

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 121, вып. 4 2016 Июль – Август
Выходит 6 раз в год

BULLETIN
OF MOSCOW SOCIETY
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 121, part 4 2016 July – August
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С О Д Е Р Ж А Н И Е

Свиридов А.В. К юбилею политипической концепции одного линнеевского вида	3
Плетенев А.А. Механизмы хромосомной эволюции слепышей комплекса <i>Nannospalax ehrenbergi</i> : итоги исследований и перспективы	11
Токарский В.А., Атемасов А.А., Шакула Г.В. История изучения и современное состояние популяции сурка Мензбира (<i>Marmota menzbieri</i>) на хребте Каржантау	22
Семенюк О.В., Ваганова М.А. Характеристика растительного покрова как важная составляющая комплексных почвенно-экологических исследований исторических парков	32
Казанцева Е.С., Онопченко В.Г., Богатырев В.А., Кипкеев А.М., Лидер Е.Н. Параметры семенного возобновления альпийских малолетников и их сравнение с многолетними растениями	43
Бондарцева М.А., Змитрович И.В. Ассоциация <i>Hypocreopsis Lichenoides</i> и <i>Hymenochaete Tabacina</i>	52
Тимина О.О., Ионова Л.Г., Тимин О.Ю. Особенности эмбриональной стадии онтогенеза некоторых представителей <i>Tulipa</i> L. в условиях температурного стресса	58
Широкова Н.Г. Совместное изучение состояния мужской и женской генеративных сфер в цветках <i>Spiraea salicifolia</i> L. (Rosaceae, Spiraeoideae) в связи с проявлениями полового полиморфизма	66
<i>Юбилей</i>	
Чайка Ю.С. Юбилей ученого-энтомолога (к 70-летию со дня рождения Андрея Валентиновича Свиридова)	74

УДК 572.0/582/599:001.4

К ЮБИЛЕЮ ПОЛИТИПИЧЕСКОЙ КОНЦЕПЦИИ ОДНОГО ЛИННЕЕВСКОГО ВИДА

А.В. Свиридов¹

В связи с юбилеем основных биосоциологических трудов Э. Кречмера и У.-Г. Шелдона (2016 и 2017 гг.) рассматриваются две широкие парадигмы (политипическая и монотипическая), обозначающие две альтернативные линии в мировоззрении относительно биологического вида, их влияние на социологические воззрения применительно к виду *Homo sapiens*, а также следствия их влияния для биолога-систематика.

Ключевые слова: политипический вид, монотипический вид, исследования Кречмера и Шелдона и их предыстория, внутривидовая структура, подвид.

На современной волне интереса к историческим аспектам зоологии возникает большое внимание к юбилеям ключевых научных событий. Это представляется естественным, хотя главное, конечно, в развитии тем, а не в случайном совпадении чисел. Представители каждой науки имеют не только право, но и определенный личный долг в формировании ее историографии. Кто же, как не они, в состоянии исследовать соответствующие вопросы во избежание в дальнейшем вольных или невольных извращений фактов, чего стало немало в публикациях по историографии каждой отрасли науки.

В нашей статье мы обращаем внимание на два совпавших юбилея знаменательных событий в истории биологии, связанных с разработкой важного для биолога понятия политипической концепции биологического вида. Для автора, как и для практически всех таксономистов, эта концепция имеет особое значение еще и в связи с проблемой «вид – подвид и их реальность», к которой они часто обращаются. В качестве заманчивого примера мы рассматриваем по понятным причинам небезынтересный зоологический вид *Homo sapiens*, введенный в науку отцом биологической систематики Карлом Линнеем. В 2016 г. исполняется 95 лет с выхода книги германского медицинского психолога и морфолога Эрнста Кречмера² – «Строение тела и характер: исследования проблемы конституции

и учения о темпераментах» (Kretschmer, 1921 – цит. по: Кречмер, 1995). В 2017 г. исполнится 75 лет с выхода книги одного из крупнейших американских философов, морфологов, психологов и медика Уильяма Г. Шелдона³ – «Варианты темперамента: психология конституциональных различий» (Sheldon, 1942 – цит. по: Sheldon, 1945).

Значение этих работ для зоолога выходит за рамки чисто антропологических, что мы и постараемся показать в статье. Политипическая концепция вида в настоящее время доминирует в биологической систематике. Достаточно сослаться на двух авторитетных ученых – ботаника (Завадский, 1968) и зоолога (Майр, 1968). Принимая широкое понимание политипизма не только как географического (подвид, географическая раса), но и как расового вообще, мы рассмотрим взаимоотношение этих модальностей внутривидовой признаковой структуры. В первую очередь, обратим внимание на очевидный факт, что виды, для которых характерен не политипизм, а монотипизм, несомненно существуют. Именно такую внутривидовую структуру мы должны себе представить для видов, которые, имея такую «моноструктуру», находились на грани исчезновения и полностью вымерли. Популярными примерами хорошо известны – дронг, бескрылая гагарка и т.д. В аналогичном положении находятся вновь образовавшиеся виды, недавно отделившиеся

¹ Свиридов Андрей Валентинович – ст. науч. сотр. Научно-исследовательского зоологического музея МГУ, канд. биол. наук (sviridov@zmmu.msu.ru).

