих орхидных, охраняемых в Башкирском заповеднике, началось в 1986 г. и продолжается до настоящего времени.

Цель настоящей работы – многолетние наблюдения за ритмом сезонного развития, интенсивностью цветения и плодообразования *Neottianthe cucullata* в сосняке разнотравно-вейниково-зеленомошном на территории Башкирского заповедника. Поскольку вид размножается преимущественно семенным путем, сведения о процентном завязывании плодов важны для оценки возможности возобновления и распространения вида не только в конкретном растительном сообществе заповедника, но и в других, схожих по эколого-фитоценотическим условиям.

Объект и методы исследования

Характеристика района исследования. Башкирский заповедник, созданный в 1930 г., занимает площадь 49,6 тыс. га, расположен на юго-востоке Республики Башкортостан в зоне гемибореальных светохвойно-мелколиственных травяных лесов сибирского типа (Мартыненко и др., 2003). Протяженность Башкирского заповедника с севера на юг (от 53°31' до 53°16' с.ш.) составляет 23 км, протяженность с запада на восток (от 57° 44' до 58°13' в.д.) – 32 км. В его границы входят перидотитовый горный массив Южный Крак и часть западного макросклона водораздельного кварцитово-сланцевого хребта Урал-Тау (предгорья восточного макросклона Южного Урала). Климат Башкирского заповедника относится к континентальному типу умеренных широт (Филонов, 1963). Среднегодовая температура воздуха +0,6 °С. Средняя температура наиболее теплого месяца (июля) и самого холодного (января) составляет соответственно +16,9 и –16,2 °С. Поздние весенние и ранние летние заморозки, повреждающие растения в период вегетации и цветения, для Башкирского заповедника явление обычное. Последние заморозки иногда бывают в конце июня, первые – в начале августа, поэтому средняя продолжительность безмо-

розного периода всего 72 дня (в отдельные годы от 32 до 117 дней). Годовая сумма осадков в среднем равна 565,1 мм, с колебаниями по годам от 365,5 до 901,2 мм.

Объектом исследования служил редкий вид орхидеи сосновых и сосново-лиственничных зеленомошных лесов Башкирского заповедника – *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter (неоттианте клубучковая), занесенный в Красные книги Российской Федерации (2008) и Республики Башкортостан (2011). Ареал вида евразийский, охватывает Среднюю и Восточную Европу и значительную часть Азии. По зональной приуроченности неоттианте клубучковая относится к суббореальным видам, по экологической группе (по приуроченности к местообитаниям с определенным водным режимом) – к мезофитам, по ценоценотической группе – к лесным видам (Вахрамеева и др., 1994; Куликов, 2005; Вахрамеева и др., 2014). По классификации И.В. Татаренко (1996), жизненная форма вида – вегетативный однолетник со сферическим стеблекорневым тубероидом на коротком столоне. По классификации П.В. Куликова (2005), это геофит, клубнеобразующий травянистый поликарпик. Географическое распространение *N. cucullata*, экология и фитоценология, морфология, онтогенез, численность, плотность, возрастная структура и жизненное состояние популяций, способы размножения и распространения, консортивные связи, устойчивость вида к антропогенному воздействию и другие аспекты жизни *N. cucullata* отражены в ряде публикаций (Вахрамеева, Варлыгина, 1996; Вахрамеева, Жирнова, 2003; Мамаев и др., 2004; Вахрамеева, 2007; Кузьмин, Драчёв, 2007; Вахрамеева и др., 2014; Ковригина и др., 2015 и др.).

Однако некоторые особенности биологии вида (сезонный ритм, продолжительность фазы цветения отдельной особи, протяженность периода плодоношения, процент завязывания плодов, зависимость интенсивности цветения и плодоношения от эндогенных, экзогенных и антропогенных факторов), которые можно выявить только при многолетних наблюдениях за фиксированными особями на постоянных пробных площадях, изучены недостаточно.

Согласно И.В. Татаренко (1996), по сезонному ритму развития побегов *N. cucullata* относится преимущественно к весенне-летне-осеннезеленым растениям с периодом зимнего покоя, по ритму цветения – к позднелетне-раннеосенним видам. По данным В.Н. Голубева (1996), в Крыму этот вид принадлежит к

группе растений с весенне-летней вегетацией и позднелетне-раннеосенним ритмом цветения. Цветки *N. cucullata* содержат много нектара, что привлекает насекомых-опылителей, в частности представителей Apidae (Ziegenspeck, 1936; Wisniewski, 1976). Подробно процесс опыления у этого вида не изучен. Плоды завязываются интенсивно, в Германии и Польше доля вызревших плодов нередко достигает 80–100% (Ziegenspeck, 1936; Wisniewski, 1976; Füller, 1978).

Многолетний мониторинг ценотической популяции (ЦП) *N. cucullata* проводили в Башкирском заповеднике на постоянной пробной площади, начиная с 1990 г. Наблюдения осуществляли за конкретными (картированными) особями. При проведении исследований были учтены методические рекомендации по изучению ЦП редких видов орхидных на особо охраняемых природных территориях (Вахрамеева и др., 2011). Динамика численности ЦП *N. cucullata* в Башкирском заповеднике за период 1990–2000 гг., морфометрическая характеристика ее возрастных состояний, фенология и эколого-фитоценотическая приуроченность вида были опубликованы ранее (Вахрамеева, Жирнова, 2003; Жирнова, Гайсина, 2007).

В пределах площади мониторинга (горный массив Южный Крака, квартал 117, выдел 81, нижняя часть пологого склона северной экспозиции, разнотравно-вейниково-зеленомошный сосняк) вид обитает в полутени (5,6 ступени шкалы Элленберга) (Ellenberg, 1974), в умеренно теплом месте (4,9), при средних условиях увлажнения (4,9). Почва горная серая лесная, промежуточная между слабокислой и нейтральной (6-я ступень), с небольшим содержанием минерального азота (3,6 ступени шкалы Элленберга). Сообщество относится к ассоциации *Pleurospermo-Pinetum* (Мартыненко и др., 2003); сомкнутость крон древесного и кустарникового ярусов составляет соответственно 50 и 1%, общее проективное покрытие травяного и мохового ярусов – соответственно 40 и 55%; доминируют *Pinus sylvestris* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Rubus saxatilis* L. и *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.

Методика исследования. Внутри пробной площади, в местах наибольшего скопления растений *N. cucullata*, были заложены 15 постоянных учетных площадок (1 м²). Все особи вида, растущие на учетных площадках, а также растения (как правило, единичные), отмеченные вне площадок, картировали с учетом их онтогенетических состояний, что позволяло в составе из-

учаемой ЦП следить за жизнью каждого растения *N. cucullata* – от первого надземного появления до полного отмирания. Определение онтогенетических состояний особей проводили согласно методике, разработанной для этого вида по габитуальным признакам растений (Вахрамеева, Жирнова, 2003).

Сезонное развитие вида изучали по традиционной методике И.Н. Бейдеман (1974) с учетом собственных корректировок. Определяли сроки каждой фенологической фазы, длительность периода цветения вида в целом, отдельной особи и одного цветка. Статистическую обработку календарных дат проводили в пакете программ EXCEL и STATISTICA в соответствии с рекомендациями Г.Н. Зайцева (1978), определяли среднее арифметическое значение (М) и стандартную ошибку среднего арифметического (m).

Репродуктивную биологию вида оценивали по числу бутонов, цветков и плодов. Наблюдения за цветением и плодообразованием растений проводили с момента появления цветоноса до окончания диссеминации. При изучении плодоношения вида отмечали генеративные особи только с наличием цветоноса. Доля плодоносящих генеративных особей в ЦП – процентное содержание относительно общего числа генеративных растений как с плодами, так и с остатками цветоноса (в случае повреждения его заморозками, градом, насекомыми и пр.). При подсчете не учитывали временно не цветущие растения и генеративные особи, находящиеся в конкретный вегетационный сезон в состоянии вторичного покоя.

Для оценки воздействия погодных условий на сезонное развитие растений, интенсивность цветения и плодообразования использованы многолетние данные, полученные метеослужбой Гидрометеорологической станции III разряда «Башгосзаповедник», которая расположена на расстоянии около 1,2 км от площади мониторинга.

Результаты и обсуждение

Ритм сезонного развития. Согласно нашим многолетним фенологическим наблюдениям, в условиях Башкирского заповедника по срокам вегетации *N. cucullata* является весенне-летне-осеннезеленым видом с периодом зимнего покоя, а по срокам цветения относится к позднелетним растениям. Сроки наступления и прохождения фенологических фаз у *N. cucullata* на территории заповедника зависят от метеорологических параметров текущего сезона, особенно от средней месячной температуры воздуха.

Вегетация начинается обычно в четвертой – пятой пентадах мая (табл. 1). Самым ранним за все годы наблюдений был вегетационный период 1995 г. (у единичных растений почки появились над поверхностью почвы уже 6 мая); по данным метеостанции «Башгосзаповедник», в весенний сезон 1995 г. среднemesячная сумма атмосферных осадков составила 58% от средней многолетней нормы при среднесуточной температуре воздуха, превышающей многолетнюю на 4 °С. Со значительным отставанием от средней многолетней даты началась вегетация *N. cucullata* в 1992 г. (6 июня) в связи с поздними заморозками в конце мая – первой декаде июня (до –7,7 °С в воздухе и до –7,5 °С на почве). В начале вегетационного периода отдельные растения этого вида могут опережать в сезонном развитии другие особи изучаемой ЦП на 10–14 дней. Листья срединной формации разворачиваются полностью на отросшем побеге в конце первой – второй декадах июня.

Аномально ранний срок появления цветоноса (31 мая) зафиксирован дважды – в жаркую и засушливую весну 1995 г. и в очень теплую весну 2012 г.; в весенний сезон 2012 г. среднemesячная сумма осадков была близка к много-

летней норме (93%), но среднесуточная температура воздуха превысила среднюю многолетнюю на 3,5 °С. В разные годы формирование бутонов происходит во второй – третьей декадах июня. Первые окрашенные бутоны появляются в нижней части соцветия 2–26 июля (в среднем $15.07 \pm 1,70$).

Цветение наступает позже, чем у большинства орхидей Башкирского заповедника – в конце второй – начале третьей декад июля. От начала вегетации до зацветания у *N. cucullata* проходит 49–66 дней. За весь период наблюдений разница между самой ранней и самой поздней датой наступления фазы цветения составила три недели. Наибольшее отклонение в сроках зацветания от средней многолетней даты отмечено в 2012 г.: теплая погода июня и июля (среднemesячная температура воздуха была соответственно на 3,6 и 2,7 °С выше многолетней) ускорила зацветание вида (6.07) на две недели. Пик цветения приходится на конец июля – первую декаду августа, к середине месяца цветение идет на убыль. Продолжительность времени цветения вида по годам: (19) 24–30 (34), в среднем $26,5 \pm 0,8$ дней. Она зависит от погодных условий и активности насекомых-опылителей. Минимальная продолжительность фазы цветения

Т а б л и ц а 1

Сезонное развитие *Neottianthe cucullata* в сосняке разнотравно-вейниково-зеленомошном в Башкирском заповеднике в 1990–2018 гг.

Фенофазы	Дата наступления фенофаз	
	интервал	М ± m
Начало вегетации*	10.05–6.06	24.05±1,3
Распускание почек	17.05–12.06	30.05±1,3
Отрастание листьев**	22.05–17.06	6.06±1,3
Полное разворачивание листьев	4.06–28.06	17.06±1,5
Появление цветоноса	31.05–22.06	12.06±1,1
Формирование бутонов	7.06–10.07	22.06±1,5
Начало цветения	6.07–28.07	20.07±1,1
Массовое цветение	19.07–11.08	31.07±1,2
Конец цветения	3.08–26.08	16.08±1,1
Начало созревания семян***	11.08–1.09	21.08±1,6
Массовое созревание семян	23.08–14.09	2.09±1,8
Начало высыпания семян	24.08–17.09	10.09±2,1
Массовое высыпание семян	11.09–29.09	23.09±1,5

*Появление почек на поверхности почвы; **ассимилирующие листья не расправлены, свернуты в трубочку; ***при зеленых коробочках.

(19 дней) отмечена в аномально жаркое и засушливое лето 2010 г., максимальное значение этого показателя (34 дня) зафиксировано в теплый и дождливый летний сезон 2006 г.

Восьмилетние наблюдения за фазами цветения маркированных особей *N. cucullata*, которые в период цветения проводили ежедневно (при этом всего в разные годы было обследовано 88 растений), показали, что цветение отдельной особи длится 12–27 (в среднем $19,3 \pm 0,4$) дней, зависит от особенностей погоды текущего вегетационного сезона и опыления. Первыми в соцветии открываются самые нижние цветки, дальнейшее распускание бутонов отдельного соцветия происходит в акропетальной последовательности. В первый день цветения раскрывается обычно 1 цветок в соцветии, реже 2 и очень редко 3 цветка (в среднем $1,3 \pm 0,1$ цветка), что составляет 5,6–25,0 (40,0)%, в среднем $15,1 \pm 0,8\%$ от общего числа сформированных бутонов на одном растении. Разница в сроках зацветания отдельных особей в пределах одной и той же ЦП в условиях заповедника может составлять от 1 до 8–9 дней. Раньше других зацветают растения на более освещенных и открытых участках леса (в «окнах», вблизи вывалов деревьев), позже – в затененных и менее прогреваемых местах. Полное раскрытие всех цветков в соцветии наблюдается на (4) 7–13 (17)-й день (в среднем через $10,2 \pm 0,3$ дня) от начала цветения; за сутки распускается 0–3 (4) цветка (в среднем $1 \pm 0,0$ цветок). Отцветание отдельного растения происходит акропетально; за сутки увядают 0–4 цветка (в среднем $1,1 \pm 0,1$ цветок). Продолжительность жизни распутившегося цветка составляет (4–5) 6–13 (14–15) дней, среднее значение для 478 цветков составило $10,6 \pm 0,1$ дней. У крупных, хорошо развитых экземпляров фаза цветения обычно растянута: одновременно можно наблюдать (снизу вверх) зеленые плоды с незрелыми (белыми), изменившими окраску (бежевыми и светло-коричневыми) семенами, отцветшие, единичные свежие цветки и окрашенные бутоны.

Первые зеленые плоды в нижнем ярусе соцветия могут появиться в конце июля – начале августа. Семена в зеленых коробочках начинают созревать (принимают бежевую, а затем светло-коричневую окраску) в среднем со второй декады августа. Основная масса семян полностью созревает в третьей декаде августа – первой половине сентября; плоды становятся сухими и приобретают бурую окраску. В аномально дождливое лето 1993 г. отмечен самый растянутый период (36 дней) от массового цветения вида до

созревания семян (в другие годы эти фазы длились около 20 дней); в летний сезон 1993 г. (первые за 1932–1993 гг.) выпало необычно большое количество осадков – 122,5 мм (177% от средней многолетней нормы).

В конце первой – начале второй декады сентября в коробочках появляются щели. Продолжительность периода диссеминации зависит от характера погоды осенних месяцев конкретного года. Массовое высыпание зрелых семян происходит обычно в третьей декаде сентября, наиболее интенсивно – при теплой и сухой, солнечной погоде, замедляется в холодные и дождливые периоды. Период от начала созревания семян до массовой диссеминации длится в разные годы 24–44 дня. Диссеминация заканчивается на отмерших генеративных побегах, как правило, в конце сентября – первой пентаде октября (в аномально затяжную, теплую и дождливую осень 2013 г. продлилась до середины ноября – единственный раз за 29 лет наших наблюдений).

В разные годы период от первых изменений (пожелтения) в окраске листьев до отмирания надземной массы растений может длиться с двадцатых чисел августа до конца сентября – первых чисел октября. Длительность вегетационного периода у взрослых вегетативных и генеративных особей составляет 115–140 дней.

По сравнению с Башкирским заповедником, по данным М.Г. Вахрамеевой с соавторами (2014), в условиях центральных областей России у *N. cucullata* установлены более ранние сроки наступления отдельных фенологических фаз.

Интенсивность цветения и плодоношения.

На основании проведенных нами в сосняке-зеленомошнике многолетних наблюдений за фиксированными особями *N. cucullata* было установлено, что в условиях Башкирского заповедника, в пределах изученной ЦП бутонов в соцветии формируется (3) 4–18 (26) (в среднем за все годы исследований $9,5 \pm 0,2$), раскрывается – от 28,6 до 100% (в среднем $97,3 \pm 0,3\%$); число цветков на одном цветоносе (2–3) 4–18 (24) (в среднем у 710 изученных генеративных особей $9,3 \pm 0,1$), число нормальных вызревших плодов 1–21 ($7,4 \pm 0,2$). Погодичная изменчивость среднего числа сформированных бутонов в соцветии колеблется от $6,1 \pm 0,8$ до $11,62 \pm 0,4$, среднего числа цветков – от $5,8 \pm 0,3$ (1995 г.) до $11,56 \pm 0,5$ (1999 г.), среднего числа плодов с нормально вызревшими семенами – от $3,4 \pm 0,8$ до $10,3 \pm 0,5$. Средний процент плодообразования изменяется по годам от $47,4 \pm 7,5$ до $91,7 \pm 6,7\%$.

В разные годы у 12–100% (в среднем у 64%) цветущих растений отмечено, что самый верхний из заложённых бутонов в соцветии (редко 2–3 верхних бутона) бывает недоразвит, рано засыхает и при подсчете не учитывается. При этом доля раскрывшихся цветков от числа всех заложённых бутонов на отдельном цветоносе составляет в среднем $91,9 \pm 0,4\%$.

Отдельные особи могут находиться в генеративном состоянии (с перерывами в цветении) до 12–15 лет. Нередко отмечается повторное цветение одной и той же особи. Так, за 15 лет наблюдений (2005–2019 гг.) установлено, что из 124 генеративных растений 34 (27,4%) цвели 2 раза, 23 (18,5%) – 3 раза, 14 (11,3%) – 4 раза, 7 растений (5,6%) – 5 раз; по 4 особи цвели 6 и 7 раз и лишь 2 особи – 8 раз; 36 особей (29%) цвели только один раз. Одно растение цветет в среднем $2,7 \pm 0,2$ раз. В течение жизни отдельная особь может цвести несколько лет подряд без перерыва: в изученной ЦП одна особь (из 124) цвела без перерыва 7 лет, 5 особей – 6 лет, 2 особи – 5 лет, другие особи цвели 2–4 года подряд. Максимальный срок цветения без перерыва составляет 8 лет (так цвели всего две хорошо развитые крупные особи). Перерывы в цветении одной и той же особи (включая состояние вторичного покоя) длятся обычно 1–2 года (реже 3–4 и крайне редко 5 лет).

В других частях ареала повторное цветение отдельной особи *N. cucullata* наблюдается реже: в Польше отмечено у 20% генеративных особей (Wisniewski, 1976). В Средней России вид цветет с перерывами, лишь одна из наблюдавшихся особей цвела в течение 10 лет ежегодно, а другие особи цвели 2–3 года подряд (Вахрамеева, Жирнова, 2003; Вахрамеева и др., 2014).

Почти ежегодно у 28,2–100% (в среднем у 66,5%) плодоносящих особей исследованной нами ЦП преимущественно в верхней части соцветия завязываются от 1 до 14 недоразвитых щуплых плодов без семян (в среднем за весь период наблюдений у 336 особей завязалось $2,4 \pm 0,1$ плода на одном цветоносе). Доля щуплых плодов от числа раскрывшихся цветков в соцветии может составлять 5,0–100% (в среднем $27,6 \pm 1,1\%$). По годам среднее число щуплых плодов в соцветии колеблется от $0,6 \pm 0,2$ до $4,2 \pm 0,4$, а их доля – от 6,0% (нормальный по метеоусловиям 2008 г.) до 49,2% (аномально сухой 2010 г.), что несколько снижает реальную семенную продуктивность вида. Плод – коробочка, 5–14 мм (в среднем $8,3 \pm 0,3$ мм) длиной и 1,5–4 мм (в среднем $2,8 \pm 0,1$ мм) шириной. Наиболее крупные полно-

ценные коробочки с семенами находятся в нижней части соцветия.

Как и у других видов орхидных (Вахрамеева и др., 2011), плодообразование у *N. cucullata*, согласно нашим наблюдениям, в онтогенезе меняется, зависит от возраста и мощности особей. У наиболее развитых средневозрастных генеративных растений в соцветии образуется до 16–19 (21) нормальных плодов. У старых и ослабленных особей вызревших плодов в соцветии независимо от погодных условий образуется меньше (иногда только 1–3), а цветки в верхней части соцветия часто бывают недоразвиты и плоды не завязываются.

За 21 год в ЦП *N. cucullata* из 783 обследованных нами генеративных особей плодоносили только 522, на которых образовалось 4475 плодов (3675 нормальных вызревших и 800 недоразвитых щуплых). В 1991–1993 гг. считали лишь общее число завязавшихся плодов (коробочки выполненные и пустые отдельно не учитывали). С учетом этих трех лет у 614 из 972 генеративных особей (изначально с наличием цветоноса) завязалось 5230 плодов. Таким образом, за 24 года плоды смогли образовать 63% генеративных особей ЦП. Интенсивность завязывания плодов зависит от погодных условий в момент цветения и активности насекомых-опылителей.

В благоприятные годы в составе ЦП может быть до 32,8–34,4% генеративных особей. Полное отсутствие цветущих растений отмечено в 2004 г. после аномально засушливой погоды в августе и сентябре 2003 г., поскольку генеративная сфера нового надземного побега *N. cucullata* закладывается в почке возобновления в год, предшествующий цветению. Согласно метеорологическим данным, сумма осадков в августе 2003 г. составила 30,5% средней многолетней нормы при среднемесячной температуре воздуха на $3,6$ °C выше многолетней; индекс засушливости по Мартону, согласно Ф. Дрё (1976), равнялся 7,8. В сентябре выпало лишь 15,1 мм осадков (28,1% нормы), при этом среднемесячная температура воздуха была на $1,1$ °C выше многолетней, индекс засушливости составил 9,1. Следует отметить, что небольшое число генеративных особей в 2003 г. компенсировалось высоким процентом плодообразования (91,7%).

Наиболее интенсивным плодоношение вида за весь период наблюдений было в теплый и умеренно влажный летний сезон 1999 г.: завязалось 654 плода (600 нормальных и 54 щуплых), при этом доля вызревших плодов от числа неповрежденных (к концу цветения) цветков

на отдельном цветоносе составила в среднем $88,1 \pm 1,5\%$ (табл. 2). Обильное плодоношение наблюдалось также в 1993 и 1998 гг. (548 и 426 плодов соответственно). В местах наибольшего скопления растений *N. cucullata* в эти годы насчитывалось до 17–29 (в среднем 7,3) генеративных особей на 1 м^2 , а благоприятные погодные условия способствовали успешному опылению растений. По нашим наблюдениям, цветки *N. cucullata* посещают шмели и мелкие муравьи.