² Ernst Kretschmer, Тюбингенский университет (8.10.1888, Вюстенрот, Вюртемберг – 9.02.1964, Тюбинген).

³ William Herbert Sheldon, Гарвардский университет (19.11.1898, Род-Айленд – 17.09.1977, Кембридж). Отметим, что Шелдон был еще и исследователем-нумизматом; стоит упомянуть также, что его крестным отцом был философ, основатель прагматизма Уильям Джемс (1842–1910), разделявший идеи свободной творческой личности и многоформенности действительности (плюрализм).

от анцестора. Можно представить себе, что эта часть популяции анцестрального вида находилась в географической изоляции, приобрела в этих условиях некие новые, распространившиеся в популяции признаки, одновременно не допускающие плодовитое скрещивание изолированной популяции с популяциями анцестора. Конечно, это можно достоверно утверждать лишь после превышения критического уровня контакта, когда репродуктивная изоляция доказана. Если же этот уровень не превзойден, нельзя признать обоснованным выбор для употребления применительно к популяции понятия «отдельный вид» или «подвид». Решение было бы чисто спекулятивным.

Очень полезно, когда при обсуждении видового политипизма обращают внимание (что мы находим у Завадского (1968: Глава 8: Структура вида)) на существование как симпатрических, так и аллопатрических внутривидовых групп. В современных номенклатурных кодексах (в частности, в зоологии) особое таксономическое значение придается аллопатрическим географическим группам (подвидам), им предоставлен статус таксона, в то время как остальные элементы политипической структуры вида противопоставляются им как инфрасубспецифические, не имеющие, согласно принятым процедурам, таксономического статуса. Если вернуться к виду *Homo sapiens*, мы обнаружим исторически аналогичные подвидам других зоологических видов, общеизвестные антропологам расы. В то же время численные соотношения носителей разных групп крови имеют иную, совершенно некоррелирующую с расовой, картину географического распространения. Да и в условиях подвижности населения странно было бы думать о какой-либо стабильной географической приуроченности рас. Для нас вовсе не удивительно, что гастарбайтеры (представители разных рас), проживающие в северных столицах, сохраняют свои специфические расовые признаки, а представители метрополий, жившие долго в колониях, будь эти колонии далеко или близко от метрополий, не приобрели специфических признаков (ни желтого, ни черного цвета кожи).

Можно встретить разное отношение к негеографическому, генетически определенному политипизму, которому, по сути, посвящены два юбилейных исследования. Однако эти труды постоянно вызывают живой интерес, многократно переиздаются, переводятся и обсуждаются (Райгоудский, 2002; Роббер, Тильман, 1988).

Весьма положительно отношение к ним знаменитого классика генетики человека В.П. Эфроимсона (1995). Вот как он оценивает эти труды и

эту тенденцию в науке: «Как связаны между собой строение тела и характер, об этом, пусть не совсем точно, но достаточно рассказал Э. Кречмер [дана ссылка на издание 1953 г. – А. С.], ярко показав, как одно с другим связано, и что в общем люди это понимают, ощущают. А совсем недавно измерениями 46 тыс. человек Шелдон в общем подтвердил интуитивные догадки своего предшественника».

Как известно, Шелдон выделяет три группы основных темпераментов и три группы соответствующих им соматотипов (коэффициент корреляции между первыми и вторыми в его исследованиях порядка 0,80). Это три коррелятивно связанные группы: 1) висцеротония–эндоморфия, 2) соматотония–мезоморфия и 3) церебротония–экторморфия. У Кречмера они вполне ассоциируются с пикниками (1), атлетиками (2) и астениками (3). Однако надо заметить, что Кречмер делал акцент скорее на типы, отклоняющиеся от «гармоничной» нормы, а Шелдон изучал большую «нормальную» популяцию, в которой, как оказалось, политипизм также доминировал. Обратим внимание и на совпадение в цифрах: три, три и еще раз три. Впоследствии неопиты предложили много своих таких типологий, порой с большим числом выделенных групп. Это обычное явление, когда четкие представления размываются нечеткими с иным числом выделов. Примеров много: это, в частности, и необоснованное «дробительство» таксона в систематике или, скажем, излишнее выделение большего числа периодов четвертичных оледенений в палеогеографии. Порой очень хочется построить новую (свою) парадигму, но картина усложняется, а парадигма не получается вообще. В ряде случаев повторение расчетов коэффициентов корреляции на других наборах испытуемых и другими исследователями, пользовавшимися методиками Шелдона, давало иные результаты. Однако противники Шелдона обычно стыдливо умалчивают о том, что это были положительные корреляции. Заметим, что авторы весьма полезной книги, в которой разбираются статистические методы (Глас, Стенли, 1976), писали по поводу сильных и слабых корреляционных связей, что они «не решаются применить описательные прилагательные к значениям r , такие, например, как «высокие» для $r = 0,80$ или «низкие» для $r = 0,20$ ». «Зачем, – учат они, – использовать неясные и двусмысленные описательные прилагательные для величины r , когда так просто сообщить ее значение?» Множество морфологических корреляций для *Homo sapiens* приводит Карл Пирсон (1899:

с. 469–470), один из главных разработчиков теории корреляции, не останавливаясь на качественных оценках силы рассчитанных коэффициентов. В книге «Биология человека» (Харрисон и др., 1968), написанной известными антропологами, медиками, физиологами, признано, что получение несколько более тесных морфопсихологических корреляций у Шелдона, чем у некоторых его критиков, было связано не столько с противоречиями в данных, сколько с недоверчивостью оппонентов. Странное впечатление производит и критика, основывающаяся на том, что генетические механизмы морфопсихологических корреляций пока не выяснены. Познание биологических объектов на одном уровне не означает, что они сразу должны быть познаны на всех уровнях. Принято, что научная критика подразумевает оценку достигнутого, а не того, что и как может быть достигнуто в будущем. Это принципиальный момент в отношении правомерности или неправомерности критики. Вполне вероятно, что даже при объединении данных Шелдона и результатов других исследователей подтвердились бы его основные выводы. Шелдон основывал их на больших выборках и придавал значение тому, как выделять круг изучаемых объектов. Убедительность выводам Шелдона придает и то, что они в целом практически совпадают с представлениями Кречмера, хотя Шелдон изучал «нормальные» популяции, а Кречмер – преимущественно случаи отклонения от нее. Надо заметить, что другие модели (довольно многочисленные ныне) политипической структуры популяций *Homo sapiens*, связанные с морфо-психологическими корреляциями, вряд ли могли бы быть сопоставлены с моделью Шелдона по масштабности статистической обработки данных.

Предположение о такой популяционной структурированности популяции *Homo sapiens* неизбежно приводит к целому ряду радикальных выводов в отношении социальных, селекционных (включая евгенические), педагогических и медицинских доктрин, а также основ менеджмента. При этом предпочтительными оказываются не те доктрины, которые подразумевают относительную «одинаковость» и равенство направления устремлений, а те, которые, напротив, отражают взаимную групповую дополнительность и распространение толерантности в обществе. Система Кречмера–Шелдона сближает нас с представлениями более взвешенного и продвинутого дарвинизма, который подразумевал арогенезы и идиогенезы. В систему этого более современного (разработанного А.Н. Северцовым) дарвинизма

вписываются тенденции параллельного заполнения различных ниш, а не только пресловутой «bella omnium contra omnis», которая бы доминировала как исключительная тенденция при относительно малых дифференциях – конкуренция в рамках некоего слабо дифференцированного типа. Различную степень тяготения к политипизму и монотипизму можно обнаружить и у таких касавшихся проблемы ученых, как Ф. Гальтон (1996) и Ц. Ломброзо (1892). Это находит выражение в ассоциировании продвинутого типа с одной нормой или в некотором представлении о полинормативности.

Интересно, что рассматриваемая проблематика (политипизм вида *Homo sapiens*: соматотипы и личностные особенности) исторически имела «биологизаторский» вектор. Видимо, идеи различий в темпераменте с античных времен ассоциируются в первую очередь с представлениями «отца медицины» Гиппократом и принимались именно медиками Средневековья. Идеи дифференцированного воспитания и образования характерны для гуманистической педагогики, надолго оказавшей большое влияние на понимание проблематики вплоть до времен позитивной постановки проблемы во времена Кречмера и Шелдона. Наиболее яркий представитель этой тенденции – знаменитый швейцарский педагог Песталоцци, оказавший влияние и на некоторых детей из России, учившихся у него в пансионе, например на декабриста Кривцова и его брата – будущего патрона русских художников в Риме (известно, что качества, заложенные воспитанием Песталоцци, помогли декабристу преодолеть невзгоды сибирской каторги). Песталоцци считается в некотором смысле последователем воспитательной доктрины Ж.-Ж. Руссо. От него к Песталоцци шла именно линия развития гуманистической педагогики. Педагогику Песталоцци называют педоцентрической (Рыбин, 2006). Она и действительно концентрировалась на особенностях воспитуемого, а не на абстрактных универсальных подходах к личности. Для Руссо (1969) были характерны демократические ценности воспитания и акцент на свободное развитие природных задатков. Правда, Руссо решительно дистанцировался от литературы, искусства и наук, находившихся на службе феодального роскошества (в будущем это нашло отклик у Л.Н. Толстого). У Песталоцци эта тенденция носит более умеренный характер. Он считал, что необходимо вместе воспитывать детей из разных социальных групп (тогда сословий) и семей. Это должно было повышать их взаимопонимание, «цементировать»