Резко сократилось число цветущих растений в аномально сухое и жаркое лето 2010 г. По продолжительности (три месяца) и интенсивности атмосферная засуха 2010 г. была в заповеднике одной из жесточайших за последние 44 года (после засухи 1975 г.). В апреле выпало 11,4 мм осадков (32% нормы), при среднемесячной температуре воздуха на $0,7^\circ\text{C}$ выше средней многолетней. Сумма осадков в мае составила 22,4 мм (48% от средней многолетней), среднемесячная температура была на $2,5^\circ\text{C}$ выше многолетней. Индекс засушливости в эти месяцы равнялся соответственно 10,5 и 11,9. За первый месяц лета (июнь) выпало всего 4,7 мм осадков, при среднемесячной температуре воздуха ($18,2^\circ\text{C}$) на $3,4^\circ\text{C}$ выше средней многолетней; индекс засушливости составил 2,0. Из-за низкой влажности почвы и воздуха в 2010 г. произошло подсыхание мохового покрова, в котором расположены тубероиды и корни *N. cucullata*, что привело к полному засыханию цветоносов в фазе формирования бутонов у 42,3% генеративных особей ЦП и гибели ювенильных особей первого года наземной жизни.

Минимальное число плодов за все годы наблюдений (всего 41) образовалось в 1991 г. (плодоносили лишь 11,5% особей ЦП). Причинами слабого плодоношения были засушливые весна и два летних месяца (июнь и июль), а также необычно сильный град, выпавший 4 июля и повредивший в фазе полной бутонизации 69,2% генеративных особей ЦП. На уцелевших цветоносах образовалось от 3 до 13 (в среднем 6,8) плодов, средний процент плодообразования составил 57,3. Значительно снизил степень плодоношения и июньский (17.06) град 2014 г., который полностью повредил цветоносы в период формирования бутонов у более половины (55,1%) генеративных растений ЦП.

В некоторые годы у 1,2–16,3% (в среднем у 6,1%) генеративных особей ЦП по неизвестным причинам (не связанным с погодными условиями) соцветия засыхают в фазе цветения (реже с бутон-

нами и плодами), крайне редко единичные особи сгнивают.

Плодоношение *N. cucullata* может быть ослаблено из-за повреждения цветоносов животными-фитофагами (в разные годы у 2,9–33,3%, в среднем у 14,6% генеративных особей ЦП). Доля поврежденных гусеницами и другими фитофагами бутонов, цветков и плодов в соцветии может составлять 6,3–71,4% (в среднем $25,9 \pm 5,5\%$). Часть цветоносов (в среднем 12,2% за период наблюдений) скусывается фитофагами полностью. В отдельные сезоны у 3,1–30,8% растений в фазе формирования бутонов внутри соцветий поселяются и окукливаются мелкие гусеницы. Поврежденные ими соцветия приобретают вид плотных скоплений из прицветников и неразвитых бутонов; плоды обычно не завязываются, очень редко образуются 1–3 щуплых плода без семян. Это явление отмечали в течение 14 лет в среднем у 10,4% генеративных особей ЦП.

За весь срок наблюдений на постоянных учетных площадках нами не выявлено случаев вегетативного размножения у фиксированных особей *N. cucullata*. Однако неоднократно отмечалось произрастание разновозрастных особей этого вида, выросших из семян, плотными группами (до 4–10 экз.). По мнению М.Г. Вахрамеевой с соавторами (2014), наиболее частой причиной образования довольно плотных скоплений у орхидей со стеблекорневыми тубероидами является не вегетативное размножение некоторых особей, а большая вероятность прорастания семян вблизи материнских растений, благодаря активности микоризных грибов.

Охрана вида. *N. cucullata* – редкий вид на всем протяжении своего огромного евразийского ареала. Включен в Приложение II Конвенции о международной торговле СИТЕС (1995). Вид занесен в Красные книги Российской Федерации (2008, категория 3б – редкий вид) и 48 субъектов федерации. Охраняется в 25 государственных природных заповедниках и в 7 национальных и природных парках России (Вахрамеева и др., 2014). На территории Республики Башкортостан *N. cucullata* по статусу редкости присвоена 3-я категория – редкий вид, который на сегодня известен только в восьми административных районах республики (Красная книга..., 2011). В Башкирском заповеднике *N. cucullata* встречается довольно редко и лишь на горном массиве Южный Крака, где широко распространены бореальные зеленомошные типы леса. В ходе многолетних флористических исследований и геоботанического обследования лесов

Таблица 2

Интенсивность цветения и плодообразования *Neottianthe cucullata* в разнотравно-вейниково-зеленомошном сосняке в Башкирском заповеднике

Год	Число обследованных генеративных особей в ЦП	Доля генеративных особей в ЦП с плодами (нормальными вызревшими и шуплыми), %	Доля раскрывшихся цветков от числа сформированных бутонов в соцветии, %	Число всех раскрывшихся цветков в соцветии (нормально развитых и повреждённых насекомыми)	Число плодов в соцветии (нормальных вызревших и недоразвитых шуплых)	Число нормальных вызревших плодов в соцветии	Доля вызревших плодов от числа нормально развитых неповреждённых (к концу цветения) цветков в соцветии, %
1997	60	65,0	$\frac{100,0}{100 \pm 0,00}$	$\frac{4-20}{8,34 \pm 0,51}$	$\frac{1-19}{7,56 \pm 0,56}$	$\frac{1-19}{7,18 \pm 0,57}$	$\frac{25,0-100,0}{87,64 \pm 2,76}$
1998	69	66,7	$\frac{85,7-100,0}{99,42 \pm 0,35}$	$\frac{4-24}{10,88 \pm 0,56}$	$\frac{4-23}{10,17 \pm 0,64}$	$\frac{0-20}{5,73 \pm 0,67}$	$\frac{0,0-88,89}{50,09 \pm 4,22}$
1999	71	81,7	$\frac{75,0-100,0}{99,32 \pm 0,48}$	$\frac{5-21}{11,56 \pm 0,46}$	$\frac{5-21}{11,28 \pm 0,53}$	$\frac{4-21}{10,34 \pm 0,54}$	$\frac{62,5-100,0}{88,13 \pm 1,49}$
2000	64	62,5	$\frac{100,0}{100 \pm 0,00}$	$\frac{5-17}{9,44 \pm 0,70}$	$\frac{5-17}{9,29 \pm 0,67}$	$\frac{3-16}{8,24 \pm 0,64}$	$\frac{57,1-100,0}{87,11 \pm 2,14}$
2003	12	83,3	$\frac{100,0}{100 \pm 0,00}$	$\frac{4-10}{6,11 \pm 0,75}$	$\frac{2-10}{5,67 \pm 0,87}$	$\frac{2-10}{5,67 \pm 0,87}$	$\frac{40,0-100,0}{91,75 \pm 6,66}$
2004	Цветущие особи в ценопопуляции отсутствовали						
2005	29	79,3	$\frac{75,0-100,0}{97,75 \pm 1,31}$	$\frac{3-18}{7,74 \pm 0,77}$	$\frac{3-18}{7,41 \pm 0,86}$	$\frac{1-15}{6,41 \pm 0,87}$	$\frac{16,7-100,0}{77,87 \pm 5,44}$
2006	17	88,2	$\frac{100,0}{100 \pm 0,00}$	$\frac{7-14}{9,27 \pm 0,51}$	$\frac{7-12}{9,07 \pm 0,45}$	$\frac{5-10}{7,20 \pm 0,42}$	$\frac{45,5-100,0}{79,37 \pm 4,39}$
2007	35	94,3	$\frac{100,0}{100 \pm 0,00}$	$\frac{5-22}{10,27 \pm 0,58}$	$\frac{4-19}{9,76 \pm 0,53}$	$\frac{2-16}{8,39 \pm 0,53}$	$\frac{22,2-100,0}{81,66 \pm 2,65}$
2008	29	75,9	$\frac{100,0}{100 \pm 0,00}$	$\frac{7-18}{11,36 \pm 0,66}$	$\frac{3-16}{9,81 \pm 0,77}$	$\frac{3-15}{9,19 \pm 0,80}$	$\frac{44,4-100,0}{86,56 \pm 3,49}$
2009	50	78,0	$\frac{28,6-100,0}{94,62 \pm 2,00}$	$\frac{2-16}{7,40 \pm 0,46}$	$\frac{1-16}{6,85 \pm 0,52}$	$\frac{0-10}{4,08 \pm 0,43}$	$\frac{0,0-100,0}{51,54 \pm 4,30}$
2010	26	53,8	$\frac{62,5-100,0}{96,32 \pm 2,37}$	$\frac{4-13}{6,59 \pm 0,64}$	$\frac{4-12}{6,50 \pm 0,75}$	$\frac{0-11}{3,43 \pm 0,78}$	$\frac{0,0-84,6}{47,41 \pm 7,49}$
2011	28	85,7	$\frac{100,0}{100 \pm 0,00}$	$\frac{5-17}{10,04 \pm 0,68}$	$\frac{2-17}{9,63 \pm 0,75}$	$\frac{2-16}{7,75 \pm 0,79}$	$\frac{33,3-100,0}{77,65 \pm 3,43}$
2012	43	65,1	$\frac{66,7-100,0}{96,60 \pm 1,58}$	$\frac{4-18}{10,03 \pm 0,71}$	$\frac{1-17}{8,71 \pm 0,84}$	$\frac{0-17}{7,37 \pm 0,82}$	$\frac{0,0-100,0}{72,60 \pm 4,52}$

Окончание табл. 2

Год	Число обследованных генеративных особей в ЦП	Доля генеративных особей в ЦП с плодами (нормальными вызревшими и щуплыми), %	Доля раскрывшихся цветков от числа сформированных бутонов в соцветии, %	Число всех раскрывшихся цветков в соцветии (нормально развитых и повреждённых насекомыми)	Число плодов в соцветии (нормальных вызревших и недоразвитых щуплых)	Число нормальных вызревших плодов в соцветии	Доля вызревших плодов от числа нормально развитых неповреждённых (к концу цветения) цветков в соцветии, %
2013	41	56,1	$\frac{80,0-100,0}{99,13 \pm 0,87}$	$\frac{4-20}{10,17 \pm 0,89}$	$\frac{4-20}{10,13 \pm 0,88}$	$\frac{3-19}{9,13 \pm 0,87}$	$\frac{57,1-100,0}{89,61 \pm 2,35}$
2014	49	38,8	$\frac{50,0-100,0}{93,43 \pm 2,38}$	$\frac{1-20}{9,17 \pm 0,90}$	$\frac{3-20}{8,47 \pm 0,99}$	$\frac{0-16}{5,84 \pm 0,96}$	$\frac{0,0-81,8}{51,99 \pm 6,71}$
2015	31	71,0	$\frac{44,4-100,0}{89,91 \pm 3,10}$	$\frac{4-21}{9,24 \pm 1,02}$	$\frac{1-21}{8,45 \pm 1,07}$	$\frac{0-18}{7,32 \pm 1,03}$	$\frac{0,0-100,0}{79,52 \pm 5,25}$
2016	51	64,7	$\frac{50,0-100,0}{90,07 \pm 3,17}$	$\frac{4-18}{8,24 \pm 0,74}$	$\frac{1-15}{6,96 \pm 0,64}$	$\frac{1-14}{6,04 \pm 0,63}$	$\frac{40,0-100,0}{75,89 \pm 3,50}$
2017	18	77,8	$\frac{75,0-100,0}{96,35 \pm 2,13}$	$\frac{3-14}{8,77 \pm 0,94}$	$\frac{3-13}{8,21 \pm 0,91}$	$\frac{2-12}{7,50 \pm 0,86}$	$\frac{66,7-100,0}{89,27 \pm 3,31}$
2018	37	21,6	$\frac{78,6-100,0}{96,77 \pm 2,20}$	$\frac{4-19}{9,92 \pm 1,11}$	$\frac{2-13}{8,00 \pm 1,49}$	$\frac{0-11}{6,63 \pm 1,46}$	$\frac{0,0-91,7}{69,06 \pm 11,02}$
2019	23	34,8	$\frac{71,4-100,0}{95,29 \pm 3,59}$	$\frac{4-10}{7,63 \pm 0,94}$	$\frac{4-10}{6,38 \pm 0,98}$	$\frac{2-9}{5,25 \pm 0,92}$	$\frac{40,0-100,0}{69,11 \pm 8,38}$

Примечание. Над чертой указаны минимальное и максимальное значения признака, под чертой – среднее арифметическое значение (M) и его ошибка (m).