социальные отношения. Однако при этом он сознавал необходимость развития в первую очередь индивидуальных задатков воспитуемых, сообразных с их вероятной будущей деятельностью («Лебединая песня» (1826 г.) – цит. по: Песталотци, 1981). Вероятно, что на Песталотци не мог не оказать влияния великий Иммануил Кант, неоднократно обращавшийся к этой проблеме. Философ считал, что человек должен развивать свои способности, а именно: 1) духовные силы, применение которых возможно только посредством разума; 2) душевные силы, находящиеся в распоряжении рассудка и практических намерений; 3) силы телесные («постоянное преднамеренное оживление в человеке животного», гимнастика в собственном смысле). И вот особенно важный для нас вывод, сделанный Кантом в его «Метафизике нравов в двух частях» (1797): «Которое из этих физических совершенств считать предпочтительным и в какой пропорции друг с другом делать их своей целью есть долг человека перед самим собой, – все это предоставляется и его разумному суждению относительно его склонности к тому или иному образу жизни, и оценке требуемых для этого сил, дабы выбирать из указанных совершенств (например, будет ли это ремесло, торговое дело или наука)» (Кант, 1965).

Что же касается рассуждений Канта о темпераментах, он выступает в роли провидца будущих научных достижений Кречмера и Шелдона в этой области. Например, им сделан важнейший «намек» на морфопсихологическую корреляцию: «С физиологической точки зрения, когда речь идет о темпераменте, имеют в виду физическую конституцию (слабое или сильное телосложение) и комплекцию (жидкое, с помощью жизненной силы закономерно подвижное в теле, к чему относят также тепло или холод при обработке этих соков [Кант полагал гуморальные основы подчеркнутой им связи – А. С.]). Но с точки зрения психологической, т.е. как темперамент души (способности чувства и желания), эти выражения, касающиеся свойств крови [а как еще тогда можно было назвать биохимию вплоть до различий в ДНК? – А. С.], определены только по аналогии игры чувств и желания с телесными движущими причинами (из которых кровь самая главная). Тогда оказывается, что темпераменты, которые мы приписываем только душе, все же могут скрыто иметь в качестве содействующей причины и телесное в человеке» [«Антропология с прагматической точки зрения» (1798) – цит. по: Кант, 1966, с. 534–535]. В другом месте Кант го-

ворит о глупце, который упрекает хилого человека в телесном недостатке, часто подчеркивающим духовное превосходство [там же, с. 548]

Идея об особой роли какого-либо сословия вряд ли кем-нибудь проводилась, это скорее более позднее изобретение (которому особенно привержены неопиты), иногда связанное с постоянной фиксацией на желании не ударить лицом в грязь. Каждое сословие достаточно разнообразно по своему происхождению и генетически неоднородно. Думать, что представители какого-либо сословия (вне зависимости от принадлежности к тем или иным его фракциям) все родня – грубая ошибка. Причисление к сословию – это нечто иное, например наградное, связанное с теми или иными юридическими нормативами профессиональной деятельности или цензовыми достижениями.

Завершая статью, сформулируем основные тезисы двух антагонистических парадигм, связанных рядом логических и экспериментальных оснований, в два хорошо выделяющихся альтернативных концептуальных комплекса. Пока мы даем лишь их предварительный абрис, но отметим, что в перспективе за ними огромное исследовательское поле как для изучения *Homo sapiens*, так и для таксономической биологии.

Политипическая парадигма

1. Популяции *Homo sapiens* имеют по меньшей мере одну негеографическую политипическую структурированность – распадаются на морфопсихологические комплексы, связанные коррелятивно. Они более или менее соответствуют типам, выделенным исследованиями Кречмера и Шелдона. Такую структурированность предвидел еще в конце XVIII в. Иммануил Кант. При наличии наследственного негеографического политипизма большую роль в поддержании (или разрушении) соответствующей структурированности может играть внутригрупповое (или внегрупповое) скрещивание, половой отбор. Предпочтительность или непредпочтительность тех или иных стереотипов может проявляться в зависимости от тех или иных событий раннего детства, а сама реакция – определяться как характером ситуации, так и врожденными задатками, а не только тяготением к представителям своей группы.

2. Названная структурированность за счет ограниченности межгрупповой конкуренции должна несколько снижать напряженность в социуме и способствовать его большему благополу-

чию в целом. По сути, это реализация подлинной социальности.

3. При всем желании реализовать те или иные евгенические программы наличие структурированности (негеографического политипизма) популяции *Homo sapiens* означает, что такие программы неприемлемы для практической реализации. Признаки, которые представляются полезными для одного структурного типа, для другого, скорее всего, оказались бы вредными. К тому же хорошо известно, что реализация столь радикальных программ на практике может идти совсем не по запланированному руслу и вести к непредсказуемым результатам. На основании изложенных соображений можно заключить, что идея фактической замены имеющего место (хоть и с ограничениями) естественного отбора внутри вида *Homo sapiens* на искусственный (на примере домашних животных показано, что это чревато снижением жизнеспособности в естественных условиях) должна быть отвергнута как нецелесообразная и опасная при ее реализации. Это не противоречит возможным медицинским корректировкам в отдельных необходимых случаях.