заповедника растение обнаружено лишь в 20 (из 130) кварталах, где выявлено 51 местонахождение этого вида (Мартыненко и др., 2003; Жирнова, Гайсина, 2007). В пределах массива вид представлен в освоенных им фитоценозах преимущественно малочисленными ЦП.

В конкурентном отношении *N. cucullata* – слабый вид с узкой эколого-ценотической амплитудой, предпочитает места с небольшим затенением и умеренным увлажнением, с разреженным травяным и хорошо выраженным моховым покровом (Вахрамеева и др., 1994; Вахрамеева, Жирнова, 2003). Как растение-бриофил (в понимании Мазуренко и Хохрякова, 1989) *N. cucullata* мало устойчива к антропогенному воздействию, отрицательно реагирует на выпас и интенсивное вытаптывание. При нарушении мохового покрова, в который неглу-

боко погружены ее клубни и частично корни и который необходим для выживания, прежде всего наиболее уязвимых (как показали наши наблюдения) ювенильных особей, она быстро сокращает численность и исчезает.

С возрастанием антропогенной нагрузки на природные комплексы Средней России происходит сокращение ареала *N. cucullata*: ранее вид был отмечен в 22 регионах, в 4 из них к настоящему времени исчез (Варлыгина, 2011). Охрана редких видов растений обеспечивается, прежде всего, сохранением присущих им биотопов, для чего в заповедниках необходимо строгое соблюдение заповедного режима (Нухимовская, 1994).

В последние годы заповедный режим в Башкирском заповеднике не соблюдается, постоянные пробные площади (квартал 117, выде-

лы 81, 82, 87; квартал 124, выделы 1, 4, 10) по многолетнему мониторингу ЦП редких видов орхидных, в том числе и *N. cucullata*, подвержены антропогенному воздействию. Основным лимитирующий фактор – неконтролируемый выпас лошадей (более 40 голов, принадлежащих подсобному хозяйству заповедника и жителям пос. Саргая), приводящий, в частности, к прямым потерям как репродуктивных растений, так и молодых особей. Так, в 2018 и 2019 гг. в исследованной ЦП лошадьми было раздавлено соответственно 67,6 и 65,2% генеративных особей *N. cucullata* (соцветия засохли, и плоды не образовались). Поскольку семена *N. cucullata* осыпаются и прорастают вблизи материнского растения, одновременно с генеративными особями пострадали ювенильные и имматурные.

В 2018 г. по всей территории заповедника (включая даже участки с абсолютно заповедным режимом, на которых исключается всякое вмешательство человека в природные процессы) местным населением и сторонними гражданами осуществлялся варварский бесконтрольный сбор черники в лесах зеленомошной группы; ягоды собирали десятками ведер не только для личного потребления, но и на продажу. Происходило нарушение мохового покрова и лесной подстилки, уплотнение почвы и вытаптывание мест обитания редких видов растений. В частности, у *N. cucullata* наблюдалось массовое обламывание соцветий, что в будущем может отрицательно сказаться на семенном возобновлении популяций и стать причиной снижения численности вида.

Следует отметить, что наибольшую природоохранную ценность как места произрастания редких видов растений (в том числе и *N. cucullata*) имеют в Башкирском заповеднике именно сообщества сосновых и сосново-лиственничных зеленомошных лесов союза *Dicrano-Pinion sylvestris* порядка *Piceetalia excelsae* класса *Vaccinio-Piceetea*. Кроме того, светлохвойные зеленомошники Башкирского заповедника представляют реликтовую растительность ледникового периода и, вероятно, самый южный форпост таежных лесов на Южном Урале (Мартыненко и др., 2003). Сохранение этих лесов – одна из основных задач Башкирского заповедника, которая, к сожалению, в настоящее время не выполняется.

Чтобы исключить антропогенное воздействие на уникальные сообщества с наибольшим видовым разнообразием редких орхидных Башкирского заповедника, о которых мы сообщали ра-

нее (Жирнова, 2006), необходимо, прежде всего, строгое соблюдение заповедного режима. Кроме того, в квартале 117 заповедника (выделы 81 и 82) предлагается выделить участок совместного произрастания десяти редких видов орхидей (в том числе *N. cucullata*) в качестве особо охраняемой территории и в целях сохранения растений огородить его (хотя бы жердями) от выпаса домашних животных.

Заключение

Анализ данных многолетних стационарных фенологических наблюдений показал, что в разные годы даты наступления отдельных фенологических фаз и их продолжительность существенно различаются в зависимости от погодных условий. В жаркие и засушливые вегетационные сезоны фазы в развитии неоттианте клубучковой проходили с опережением многолетних сроков на 10–15 (17) дней. Дождливая и прохладная погода задерживает наступление фенологических фаз по сравнению со средними многолетними датами на (6) 10–13 (18) дней.

При изучении генеративной сферы растений отмечено, что в разные годы процент раскрывшихся бутонов высокий: по средним данным за 13 лет на отдельном цветоносе раскрывалось от 89,9 до 99,4% сформированных бутонов, а в течение 7 лет – 100% бутонов. Наши наблюдения на постоянных учетных площадках за конкретными (маркированными) особями *N. cucullata* позволили установить, что повторное цветение отмечено у 71% ($n = 124$) генеративных особей ЦП, а в течение жизни отдельная особь может цвести без перерыва от 2 до 8 лет. Как и в других частях ареала, образование плодов у *N. cucullata* происходит интенсивно. Так, в среднем за 10 лет доля вызревших коробочек на отдельном цветоносе достигала 79–92% от общего числа нормально развитых цветков, а в среднем за 20 лет 75% цветков в соцветии смогли завязать нормально вызревшие плоды. Выяснили, что периодичность и интенсивность цветения и плодообразования вида в наибольшей степени зависят от характера погоды конкретного вегетационного сезона, меньше – от предыдущего. Интенсивное плодоношение наблюдается в теплые и умеренно влажные сезоны. На семенную продуктивность неоттианте клубучковой в отдельные годы отрицательно влияют (особенно в период формирования бутонов и цветения) заморозки, засухи, град. В незначительной степени плодоношение может быть ослаблено из-за повреждения цветоносов

насекомыми-фитофагами. Число цветков в соцветии и процент плодообразования зависят также от возраста генеративных особей, они, как правило, выше у средневозрастных растений.

Приуроченность *N. cucullata* на территории Башкирского заповедника к определенным типам биотопов, низкая конкурентная способность вида в растительных сообществах, а также наличие у растений только семенного и отсутствие вегетативного размножения являются основными естественными причинами редкости *N. cucullata* в Башкирском заповеднике. Уязвимость вида на изученной территории усиливает внутренний антропогенный фактор (выпас скота

и сбор ягод в сосняках-зеленомошниках), приводящий к нарушению мест обитания вида, в результате чего в последние годы происходит сокращение числа цветущих и плодоносящих растений и наиболее уязвимых молодых особей семенного происхождения. Поэтому в ряде кварталов Башкирского заповедника для сохранения вида требуется организация специальных мер охраны и постоянный мониторинг за состоянием его популяций.

За помощь в проведении полевых работ в отдельные годы автор статьи выражает большую благодарность научному сотруднику Башкирского заповедника Р.К. Тляубаевой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск, 1974. 156 с. [Beideman I.N. Metodika izucheniya fenologii rastenii i rastitel'nykh soobshchestv. Novosibirsk, 1974. 156 s.].
- Варлыгина Т.И. Охрана орхидных России на государственном и региональном уровнях // Охрана и культивирование орхидей. Мат-лы IX Междунар. науч. конф. (СПб., 26–30 сент. 2011 г.). М., 2011. С. 76–80 [Varlygina T.I. Okhrana orkhidnykh Rossii na gosudarstvennom i regional'nom urovnyakh // Okhrana i kul'tivirovanie orkhidei. Mat-ly IX Mezhdunar. nauch. konf. M., 2011. S. 76–80].
- Вахрамеева М.Г. Жизнь популяций евразийских наземных орхидных // Вестн. Тверск. ун-та. Сер. Биол. и экол. 2007. Вып. 3. № 7(35). С. 75–81 [Vakhrameeva M.G. Zhizn' populyatsii evraziyskikh nazemnykh orkhidnykh // Vestn. Tversk. un-ta. Ser. Biol. i ekol. 2007. Vyp. 3. № 7 (35). S. 75–81].
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И. Вопросы устойчивости и охраны популяций орхидных на территории Московской области // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. 1996. № 3. С. 30–35 [Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I. Voprosy ustoichivosti i okhrany populyatsii orkhidnykh na territorii Moskovskoi oblasti // Vestn. Mosk. un-ta. Ser. 16. Biol. 1996. № 3. S. 30–35].
- Вахрамеева М.Г., Жирнова Т.В. Неоттиантеклобучковая // Биологическая флора Московской области. Вып. 15. М., 2003. С. 50–61 [Vakhrameeva M.G., Zhirnova T.V. Neottianteklobuchkovaya // Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti. Vyp. 15. M., 2003. S. 50–61].
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М., 2014. 437 с. [Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V. Orkhidnye Rossii (biologiya, ekologiya i okhrana). M., 2014. 437 s.].
- Вахрамеева М.Г., Жирнова Т.В., Мельникова А.Б. К вопросу о необходимости многолетнего мониторинга популяций редких видов орхидных на особо охраняемых территориях // Охрана и культивирование орхидей. Мат-лы IX Междунар. науч. конф. (СПб., 26–30 сент. 2011 г.). М., 2011. С. 96–100 [Vakhrameeva M.G., Zhirnova T.V., Mel'nikova A.B. K voprosu o neobkhodimosti mnogoletnego monitoringa populyatsii redkikh vidov orkhidnykh na osobo okhranyaemykh territoriyakh // Okhrana i kul'tivirovanie orkhidei: Mat-ly IX Mezhdunar. nauch. konf. (SPb., 26–30 sent. 2011). M., 2011. S. 96–100].
- Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В., Быченко Т.М. Экологические характеристики некоторых видов евразийских орхидных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 4. С. 75–82 [Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Bychenko T.M. Ekologicheskie kharakteristiki nekotorykh vidov evraziyskikh orkhidnykh // Byul. MOIP. Otd. biol. 1994. T. 99. Vyp. 4. S. 75–82].
- Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В., Варлыгина Т.И. Основные направления изучения дикорастущих орхидных (Orchidaceae Juss.) на территории России и сопредельных государств // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2004. Т. 109. Вып. 2. С. 37–56 [Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Varlygina T.I. Osnovnye napravleniya izucheniya dikorastushchikh orkhidnykh (Orchidaceae Juss.) na territorii Rossii i sopredel'nykh gosudarstv // Byul. MOIP. Otd. biol. 2004. T. 109. Vyp. 2. S. 37–56].
- Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма. Ялта, 1996. 87 с. [Golubev V.N. Biologicheskaya flora Kryma. Yalta, 1996. 87 s.].
- Дрѣ Ф. Экология. Пер. с фр. М., 1976. 168 с. [Dre F. Ekologiya. Per. s fr. M., 1976. 168 s.].
- Жирнова Т.В. Редкие и особо охраняемые виды сосудистых растений на территории Башкирского заповедника // Изучение заповедной природы Южного Урала: Сб. науч. тр. Вып. 2. Уфа, 2006. С. 70–82 [Zhirnova T.V. Redkie i osobo okhranyaemye vidy sosudistyykh rastenii na territorii Bashkirsk-