4. Учитывая права граждан, нельзя ограничивать личный выбор направления развития, социального дрейфа, возможны лишь общие установочные рекомендации. Многие решаются селекцией, связанной с той или иной структуризацией социума. Особое значение для его благополучия имеет адекватный выбор основного направления специализации в индивидуальном развитии способностей.

5. Общие установления (включая меры «здорового образа жизни», «общего гармоничного развития», образования, медицины и т.д.) должны особенно серьезно учитывать дифференциальный характер, политипичность вида. Должно уделяться большое внимание поддержанию толерантности между такими группами. Целесообразно оказание немногочисленным группам особой поддержки со стороны структур, призванных формировать такую толерантность.

6. К вопросам географической (расовой или национальной) политипической структуры следует относиться с такой же мерой толерантности, с какой мы относимся к наличию различных групп крови с их неодинаковой частотой в разных географических точках планеты.

7. Доказательства негеографической политипической структуры (и не только те, что рассмо-

трены в данной статье) с особой остротой ставят чисто таксономический вопрос о реальности субспецифических таксонов (подвидов и т.д.) в биологической систематике. Так, в известной статье, в которой, наверное, особенно решительно отрицается реальность подвидов (Терентьев, 1968)³, доказательства сводятся к наличию в первую очередь континуума значений одного признака.

Любые попытки разорвать континуум искусственны и находятся за пределами правильного отражения реальности. Это порождает и практические несуразицы: как, например, охранять какой-то нуждающийся в том вид, если мы утвердим охрану подвида, а не вида. Где «соорудить» виртуальную стену, чтобы заниматься охраной по одну сторону от нее?! Мозаичность распространения значений признаков, связанная с политипической структурой вида, накладывающаяся на географическую изменчивость, еще больше доказывает положение, защищаемое Терентьевым. Работая в свое время над курсовой студенческой работой, я намеревался описать один подвид, но отказался от этой идеи, изучив названную статью Терентьева, рекомендованную мне моим Учителем – классиком теоретической систематики Е.С. Смирновым (1898–1977). В самом большом семействе насекомых чешуекрылых – в совках (Noctuidae) – автор каталога мировой фауны (Poole, 1989) чисто технически (можно сказать: автоматически) свел все таксоны, имевшие подвидовой ранг, в синонимы. А совков в мире около 36 000 видов! И систематики, и сама биологическая номенклатура благополучно пережили эту реформу. Обращает на себя внимание и тот факт, что стремление к описанию подвидов особенно проявляют биологи, объекты которых совершают значительные миграции – перемещения, при которых географическая структурированность распространения морфотипов должна была бы быть наименее выраженной.

Ввиду распространенности описания таксонов подвидового ранга в изданиях кодекса зоологической номенклатуры подвид принят как таксон такой же «юридической силы», как вид (в отличие от экотипа). Вместе с тем справедливо указывается на то, что даже вопрос о наследственном характере признака или признаков, по которым выделяются подвиды, авторами подвидов может и не исследоваться. В то же время для таксона видового ранга это принимается однозначно: об этом свидетельствует критерий репродуктивной

³ Павел Викторович Терентьев (1903–1970) – один из основателей современной систематики с применением биометрии.

изоляции видов, в частности находящий отражение в распространенном «сильном» морфологическом принципе ключа и замка, применительно к гениталиям насекомых. На эту проблему указывается, например, в статье к 100-летию известного зоолога А.П. Кузюкина (Мазин, 2016). Здесь утверждается, что А.П. Кузюкин (1915–1988), ученики которого трудились и трудятся в системе педагогических университетов, на практике противостоял «подвидоописательству». Таким образом, в отечественной зоологии в оппозиции к названному варианту, так называемому «дробительству» таксонов, параллельно выступали две влиятельные отечественные школы в теоретической и практической систематике. Если кому-то не нравится распространенный термин «дробительство», назовем эту тенденцию «наносистематикой», или средством «распыления» того, что имеется в наличии. Нередко подвид, введенный в обиход, на практике затем приобретает статус вида. Это означает, что описание нового подвида совершали из желания ввести таксон в номенклатуру, не располагая при этом доказательствами, вид это или какое-либо проявление внутривидовой изменчивости, т.е. смешиваются совершенно разные сущности. Думается, что необходимо хотя бы исключение из кодекса процедуры придания номинальному таксону подвигового ранга статуса вида. Это бы несколько умеряло «стремление к называнию» (*Namengebetei*), против которого так решительно восставал еще один из классиков энтомологии Н.Я. Кузнецов (1912). Его статья полезна не только энтомологам, но и некоторым «созерцателям слонов и страусиных яиц», которые обычно свысока смотрят на энтомологический микромир, масштабы и расчеты у них иные. Кузнецов считал тенденцию *Namengebetei* порождением непрофессионализма и одним из способов создания ажиотажа в коммерческих (коллекционных) группах объектов. Сейчас это не менее очевидно.