- ogo zapovednika // *Izuchenie zapovednoi prirody Yuzhnogo Urala*: Sb. nauch. tr. Vyp. 2. Ufa, 2006. S. 70–82].
- Жирнова Т.В. Состояние изученности орхидных в Башкирском заповеднике (Южный Урал) // Охрана и культивирование орхидей. Мат-лы X Междунар. науч.-практ. конф. (1–5 июня 2015 г., г. Минск, Беларусь). Минск, 2015. С. 74–78 [Zhirnova T.V. Sostoyanie izuchennosti orkhidnykh v Bashkirskom zapovednike (Yuzhnyi Ural) // *Okhrana i kul'tivirovanie orkhidei*: Mat-ly X Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. (1–5 iyunya 2015 g., g.Minsk, Belarus'). Minsk, 2015. S. 74–78].
- Жирнова Т.В., Гайсина Р.К. Особенности биологии *Neottianthe cucullata* (Orchidaceae) в Башкирском заповеднике // Вестн. Тверск. ун-та. Сер. Биол. и экол. 2007. Вып. 3. № 7 (35). С. 162–166 [Zhirnova T.V., Gaisina R.K. Osobennosti biologii *Neottianthe cucullata* (Orchidaceae) v Bashkirskom zapovednike // *Vestn. Tversk. un-ta. Ser. Biol. i ekol.* 2007. Vyp. 3. № 7 (35). S. 162–166].
- Зайцев Г.Н. Фенология травянистых многолетников. М., 1978. 150 с. [Zaitsev G.N. Fenologiya travyanistykh mnogoletnikov. M., 1978. 150 s.].
- Ковригина Л.Н., Романова Н.Г., Филиппова А.В., Тарасова И.В. Возрастная структура и состояние ценопопуляции *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter // Вестн. Кемеровск. ун-та. 2015. Т. 5. № 2 (62). С. 16–18 [Kovrigina L.N., Romanova N.G., Filippova A.V., Tarasova I.V. Vozrastnaya struktura i sostoyanie tsenopopulyatsii *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter // *Vestn. Kemerovsk. un-ta.* 2015. T. 5. № 2 (62). S. 16–18].
- Конвенция о международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой исчезновения (подписана 3 марта 1973 г. в г. Вашингтон) // СИТЕС в России. Нижний Новгород, 1995. С. 6–52 [Konventsiiya o mezhdunarodnoi trgovle vidami dikoi fauny i flory, nakhodyashchimisya pod ugrozoi ischeznoventiya (podpisana 3 marta 1973 g. v g. Vashingtone) // *SITES v Rossii. Nizhnii Novgorod*, 1995. S. 6–52].
- Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1: Растения и грибы / Под ред. Б.М. Миркина. Уфа, 2011. 384 с. [Krasnaya kniga Respubliki Bashkortostan. T. 1: Rasteniya i griby / Pod red. B.M. Mirkina. Ufa, 2011. 384 s.].
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Р.В. Камелин и др. (ред.). М., 2008. 855 с. [Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii (rasteniya i griby) / R.V. Kamelin i dr. (red.). M., 2008. 855 s.].
- Кузьмин И.В., Драчёв Н.С. Распространение и размер популяций *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter (Orchidaceae) в Тюменской области // Вестн. Тверск. ун-та. Сер. Биол. и экол. 2007. Вып. 3. № 7 (35). С. 209–212 [Kuz'min I.V., Drachev N.S. Rasprostraneniye i razmer populyatsii *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter (Orchidaceae) v Tyumenskoï oblasti // *Vestn. Tversk. un-ta. Ser. Biol. i ekol.* 2007. Vyp. 3. № 7 (35). S. 209–212].
- Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург-Миасс, 2005. 537 с. [Kulikov P.V. Konspekt flory Chelyabinskoi oblasti (sosudistye rasteniya). Ekaterinburg-Miass, 2005. 537 s.].
- Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галеева А.Х. Охрана редких видов растений на Южном Урале. М., 1987. 205 с. [Kuchеров E.V., Muldashev A.A., Galeeva A.Kh. Okhrana redkikh vidov rastenii na Yuzhnom Urale. M., 1987. 205 s.].
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Бриофилы – своеобразная экологическая группа растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 4. С. 64–73 [Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. Briofily – svoeobraznaya ekologicheskaya gruppа rastenii // *Byul. MOIP. Otd. biol.* 1989. T. 94. Vyp. 4. S. 64–73].
- Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург, 2004. 124 с. [Mamaev S.A., Knyazev M.S., Kulikov P.V., Filippov E.G. Orkhidnye Urala: sistematika, biologiya, okhrana. Ekaterinburg, 2004. 124 s.].
- Мартынченко В.Б., Соломещ А.И., Жирнова Т.В. Леса Башкирского государственного природного заповедника: синтаксономия и природоохранная значимость. Уфа, 2003. 203 с. [Martynenko V.B., Solomeshch A.I., Zhirnova T.V. Lesa Bashkirskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika: sintaksonomiya i prirodookhrannaya znachimost'. Ufa, 2003. 203 s.].
- Нухимовская Ю.Д. Сосудистые, моховидные, грибы, лишайники Красных книг СССР и РСФСР в заповедниках России: состояние изученности и охраны // Растения Красных книг в заповедниках России. Сб. науч. тр. ЦНИЛ Минсельхоза РФ. М., 1994. С. 5–22, 191–298 [Nukhimovskaya Yu.D. Sosudistye, mokhovidnye, griby, lishainiki Krasnykh knig SSSR i RSFSR v zapovednikakh Rossii: sostoyanie izuchennosti i okhrany // *Rasteniya Krasnykh knig v zapovednikakh Rossii. Sb. nauch. tr. TsNIL Minsel'khoza RF.* M., 1994. S. 5–22, 191–298].
- Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 207 с. [Tatarenko I.V. Orkhidnye Rossii: zhiznennyye formy, biologiya, voprosy okhrany. M., 1996. 207 s.].
- Филонов К.П. Очерк сезонного развития природы Башкирского заповедника // Тр. Башкирского гос. заповедника. Вып. 2. М., 1963. С. 13–43 [Filonov K.P. Oчерk sezonnogo razvitiya prirody Bashkirskogo zapovednika // *Tr. Bashkirskogo gos. zapovednika.* Vyp. 2. M., 1963. S. 13–43].
- Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas // *Scripta Geobotanica.* 1974. Bd 9. S. 1–97.
- Füller F. *Platanthera, Gymnadenia, Leucorchis, Neottianthe.* Die Orchideen Deutschlands // *Die Neue Brehm-Bücherei.* Nr. 8 (205). Wittenberg Lutherstadt. 1978. 64 S.
- Khapugin A.A. A global systematic review on orchid data in Protected Areas // *Nature Conservation Research.*

2020. Vol. 5. (Suppl. 1). P. 19–33. <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2020.019>.
- Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Varlygina T.I., Torosyan G.K., Zagulskii M.N. Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of the former USSR). Ruggell, 2008. 690 p.
- Wisniewski N. Zum Verhalten von *Neottianthe cucullata* (L.) Schlecht. und der Westgrenze ihrer Verbreitung in Europa // Feddes Rep. 1976. Bd 87. H. 9–10. S. 587–609.
- Ziegenspeck H. *Orchidaceae* // O. Kirchner, E. Loew, C. Schroeter (eds.) Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart, 1936. Bd 1. Lfg. 4. S. 1–740.

Поступила в редакцию / Received 02.06.2020

Принята к публикации / Accepted 18.10.2020

**THE RHYTHM OF SEASONAL DEVELOPMENT AND FEATURES
FRUITING *NEOTTIANTHE CUCULLATA* (ORCHIDACEAE)
IN THE CONDITIONS OF THE BASHKIR NATURE RESERVE
(SOUTHERN URALS)**

T.V. Zhirnova¹

The article presents some results of long-term stationary observations of population of *Neottianthe cucullata* rare species from the family Orchidaceae included in the Red books of Russian Federation and the Republic of Bashkortostan, in one of its most southern locations in the Urals – in the Bashkir state nature reserve (the southern Kraka mountain range, the foothills of the Eastern macro slope of the southern Urals). A clear dependence of the seasonal rhythm of plant development, the intensity of flowering and fruit formation on weather conditions was noted. According to the timing of flowering in the conditions of the reserve *Neottianthe cucullata* refers to late summer plants. The average duration of flowering of the species as a whole, an individual, and one flower was determined. The number and frequency of flowering of specific individuals were established. The average percentage of fruit formation by year is given. In recent years, the species has experienced a negative anthropogenic impact on the reserve: uncontrolled grazing of horses in growing areas and intensive trampling of habitats by blueberry pickers, which negatively affects the seed renewal of populations.

Key words: *Neottianthe cucullata*, multiyear monitoring, protection, rare species, Red Book, specific individual.

¹ Zhirnova_Tatyana Vasilevna, Bashkir Nature Reserve (zhirnova.t@inbox.ru).

ПАМЯТНЫЕ ДАТЫ
MEMORABLE DATES

УДК 58(092)+581.4

**НИНА ИВАНОВНА ШОРИНА И ЕЕ ВКЛАД В БОТАНИКУ
И ОБРАЗОВАНИЕ
(16.04.1933 – 26.01.2020)
NINA IVANOVNA SHORINA AND HER CONTRIBUTION
TO BOTANY AND EDUCATION
(16.04.1933 – 26.01.2020)**



26 января 2020 г. завершился жизненный путь профессора кафедры ботаники Московского педагогического государственного университета Нины Ивановны Шориной. Она была выдающимся биоморфологом и ведущим птеридологом России, светлым и обаятельным человеком высокой культуры с живым интересом к жизни.

Нина Ивановна родилась в Харькове 16 апреля 1933 г. Отец, Иван Диомидович Шорин, горный инженер, после окончания Московского горного института был направлен на Украину. Мать, Олимпиада Ивановна Литвинова, уроженка Харькова, окончила высшее музыкаль-

ное училище (ныне – Харьковская консерватория). В 1938 г. семья переехала в Москву, но первое время жила за городом в окрестностях Переделкино.

Детство закончилось в июне 1941 г. Нина взяла на себя ответственность за больную маму, которая к этому времени стала инвалидом II группы. Ближайшая школа находилась далеко от дома, не было нужной одежды и обуви, поэтому учиться в школе Нина начала только в десятилетнем возрасте. В 1943 г. она была зачислена сразу во второй класс. Через месяц ее перевели в третий класс, так как она уже хорошо читала

и писала. В 1944 г. семья переселилась в Сокольники. Здесь Нина училась в женской школе № 375, которую, несмотря на все трудности послевоенного времени, окончила в 1951 г. с золотой медалью.

Большое влияние на формирование личности Нины Ивановны оказала сестра отца – Галина Диомидовна Шорина. Она заведовала сорто-испытательным участком в г. Хасавюрт (Дагестан), куда с 1946 по 1951 гг. Нина приезжала на летние каникулы. Она помогала в уходе за участком и в проведении исследований, с интересом наблюдала за развитием растений, что способствовало выбору будущей профессии.

После окончания школы Нина Ивановна поступила на биолого-почвенный факультет МГУ имени М.В. Ломоносова. Лекции читали блестяще профессора старой школы: Л.А. Зенкевич, К.И. Мейер, Л.М. Кречетович. Студенты получали базовое образование, которое дополняли летние полевые практики. На биологической станции в Звенигороде практику проводил И.Г. Серебряков. Под его руководством была выполнена первая курсовая работа по морфологии и экологии малины.

Специализировалась Нина Ивановна на кафедре геоботаники. Профилирующий курс лекций читал А.А. Уранов, который был блестящим лектором и умело сочетал глубокое научное содержание с великолепно отточенной формой изложения. Спецкурс «Морфология вегетативных органов высших растений» вел И.Г. Серебряков, а «Ботаническую географию СССР» и большой практикум по злакам – известный флорист и агронолог П.А. Смирнов. Летом 1954 г. была впервые проведена вместе с почвоведом полевая зональная практика. На четырех грузовиках студенты проехали от Москвы до Крыма, побывав в разных природных зонах европейской части России. Курировал практику П.А. Смирнов. Эта замечательная практика заложила прочный фундамент знаний по ботанике, который использовался в будущей педагогической работе.

Второй курсовой работой «Возобновление бука на Крымских яйлах» руководил И.Г. Серебряков. Преддипломную стажировку Нина Ивановна проходила в 1955 г. на Южно-Осетинском стационаре АН СССР у проф. Е.А. Буш. Тема и методика диплома «Морфология и экология видов *Sibbaldia* L. (Rosaceae)» была согласована с И.Г. Серебряковым. Однако в 1956 г. он тяжело заболел, и Нина Ивановна завершала работу

самостоятельно. В МГУ она училась только на пятерки, получала Сталинскую стипендию.

После окончания МГУ в 1956 г. Нина Ивановна работала два года инженером-геоботаником в торфоразведочной экспедиции в Западно-Сибирской низменности. Сибирь оставила незабываемые впечатления о грандиозных поймах великих рек и почти непроходимых болотах. Во время одного из осенних походов Нина Ивановна тяжело заболела, пришлось думать о смене работы. В 1958 г. она стала лаборантом в Фондовой оранжерее Главного ботанического сада АН СССР. Под руководством известного ботаника Г.В. Микешина она составляла каталог растений и разрабатывала тематические экскурсии, что стало для Нины Ивановны хорошей ботанической школой.

В 1961 г. она поступила в аспирантуру к проф. А.А. Уранову на кафедру ботаники Московского государственного педагогического института им. В.И. Ленина (МГПИ). Тема диссертации «Жизненный цикл, возрастные спектры популяций *Colchicum speciosum* Stev. и его роль в растительном покрове». В этой работе Нина Ивановна впервые использовала популяционно-онтогенетический подход для клубнелуковичных растений. На основе анализа динамики изменения формы клубнелуковиц в онтогенезе и возрастной структуры ценопопуляций она убедительно показала отсутствие оснований для выделения *Colchicum liparochyadis* Woron. в качестве самостоятельного вида. Онтогенез был изучен на уровне особей и клонов. Впервые исследована клональная структура ценопопуляций, проанализированы онтогенетические спектры *Colchicum speciosum* в разных фитоценозах в зависимости от уровня антропогенного воздействия, даны рекомендации по заготовкам лекарственного сырья. Диссертация была успешно защищена в 1966 г., а ее результаты нашли отражение в публикациях, «Атласе ареалов и ресурсов лекарственных растений» (1976) и «Атласе лекарственных растений России» (2006).

В 1963 г. при кафедрах ботаники и зоологии МГПИ была организована проблемная биологическая лаборатория, в штат которой в 1964 г. была принята научным сотрудником Нина Ивановна. Лаборатория проводила комплексные ботанико-зоологические исследования. Одну из тем («Энтомокомплексы *Colchicum speciosum*») выполняла Н.И. Шорина вместе с зоологом Х.П. Мамаевой.

В 1970-е годы проводились многочисленные экспедиции на Кавказ. В них участвовали научные сотрудники, аспиранты, студенты. Возглавляла экспедиции Нина Ивановна, проявляя незаурядные организаторские способности и умение сплотить коллектив для исследований. Экспедиции проводились в окрестностях Красной Поляны, в урочище Авадхара (Абхазия), в долинах рек Мзымты и Псоу. Период с 1964 по 1970 г. Нина Ивановна называла «кавказским». Он был связан с изучением луковичных, клубневых и клубнелуковичных растений. Ее исследования наметили новые направления популяционной биологии растений. На примере *Galanthus woronowii* Losinsk. впервые были описаны разные пути онтогенеза и варианты пространственного размещения особей в ценопопуляциях одного вида (1970 г.). В 1980-е годы эти аспекты анализа разнообразия были отражены Л.А. Жуковой в концепции поливариантности онтогенеза. Представления о «пространственной структуре ценопопуляций» были дополнены Л.Б. Заугольной с соавторами в коллективной монографии 1985 г. Изучение энтомокомплексов и микоризы у *Colchicum speciosum* способствовало развитию подходов к анализу консорциев. У видов *Crocus* L. Нина Ивановна обнаружила трифациальные листья, которые рассмотрены как пример адаптации анцестрального склерофита к влажному климату высокогорий (1975).

К 1970 г. резко ухудшилось здоровье мамы Нины Ивановны. У нее прогрессировал постэнцефалитный паркинсонизм. Она уже не могла вставать с постели, самостоятельно ходить, требовался постоянный уход. Учитывая это, А.А. Уранов предложил Нине Ивановне перейти на педагогическую работу. В 1971 г. она была зачислена ассистентом на кафедру ботаники МГПИ, а в 1975 г. получила ученое звание доцента. Она читала лекции по общей ботанике, географии растений, анатомии и морфологии растений, разработала курс лекций по общей экологии, а в 1973–1988 гг. вела практикум по морфологии растений для слушателей Факультета повышения квалификации (ФПК).

Дальние выезды пришлось прекратить и проводить исследования в Павловской Слободе (Подмосковье) и в Тарусе (Калужская обл.), где у Нины Ивановны были полевые практики со студентами. Поменялись и объекты изучения. Она остановила свой выбор на *Oxalis acetosella* L., чешуйчатые корневища которой построены

по типу луковиц. У кислицы выявлены связи биоморфы с динамикой плотности и побегообразования в онтогенезе, изучены условия прорастания семян и сезонные изменения структуры ценопопуляций. По этому виду было выполнено несколько курсовых и дипломная работа.

Мама Нины Ивановны скончалась в 1977 г. Она была очень доброжелательным и терпеливым человеком, несмотря на физическую немощь, всегда морально поддерживала дочь в ее научной и педагогической деятельности. Нина Ивановна очень любила маму, тяжело переживала ее кончину, однако нашла силы не впасть в депрессию, и стала работать еще активнее.

С 1978 г. Нина Ивановна начала изучать папоротники, были проведены экспедиции в разные районы страны. Она побывала в Киргизии в окрестностях оз. Сары-Чилек (1978), на Салаирском кряже и в Туве (1979, 1981), на Дальнем Востоке и в Приморском крае (1980), в Кандалакшском заповеднике (1982), на Сахалине и о. Кунашир (1985), в Карпатах (1989) и на Камчатке (1990). Изучены многие виды папоротников Евразии.

1994 г. стал знаменательным. Нина Ивановна защитила докторскую диссертацию в МГУ по теме «Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae». После смерти А.А. Уранова в 1971 г. Нина Ивановна осталась без научного консультанта и диссертацию пришлось выполнять самостоятельно. Это была новаторская работа. Впервые с позиции биоморфологии и популяционной экологии были изучены папоротники, в жизненном цикле которых сменяются самостоятельно живущие поколения – спорофит и гаметофит. Для них характерны разные уровни морфологической организации: спорофит – растение корнепобеговое (кормофит), а гаметофит – слоевцовое (талломный уровень). Показано, что методы исследований экологической морфологии и популяционной биологии, предложенные Серебряковско-Урановской школой, применимы к спорофитам, гаметофитам, а также к анализу их поселений и полного жизненного цикла. Н.И. Шорина впервые использовала для растений понятие «гемипопуляция», которое было предложено зоологом В.Н. Беклемишевым. Она показала принципиальные различия в применении этого понятия для растений с антитетическим чередованием живущих

самостоятельно поколений и для животных с непрямими циклами развития. Ею описаны онтогенетические состояния гаметофитов 9 видов папоротников из 7 родов и 6 семейств подкласса Polypodiidae. Показано, что поселения гаметофитов имеют динамичную, сложную возрастную и половую структуру. У 11 видов изучены популяционные характеристики поселений спорофитов.

Значительная часть диссертации посвящена сравнению структурной организации папоротников и семенных растений. Проанализированы типы нарастания и ветвления корневищ, структура апексов, морфогенез и сезонное развитие вайи. Охарактеризованы биоморфы и фазы морфогенеза у 22 видов папоротников из 16 родов и 9 семейств подкласса Polypodiidae. Описаны онтогенезы 14 видов из 13 родов и 8 семейств. Н.И. Шориной впервые разработана синтетическая классификация биоморф папоротников умеренных широт, основанная на сопряженном использовании эколого-морфологического и фитоценотического подходов. Специфику жизни в сообществах определяет, прежде всего, степень вегетативной подвижности и выраженности центров фитоценотической активности, от которой зависит структура фитогенного поля. Показано, что биоморфы папоротников и семенных растений наиболее сходны с позиции фитоценотического подхода к классификации. Впервые на примере *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn Нина Ивановна описала неизвестные ранее ацентрические биоморфы, которые создают в ценозе фитогенное поле равномерной напряженности. Они характерны для безрозеточных акрогенно ветвящихся папоротников-геофитов, образующих часто одновидовые заросли. Ею исследованы ценопопуляции ацентрических биоморф орляка, голокучника, фегоптериса, а также папоротников-эпифитов на примере многоножки. В докторской диссертации Н.И. Шорина впервые раскрыла биологическую специфику жизненных форм папоротников умеренных широт и выявила связи между биоморфологическими особенностями и механизмами функционирования и самоподдержания ценопопуляций.

Докторская степень и звание профессора добавили забот Нине Ивановне. Она вошла в состав трех Диссертационных Советов МПГУ, участвовала в работе ВАК РФ как член Экспертного Совета по биологии, оппонировала докторские и кандидатские работы, регулярно писала отзывы на авторефераты, консультировала кол-

лег и стажеров из вузов многих городов России. Эту сторону своей деятельности она рассматривала как долг перед своими учителями, вклад в развитие ботаники и созданных ими научных школ.

Под руководством Н.И. Шориной успешно защитили кандидатские диссертации 13 аспирантов. Среди них была гражданка Китая Ли Цзюань из университета г. Ухань. В 2005 г. она защитила диссертацию «Популяционная экология и генетический полиморфизм ценопопуляций *Polystrichum braunii* (Spreng.) Fée в России и Китае», в которой были использованы современные методы анализа ДНК. Нина Ивановна была консультантом 4 докторских диссертаций и фактическим руководителем еще 4 кандидатских диссертаций.

После защиты докторской диссертации и работ аспирантов по биоморфологии и популяционной экологии папоротников Нина Ивановна стала известна в стране и за рубежом как один из ведущих птеридологов России. Это мнение укрепилось после ее доклада на Международном симпозиуме «Птеридология и ее перспективы» (Pteridology in perspective, London, 1995), где она была единственным представителем нашей страны. Позднее Нина Ивановна активно участвовала в Первой птеридологической конференции (Томск–Барнаул, 2008 г.). Неожиданным, как она отмечала, поворотом в ее судьбе была поездка в Японию в 2003 г. по приглашению проф. Кондо из Хиросимского университета для подписания договора о дружестве между МПГУ и Хиросимским университетом.

С 1975 г. при активном участии Т.И. Серебряковой стали проводиться Школы по теоретической морфологии растений, на которых обсуждались актуальные вопросы современной структурной ботаники. Нина Ивановна участвовала в работе шести Школ. Ее доклады о специфике структурной организации папоротников и семенных растений существенно углубляли содержание каждой обсуждаемой темы. На IX Школе в 2001 г. в Санкт-Петербурге она выступила с докладом «Гомологии в модульной организации спорофитов папоротниковидных и семенных растений», на X Школе в 2004 г. в Кирове с докладом «Лист – реальность или фикция? О понятии «лист» и путях его реализации в разных систематических группах растений». В 2008 г. в Твери на XI Школе сделан доклад «О гомологиях почек Polypodiophyta и Angiospermae».