Наше время – время после господства парадигмы нумерической таксономии, буквально «утонувшей» в разнообразии систем, обоснованных самыми разными «точными» методами. Сейчас систематика находится в кризисном состоянии, а вместо типологической доминирует другая парадигма – параэволюционная (кладистическая).

Однако *Namengebetei* достигла внушительного распространения и на уровне таксонов рангом выше вида, особенно родовом. Н.Я. Кузнецов, как было отмечено в откликах на его выступление, был довольно желчным человеком, к тому

же в отличие от многих современников-систематиков ориентировался больше на англоязычную науку. Накануне Первой мировой войны он считал, что *Namengebetei* – чисто немецкое явление. Время показало, что это не так. Везде в мире это стремление неукротимо, как будто в этом состоит наука. Конечно, причина в заботе о личном рейтинге в условиях искусственно насаждаемой конкуренции между специалистами по группам.

Итак, согласно политипической модели, существуют некоторые морфо-психологические типы, которые, очевидно, отражают некие центробежные тенденции и функциональную дифференциацию в социуме (популяции). В то же время значительную массу составляют индивиды смешанного типа, составляющие относительно сбалансированную «морфо-психологическую норму». То, что один писатель начала XX в. уподоблял «паюсной икре» общества. Насколько положительна характеристика популяции для себя самой, если доминирует эта монотипическая тенденция, увидим при сравнительном рассмотрении политипической парадигмы с ее альтернативой. Попробуем прикинуть, какова должна быть модель сочетания смешанной нормы с альтернативными типами в контексте социального дрейфа. Думается, что «висцеротонический» тип должен иметь особое тяготение к продвижению по вертикальной оси дрейфа. Кто-то перемещается в верхи, кто-то спускается в низы. Как говорится, «движение – всё». Идет процесс смены. Это перемещение связано с конкурентными отношениями в рамках соматотипа. Есть, однако, индивиды, которые в силу своих вполне положительных особенностей не могут пасть вниз, но и не стремятся взмыть вверх, так как приспособлены к иному – готовы отдаваться сполна физической или умственной деятельности. Их можно наглядно представить как расположенных по обе стороны от вертикальной транзитной зоны, справа и слева от некоей смешанной (промежуточной) по двум коренным качествам нормы. Представители этих типов совершенствуются в своих двух альтернативных направлениях. Таким образом, построенная модель в своей наглядности имеет некий крестообразный вид. Многие социальные процессы можно себе представить как проявление разных тенденций в этой модели. Нам думается, что какие-то формы аналогичных функциональных типов могли бы встретиться и среди чисто зоологических объектов с проявлением социальных тенденций. Достоинства в практическом смысле коренного разделения популяций по

функциональной специализации особей хорошо известны, например, по наличию каст у некоторых насекомых. Причем, в отличие от рассматриваемого в статье вида, некоторые «типы» генеративно вполне изолированы. У *Homo sapiens* очевидны те или иные групповые предпочтения, оказывающие влияние на структуру «крестообразной» модели.

Монотипическая («эгалитаристская») парадигма

1. В центре этой парадигмы принципиальная морфопсихологическая однородность адаптивных возможностей представителей таксона, социума. Реальность более или менее локализованных географически рас, разумеется, не отрицается, но симпатрической дифференцированности каждой из них и большому значению таких структур для вида внимания не уделяется.

2. Фактически подразумевается в тех или иных формах так называемая Гоббсова война всех против всех, т.е. принимается сильно устаревший вариант дарвинизма, который когда-то лежал в основе представлений социал-дарвинистов.

3. В рамках парадигмы вполне возможно и существование brutальных евгенических доктрин, подразумевающих *de facto* искусственный отбор по программам с непредсказуемыми результатами.

Исследование частично поддержано научно-исследовательским проектом Научно-Исследовательского Зоологического музея МГУ АААА-А16-116021660077-3.

4. Не придается принципиального значения вопросу о выборе направления развития личности и социальном дрейфе.

5. Общие установления (включая меры «здорового образа жизни», «общего гармоничного развития», образования, медицины и т.д.) не учитывают или недостаточно учитывают дифференциальный характер, политипичность вида *Homo sapiens*.

6. На фоне этой парадигмы порой возникают идеи, далекие от идей толерантности в вопросах географической (расовой или национальной) политипической структуры.

7. Вопрос о внутривидовой таксономической структурированности не рассматривается, но зато игнорируются и самые убедительные аргументы против придания таксономического статуса некоторым проявлениям географической изменчивости.