В начале 2000-х годов у Нины Ивановны появился интерес к теории симметрии. Поводом послужило оппонирование докторской диссертации «Морфогеометрический подход к изучению природных тел: от организма до ландшафта» С.Н. Кирпотина. При исследовании растительности среднетаежной и северотаежной подзон Западно-Сибирской низменности он обнаружил в морфогеометрическом узоре ландшафтов чередование бугров и выровненных мочагин. Его 30-летние наблюдения выявили циклические сукцессии, связывающие все элементы растительности болотных массивов. Этапы сукцессии создают определенную геометрию ландшафта, которую фиксируют аэро- и космические снимки, позволяющие оценить состояние территории и выявить ее динамику. Работа С.Н. Кирпотина воскресила воспоминания о сибирских экспедициях послеуниверситетского периода. Нина Ивановна погрузилась в изучение теории симметрии, ее истории, перспектив использования в разных разделах науки, включая морфологию растений и фитоценологию. Она организовала на факультете два семинара, готовила доклады, написала 3 статьи. Обсуждалась возможность проведения Школы по теоретической морфологии о теории симметрии в ботанике, но эта идея, к сожалению, не реализовалась.

В последнее время Нина Ивановна в память о своей научной молодости вновь обратилась к изучению биоморфологии и популяционной биологии луковичных растений. Счастливым поводом послужила диссертация Е.А. Кобозевой, посвященная *Tulipa biebersteiniana* Shult. et Shult. fil. и *Lilium martagon* L. Поступление ее в аспирантуру Нина Ивановна рассматривала как подарок судьбы. В 2010 г. была написана статья о разнообразии способов погружения в почву почек возобновления у геофитов. Новизна состояла в использовании онтогенетического подхода и выявлении изменения скорости и глубины погружения почек с возрастом растений. В статье 2011 г. описаны существенные отличия в способах вегетативного размножения этих растений. Установлено, что тюльпан уже на ранних этапах онтогенеза способен формировать длинный горизонтальный стolon с дочерней луковицей и осуществлять вегетативное размножение. В связи с этим он отнесен к вегетативно подвижным видам, в отличие от вегетативно-малоподвижной лилии.

В течение почти 60 лет научной деятельности Нина Ивановна опубликовала около

250 работ, из них 200 – научных и 50 учебно-методических. Наиболее значимы, по ее мнению, разделы об эфемероидах в коллективных монографиях. Среди них «Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций» (1968), «Возрастной состав популяций цветковых растений» (1974), «Ценопопуляции растений» (1976), «The population structure of vegetation» (1985). Около 70 статей посвящены папоротникам.

В 2009 г. издана фундаментальная работа «Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии», написанная Л.М. Шафрановой, Л.Е. Гатцук и Н.И. Шориной. Вначале она создавалась как статья для серии обзоров, отражающих успехи отечественной экологии на рубеже тысячелетий, которую Научный Совет по проблемам биологических наук РАН планировал опубликовать на английском языке в 1996–1997 гг. Из-за финансовых трудностей планы не осуществились. Авторы стремились описать историю возникновения, становления и развития в XX в. биоморфологии – нового направления отечественной науки, познакомить зарубежных ученых с его современным состоянием. Особое внимание уделено литературе на русском языке. Использовано 400 источников. Публикация этой глубокой по содержанию работы была актуальна для ученых, педагогов, студентов. Она издана своими силами без регистрации в Книжной палате.

Большую эрудицию Нины Ивановны подтверждают ее многочисленные статьи в энциклопедиях и справочных изданиях. В их числе БСЭ (1972, 1974), БЭС (1986), Лесная энциклопедия (1987), ШБЭ (2001, 2004), БРЭ (2004, 2006). В них есть очерки о луковичных, живородящих растениях, подснежном развитии, соцветиях, выводковых почках. Для ШБЭ (2001, 2004) ею написано 16 статей, посвященных морфологическим понятиям: клубень, стolon, метаморфозы органов растений, спорофит и др. В 2000 г. по предложению Т.Б. Батыгиной Н.И. Шорина в коллективной монографии «Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции» представила современные взгляды о вегетативном размножении, жизненных формах, значении почки в системе репродукции.

Много сил отдала Нина Ивановна работе над учебником «Ботаника с основами фитоценологии: анатомия и морфология растений» (2006). Только благодаря ее неугасающей энергии это издание стало возможным. Оно представляло со-

бой существенно обновленное и переработанное издание учебника для ВУЗов, изданное в 1979 и 1988 гг., который создавался под руководством проф. Т.И. Серебряковой. Он получил натуралистическую направленность и обеспечивал возможность его использования при подготовке экскурсий, организации наблюдений за растениями и опытов с ними. Особое внимание было уделено биоморфологии, которая развивалась в МПГУ под руководством Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. В 2006 г. в учебник были включены новые разделы, отражающие последние достижения эмбриологии растений, включая концепцию эмбриодогении, разработанную чл.-корр. РАН проф. Т.Б. Батыгиной, современные представления о модульной организации растений, типах побегообразования, архитектурных моделях, написанные проф. Н.П. Савиных. Наряду с авторами прежних изданий (Т.И. Серебрякова, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский, Н.И. Шорина) в авторский коллектив включены Т.Б. Батыгина и Н.П. Савиных. За отражение материалов по эмбриологии в учебнике для вузов Н.И. Шорина была награждена медалью С.Г. Навашина. Нина Ивановна существенно усилила исторические аспекты во введении, осветив длительную историю становления ботаники, доступно изложила сложный для студентов материал о строении и классификации соцветий, с большой тщательностью она подбирала рисунки, которые способствовали лучшему усвоению материала студентами.

Весомый вклад внесла Нина Ивановна в создание пособия «Учебно-полевая практика по ботанике» (1990, 2016). Авторский коллектив (М.М. Старостенкова, М.А. Гуленкова, Л.М. Шафранова, Н.И. Шорина, Н.С. Барабанщикова) отразил многолетний опыт проведения полевых практик на кафедрах ботаники МГПИ им. В.И. Ленина и МЗПИ им. М.А. Шолохова. Пособие представляло методы изучения жизни растений, их побеговых и корневых систем, онтогенетических и сезонных изменений, подходы к анализу разных жизненных форм и экологических групп растений. Рассмотрены строение, морфогенез и функции репродуктивных органов. Даны указания к организации экскурсий в природу, самостоятельных наблюдений и исследовательских работ студентов. Пособие ориентировано на студентов 1-го курса биологических специальностей. Первое издание пособия (1990) получило одобрение широко-

го круга преподавателей и переиздано в 2016 г. Н.И. Шорина написала главы о соцветиях, жизненных формах высших споровых, об экологической анатомии растений и переработала весь текст второго издания.

Нина Ивановна проявляла весьма ответственное отношение к ботаническому образованию в вузах и школах. Почти на каждой конференции она выступала с докладом о проблемах обучения ботанике (1993, 1996, 2001, 2003, 2004, 2008, 2014). Значительным вкладом в развитие образования было создание совместно с А.М. Быловой пособия для 6 класса «Экология растений» (1999, 2002), учебно-методического пособия по ботанике для заочников (1979, 2001), материалов к лабораторным занятиям по основам ботаники (1984), практикума по анатомии и морфологии растений (2004). Написанные Н.И. Шориной разделы отличались глубиной содержания, логичностью, ясностью и простотой изложения. Много времени отнимало переиздание программ по ботанике и экологии для педвузов. Нина Ивановна участвовала в создании и переработке 15 программ.

Еще в 1970-е годы был поставлен вопрос о переиздании школьного учебника ботаники В.М. Корчагиной для 6–7 классов. Минпрос РСФСР предложил написать новый учебник Т.И. Серебряковой. Он был издан в 1992 г., получил большое признание учителей и переиздавался в 1995, 1998, 2001 гг. Нина Ивановна была одним из авторов учебника, редактировала его, а после смерти Т.И. Серебряковой готовила к печати второе издание.

Нина Ивановна очень бережно относилась к научному наследию своих учителей. Она подготовила к публикации обзорную статью Г.В. Микешина «Интродукционные фонды юго-восточного Китая» (Труды ГБС АН СССР, 1968). Н.И. Шорина участвовала в написании статей об А.А. Уранове, Т.И. Серебряковой, И.С. Михайловской (1976), И.Л. Крыловой (2007, 2008). Больше всего статей посвящено А.А. Уранову (1971, 1976, 1996, 2004, 2013, 2014, 2015). Очерк о нем опубликован в книге «Кафедра геоботаники Московского университета, к 75-летию со дня основания» (2004). Наиболее полный вклад А.А. Уранова в науку и образование, незаурядные черты его характера отражены в статье из журнала «Самарская Лука» (2014). Четыре статьи написаны о Т.И. Серебряковой (1983, 2004, 2012, 2015), в последней раскрыты роль ученой в биоморфологии и многогранность ее

личности. Многое сделала Нина Ивановна для сохранения доброй памяти о своих коллегах и близких друзьях Л.Е. Гатцук (2010, 2011) и Л.М. Шафрановой (2017, 2018).

Нина Ивановна понимала уникальность и ценность лекций «Методологические основы систематики растений», прочитанных А.А. Урановым для слушателей ФПК в 1968–1971 гг. История развития систематики растений рассматривалась в них в контексте эволюции основных идей и подходов к построению системы. После смерти А.А. Уранова Нина Ивановна подготовила рукописи конспектов к изданию (1979). По ее инициативе книга была переиздана в 2016 г. к началу школы-конференции, посвященной 115-летию со дня рождения А.А. Уранова (Пенза, 2016). Во введении Нина Ивановна отметила, что в наши дни актуальность книги возрастает в связи со сменой парадигм в систематике. Молекулярно-филогенетические системы, построенные путем кладилистического анализа, становятся приоритетными. Книга А.А. Уранова может быть весьма полезной при анализе противоречий, возникающих при использовании новых и традиционных подходов. Нина Ивановна полностью разделяла взгляды А.А. Уранова, считавшего, что полноценное биологическое образование невозможно без знания ботаники как системы взаимосвязанных наук. Он предвидел трудности использования в систематике новых ультраструктурных, биохимических и молекулярных признаков и

писал: «Они могут перевести ботанику на существенно новые рельсы ..., но никогда эта наука не откажется от морфологии, экологии и географии, ибо в классификации организмов нельзя отказаться от того, что дает нам зрение. Растения как все живое неотрывны от условий жизни, и это нагляднее всего проявляется в характере их распространения и их коррелятивных связях со средой». По мнению Нины Ивановны, эти пророческие слова заставляют о многом задуматься. Она была крайне обеспокоена современными тенденциями развития российского образования, которое стали реформировать в духе Болонской конвенции. Большую тревогу вызывало слияние школьных дисциплин (ботаника, зоология) в один предмет (биология). Она считала недопустимым сокращение объема полевых практик, их замену в педвузах сквозной педагогической практикой. Ее разноплановая деятельность в образовании всегда была направлена на развитие традиций отечественных научных и педагогических школ.

Нина Ивановна была мудрым и добрым человеком, убежденным оптимистом, верным другом, требовательным и доброжелательным педагогом. Она тонко чувствовала природу и близких людей. Свою жизнь Нина Ивановна посвятила любимой науке, ботаническому образованию и просвещению. Светлая память о ней сохранится, пока мы живы.

Е.И. Курченко¹, А.А. Нотов², Н.П. Савиных³,
В.П. Викторов⁴, Н.М. Григорьева⁵, М.В. Костина⁶,
Н.С. Барабанщикова⁷

¹ Курченко Елена Ивановна, Московский педагогический государственный университет (kurchenko@inbox.ru); ² Нотов Александр Александрович, Тверской государственный университет (anotov@mail.ru); ³ Савиных Наталья Павловна, Вятский государственный университет (savva_09@mail.ru); ⁴ Викторов Владимир Павлович – заведующий кафедрой ботаники Московского педагогического государственного университета, докт. биол. наук (vpvictorov@mail.ru); ⁵ Григорьева Нина Михайловна, доцент кафедры ботаники Московского педагогического государственного университета, канд. биол. наук (botanika@mpgu.su); ⁶ Костина Марина Викторовна – профессор кафедры ботаники Московского педагогического государственного университета, докт. биол. наук (mkostina@list.ru); ⁷ Барабанщикова Наталия Сергеевна – доцент кафедры ботаники Московского педагогического государственного университета, канд. биол. наук (baraba@list.ru) [¹ Kurchenko Elena Ivanovna, Moscow Pedagogical State University (kurchenko@inbox.ru); ² Notov Alexander Alexandrovich, Tver State University (anotov@mail.ru); ³ Savinykh Natalia Pavlovna, Vyatka State University (savva_09@mail.ru); ⁴ Viktorov Vladimir Pavlovich, Moscow Pedagogical State University (vpvictorov@mail.ru); ⁵ Grigorieva Nina Mikhailovna, Moscow Pedagogical State University (botanika@mpgu.su); ⁶ Kostina Marina Viktorovna, Moscow Pedagogical State University (mkostina@list.ru); Barabanshchikova Natalia Sergeevna, Moscow Pedagogical State University (baraba@list.ru)].

Список важнейших работ Н.И. Шориной

- Шорина Н.И. Жизненный цикл, возрастные спектры популяций безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) и его роль в растительном покрове: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1966. 20 с.
- Шорина Н.И. Некоторые биологические особенности онтогенеза *Colchicum speciosum* Stev. в связи с эволюцией рода *Colchicum* // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1967. № 6. С. 80–85.
- Дорохова Н.А., Шорина Н.И. Микориза безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в связи с возрастным состоянием его особей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 6. С. 118–131.
- Шорина Н.И. Структура листьев некоторых шафранов в связи с эволюцией рода *Crocus* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 4. С. 117–125.
- Шорина Н.И., Куклина А.Г. К биологии кандыка // Бюл. ГБС. 1976. Вып. 102. С. 88–95.
- Шорина Н.И., Смирнова О.В. Возрастные спектры ценопопуляций некоторых эфемероидов в связи с особенностями их онтогенеза // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 166–200.
- Шорина Н.И. Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 213–232.
- Shorina N.I., Smirnova O.V. The population biology of ephemeroides // Handbook of vegetation science. Pt. III. The population structure of vegetation. Dordrecht, 1985. P. 225–240.
- Шорина Н.И. Особенности морфологии и роста акрогенно ветвящихся папоротников // Ритм развития и морфология высших растений. М., 1987. С. 52–59.
- Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И., Шорина Н.И. 1988. Ботаника: Морфология и анатомия растений. М. 480 с.
- Шорина Н.И., Черненко Т.В. Кислица обыкновенная // Биологическая флора Московской области. Вып. 8. М., 1990. С. 154–171.
- Шорина Н.И., Ершова Э.А. Орляк обыкновенный // Биологическая флора Московской области. Вып. 8. М., 1990. С. 4–20.
- Старостенкова М.М., Гуленкова М.А., Шафранова Л.М., Шорина Н.И. Учебно-полевая практика по ботанике. М., 1990. 192 с.
- Шорина Н.И. Двойственность популяционной экологии равноспоровых папоротников // Экология популяций. М., 1991. С. 180–198.
- Шорина Н.И. Строение ценопопуляций равноспоровых папоротников в связи с динамикой растительных сообществ // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1991. № 8(332). С. 78–91.
- Державина Н.М., Шорина Н.И. Структура и динамика ценопопуляционных скоплений *Polypodium vulgare* (Polypodiaceae) в лесах Западного Закавказья // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 46–54.
- Серебрякова Т.И., Еленевский А.Г., Гуленкова М.А., Розенштейн А.М., Шорина Н.И. Биология: растения, бактерии, грибы, лишайники. М., 1992. 224 с.
- Шорина Н.И. Особенности метамерии у споровых папоротников // Жизненные формы: онтогенез и структура. М., 1993. С. 158–163.
- Шорина Н.И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1994. 36 с.
- Shorina N.I. Coexistence of gametophytes and sporophytes in homosporous ferns cenopopulation // Pteridology in perspective: Proceedings of symposium. London, 1996. P. 669–670.
- Былова А.М., Шорина Н.И. Экология растений. М., 1999. 222 с.
- Шорина Н.И. Жизненные формы растений // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. СПб., 2000. С. 415–420.
- Шорина Н.И. Гомологии в модульной организации спорофитов папоротниковидных и семенных растений // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия: Тр. IX школы по теоретической морфологии растений. СПб., 2001. С. 129–134.
- Шорина Н.И. Популяционная биология гаметофитов равноспоровых Polypodiophyta // Экология. 2001. № 3. С. 182–187.
- Былова А.М., Шорина Н.И. Экология растений: пособ. для учащихся 6 кл. М., 2001. 240 с.
- Шорина Н.И. Жизненные формы. Вегетативное размножение. Почка // Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Размножение растений. СПб., 2002. С. 19–24, 108–110, 117–122.
- Агафонова А.А., Шорина Н.И., Смирнова О.В., Жукова Л.А., Полянская Т.А., Ведерникова О.П., Шестакова Э.В., Скочилова Е.А., Османова Г.О., Закамская Е.С., Прокопьева Л.В. Краткая характеристика популяционной биологии константных видов травяного покрова // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 1. Раздел 3.5. М., 2004. С. 224–256.
- Derzhavina N.M., Shorina N.I., Kondo K. A comparison of structural adaptation in three petrophyte fern // J. Phytogeogr. Taxonomy. 2004. Vol. 52. P. 143–158.
- Былова А.М., Шорина Н.И. 2006. Экология растений: Учеб. пособие. М. 192 с.
- Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Батыгина Т.Б., Шорина Н.И., Савиных Н.П. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. М., 2006. 543 с.
- Пересторонина О.Н., Шорина Н.И. Таксономическое изучение рода *Pteridium* на территории Европейской России, Крыма и Кавказа // Вестн. Оренбург. гос. пед. ун-та. 2007. № 2(48). С. 25–30.

- Шорина Н.И. О гомологиях почек Polypodiophyta и Angiospermae // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9(25). С. 279–288.
- Шорина Н.И. Фитоценоотические счётные единицы с позиций модульной организации растений // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров, 2008. Разд. 6.4. С. 260–272.
- Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е., Шорина Н.И. Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. М., 2009. 85 с.
- Федорова Л.В., Шорина Н.И. Биологические типы растений Х. Раункиера (по работе 1905 года) // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника: Материалы Всерос. науч. конф. Киров, 2010. С. 19–31.
- Кобозева Е.А., Шорина Н.И. Сравнительный анализ морфогенеза монокарпического побега *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. fil. и *Lilium maritagon* L. // Известия Пенз. гос. пед. ун-та им. В.Г. Белинского. 2011. Вып. 25. С. 66–75.
- Derzhavina N.M., Shorina N.I. On mode of rhytmological evolution of ferns // Indian Fern. J. 2011. Vol. 28. P. 7–24.
- Старостенкова М.М., Гуленкова М.А., Шафранова Л.М., Шорина Н.И., Барабанщикова Н.С. Учебно-полевая практика по ботанике. 2-е изд. М., 2012. 240 с.
- Шорина Н.И., Курченко Е.И. О концепции симметрии в ботанике // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2013. Вып. 32(31). С. 180–192.
- Шорина Н.И., Державина Н.М. О модусах ритмологической эволюции папоротников // Turczaninowia. 2015. Т. 18. № 1. С. 67–81.
- Курченко Е.И., Шорина Н.И., Шафранова Л.М. Учение И.Г. Серебрякова о жизненных формах и систематика растений // Бот. журн. 2017. Т. 102. № 4. С. 452–476.

Публикации об учителях и коллегах

- Шорина Н.И., Девиз-Соколова Т.Г. Алексей Александрович Уранов (к 70-летию со дня рождения) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 76. Вып. 2. С. 142–150.
- Гатцук Л.Е., Жукова Л.А., Шорина Н.И. К шестидесятилетию Татьяны Ивановны Серебряковой // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 3. С. 105–112.
- Еленевский А.Г., Соколова Т.Г., Шорина Н.И. Памяти Ирины Сергеевны Михайловской // Жизненные формы: онтогенез и структура. М., 1993. С. 11–14.
- Шорина Н.И. Алексей Александрович Уранов // Кафедра геоботаники Московского университета: 75 лет со дня основания. М., 2004. С. 135–148.
- Савиных Н.П., Шорина Н.И., Жукова Л.А. Татьяна Ивановна Серебрякова (памяти учителя) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 2. С. 327–329.
- Викторов В.П., Байкова Е.В., Курченко Е.И., Нотов А.А., Шафранова Л.М., Шорина Н.И. Памяти Людмилы Евгеньевны Гатцук (1934–2010) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116. Вып. 5. С. 79–82.
- Гатцук Л.Е., Савиных Н.П., Шорина Н.И. Проф. Т.И. Серебрякова и ее вклад в развитие биоморфологии // Актуальные проблемы современной биоморфологии. Киров, 2012. С. 20–35.
- Шорина Н.И., Курченко Е.И., Григорьева Н.М. А.А. Уранов (1901–1974) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2014. Т. 23. № 1. С. 93–129.
- Шорина Н.И., Курченко Е.И., Григорьева Н.М. Роль проф. А.А. Уранова в становлении отечественной геоботаники и создании школы популяционной фитоценологии // История ботаники в России. Т. 2. Тольятти, 2015. С. 373–379.
- Викторов В.П., Шафранова Л.М., Шорина Н.И., Пятунина С.К., Курченко Е.И. Иван Григорьевич Серебряков – основатель научной школы биоморфологии растений // Преподаватель XXI век. 2015. № 1(3). С. 34–42.
- Шорина Н.И., Шафранов И.Г. Памяти Лады Михайловны Шафрановой (13.VI.1933–19.IV.2017) // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2017. № 4. С. 289–308.
- Шорина Н.И., Курченко Е.И. Лада Михайловна Шафранова и ее вклад в ботанику (13.06.1933–19.04.2017) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2018. Т. 123. Вып. 5. С. 74–80.

Поступила в редакцию / Received 13.09.2020
Принята к публикации / Accepted 15.12.2020

Biological series
Volume 126. Part 1
2021

C O N T E N T S

<i>Monakhova M.A., Saifutdinova Z.N., Kokaeva Z.G.</i> Genetic Aspects of the Syndrome of Mass Death of the Honey Bee (<i>Apis mellifera</i>)	3
<i>Khryapin R.A.</i> A New Species of <i>Catops</i> Paykull (Coleoptera, Leiodidae, Cholevinae) of the West Iran	20
<i>Nosova M.B., Volkova E.M., Stolyarov E.V.</i> Vegetation Transformation in the Broadleaved Forest Zone During the Last 4000 Years Based on Palynological Data from Peatbog "Bykovka" (Tula Region)	27
<i>Zhirnova T.V.</i> Rhythm of Seasonal Development and Features Fruiting <i>Neottianthe cucullata</i> (Orchidaceae) in the Conditions of the Bashkir Nature Reserve (Southern Urals)	40

Memorable dates

<i>Kurchenko E.I., Notov A.A., Savinykh N.P., Viktorov V.P., Grigoreva N.M., Kostina M.V., Barabanshchikova N.S.</i> Nina Ivanovna Shorina and her Contribution to Botany and Education (16.04.1933–26.01.2020)	53
---	----

**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).