Мне представляется гораздо более перспективной в качестве ориентира первая парадигма. В то же время приходится с грустью признать, что вторая распространена и пользуется значительной популярностью, что вовсе не к благу. Но, как учил один известный философ, вопреки общим веяниям и устремлениям, все же стоит держаться более убедительной парадигмы. В данном случае это политипическая парадигма.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Гальтон Ф. Наследственность таланта. Законы и последствия. М., 1996. 271 с. [*Gal'ton F. Nasledstvennost' talanta. Zakony i posledstviya*. М., 1996. 271 s.].
- Глас Дж., Стэнли Дж. Статистические методы в педагогике и психологии. М., 1976. 496 с. [*Glas Dj., Stenli Dj. Statisticheskie metody v pedagogike i psikhologii*. М., 1976. 496 s.].
- Завадский К.М. Вид и видообразование. Л., 1968. 404 с. [*Zavadskij K.M. Vid i vidoobrazovanie*. L., 1968. 404 s.].
- Кант И. Соч. в 6 тт. Т. 6. Ч. 2. М., 1965. С. 384–385 [*Kant I. Soch. v 6 tt. T. 6. Ch. 2*. М., 1965. S. 384–385].
- Кант И. Соч. в 6 тт. Т. 6. Ч. 1. М., 1966. 743 с. [*Kant I. Soch. v 6 tt. T. 6. Ch. 1*. М., 1966. 743 s.].
- Кречмер Э. Строение тела и характер. М., 1995. 608 с. [*Krechmer E. Stroenie tela i kharakter*. М., 1995. 608 s.].
- Кузнецов Н.Я. О стремлении к называнию как одном из течений в энтомологической литературе (Namengeberei немцев) // Энтомологическое обозрение. 1912. Т. XII. № 2. С. 256–276. [*Kuznetsov N.Ya. O stremlenii k nazyvaniyu kak odnom iz techenij v entomologicheskoy literature (Namengeberei nemtsev) // Entomologicheskoe obozrenie*. 1912. T. XII. № 2. S. 256–276].
- Ломброзо Ц. Гениальность и помешательство. Параллель между великими людьми и помешанными. СПб., 1892. 254 с. [*Lombrozo Ts. Genialnost' i pomeshatel'stvo. Parallel' mezhdru velikimi lyud'mi i pomeshannymi*. SPb., 1892. 254 s.].
- Мазин Л.Н. Ученый, практик, педагог. К 100-летию со дня рождения А.П. Кузякина // Биология в школе. 2016. № 3. С. 25–34 [*Mazin L.N. Uchenyj, praktik, pedagog. K 100-letiyu so dnya rozhdeniya A.P. Kuzyakina // Biologia v shkole*. 2016. № 3. S. 25–34].
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968. 597 с. [*Majr E. Zoologicheskij vid i evolutsiya*. М., 1968. 597 s.].
- Песталоцци И.Г. Избранные педагогические сочинения в 2 тт. Т. 2. М., 1981. С. 209–416 [*Pestalotstsi I.G. Isbrannnye pedagogicheskie sochineniya v 2 tt. T. 2*. М., 1981. S. 209–416].
- Пирсон К. Грамматика науки. СПб., 1899. 655 с. [*Pirson K. Grammatika nauki*. SPb., 1899. 655 s.].

- Психология и психоанализ характера. Хрестоматия по психологии и типологии характеров (редактор-составитель Д.Я. Райгородский). Самара, 2002. 640 с. [Psikhologiya i psikhoanaliz kharaktera. Khrestomatiya po psikhologii i tipologii kharakterov (redactor-sostavitel D.Ya. Rajgorodskij). Samara, 2002. 640 s.]
- Роббер М.-А., Тильман Ф. Психология индивида и группы. М., 1988. 256 с. [Robber M.-A., Til'man F. Psikhologiya individa i gruppu. M., 1988. 256 s.]
- Руссо Ж.-Ж. Трактаты. М., 1969. 703 с. [Russo J.-J. Traktaty. M., 1969. 703 s.]
- Рыбин В.А. Нравственно-гуманистическая педагогика Нового времени. М., 2006. 456 с. [Rybin V.A. Nравstvenno-gumanisticheskaya pedagogika Novogo vremeni. M., 2006. 456 s.]
- Терентьев П.В. В защиту вида как конечного таксона // Зоол. журн. 1968. Т. 47. Вып. 6. С. 887–900 [Terent'ev P.V. V zashchitu vida kak konechnogo taksona // Zool. zhurn. 1968. T. 47. Vyp. 6. S. 887–900].
- Харрисон Дж., Уайнер Дж., Таннер Дж., Барникот Н. Биология человека. Под ред. В.В. Бунака. М., 1968. 440 с. [Kharrison Dj., Uajner Dj., Tanner Dj., Barnikot N. Biologiya cheloveka. Pod red. V.V. Bunaka. M., 1968. 440 s.]
- Эфроимсон В.П. Генетика этики и эстетики. СПб., 1995. 288 с. [Efroimson V.P. Genetika etiki i estetiki. SPb., 1995. 288 s.]
- Sheldon W.H., with the collaboration of Stevens S.S. The varieties of temperament. A psychology of constitutional differences. N.Y.– L., 1945. 520 p.

Поступила в редакцию / Received 25.02.2015

Принята к публикации / Accepted 17.03.2016

COMMEMORATING THE ANNIVERSARY OF THE POLYTYPIC CONCEPTION OF ONE LINNAEAN SPECIES

*A.V. Sviridov*¹

In connection with the anniversaries of basic biosociological works from E. Kretschmer and W.H. Sheldon (2016 and 2017 years) author consider two late paradigms, which designate two alternative ideological lines in relation to biological species, – polytypic and monotypic paradigms, impact of it on sociological opinions conformably to species *Homo sapiens*, and consequences for the biologist-taxonomist.

Key words: polytypic species, monotypic species, researches of Kretschmer–Sheldon, prehistory of it, infraspecific structure, subspecies.

Acknowledgement. This article is prepared partly from the research project of the Zoological Museum of the Moscow Lomonosov State University AAAA-A16-116021660077-3.

¹ Sviridov Andrej Valentinovich, senior scientist, Honorary Scientist of Lomonosov MSU, Scientific-research Zoological Museum of MSU (Sviridov@zmmu.msu.ru).

УДК 599.323.6, 575.858, 591.5, 591.9

МЕХАНИЗМЫ ХРОСОМНОЙ ЭВОЛЮЦИИ СЛЕПЫШЕЙ КОМПЛЕКСА *NANNOSPALAX EHRENBERGI*: ИТОГИ ИССЛЕДОВАНИЙ И ПЕРСПЕКТИВЫ

А.А. Плетенев¹

Род малых слепышей *Nannospalax* уже многие десятилетия является модельным объектом для изучения видообразования. Для каждого из трех видов этого рода существует большое количество аллопатричных и парапатричных кариоморф, которые предположительно слабо гибридизуются. Эвиатар Нево, считая большинство этих кариоморф самостоятельными видами, предложил модель их видообразования на основе хромосомных перестроек, а именно разделения метацентричных хромосом на акроцентричные. В данной работе проводится критический анализ модели Нево, ее проверка на соответствие имеющимся результатам генетических исследований в данной области. Проведенный анализ позволяет сделать вывод, что модель видообразования слепышей, предложенная Нево с соавторами, не находит серьезных подтверждений. В частности, она не соответствует построенным филогенетическим деревьям для кариоморф *Nannospalax*.

Ключевые слова: хромосомные расы, слепыши, *Nannospalax*, видообразование.

Формирование и устойчивое поддержание хромосомных рас представляет собой одну из интереснейших загадок современной зоологии. Несмотря на то, что этой проблеме посвящено много исследований, механизмы формирования и последующей репродуктивной изоляции хромосомных рас у млекопитающих до конца так и не выяснены. В данной работе эта проблема рассматривается на примере представителей рода малых слепышей *Nannospalax*. Так называемые малые слепыши в последнее время все чаще рассматриваются в пределах самостоятельного рода *Nannospalax* Palmer, 1903, выделенного Палмером еще в 1903 г. [Musser, Carleton, 2005; здесь и далее], в классических таксономических сводках их обычно включают в состав рода *Spalax* Guldenstaedt, 1770. Представители рода *Nannospalax* – некрупные животные, ведущие подземный образ жизни. На сегодняшний день род насчитывает три вида: *N. leucodon*, *N. xanthodon* (syn. *nehringi*) и *N. ehrenbergi*, населяющих Юго-Восточную Европу, Малую Азию и Ближний Восток.

Слепыши ведут роющий образ жизни, перемещаясь в поисках корма (в основном подземных частей растений) по прорытым ими под землей тоннелям (рытье осуществляется преимущественно зубами) [Kryštufek, Vochralik, 2009; здесь

и далее]. Они крайне редко выходят на поверхность и имеют сравнительно небольшие индивидуальные участки, на которых держатся в течение всей жизни. Расселение слепышей осуществляется очень медленно. Еще больше оно затрудняется в случае наличия барьеров, таких как обширные леса или болота, которые лишены корма и/или недоступны для рытья.

Поиск полового партнера для спаривания осуществляется самцом на территориях, ближайших к его участку. В период гона самцы прорывают длинные прямые брачные ходы, которые при удачном стечении обстоятельств приводят их на территории самок. Самки слепышей становятся половозрелыми на второй сезон, в большинстве случаев размножение происходит раз в сезон. Приплод состоит из 2–4 детенышей. Так как большинство самок живут не более 3 лет, самка за свою жизнь приносит не более двух приплодов. Небольшая продолжительность жизни в сочетании с низкой плодовитостью предполагает высокую выживаемость потомства, т.е. реализацию своеобразной К-стратегии [Nevo, 2013]. Через 2 месяца после рождения неполовозрелые особи покидают мать [Kryštufek, Vochralik, 2009; здесь и далее]. Проведенные в неволе эксперименты показывают, что главным фактором, способствующим расселению, является рост агрессии между

¹ Плетенев Антон Анатольевич – магистрант биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, кафедра зоологии позвоночных (aapletenev@yandex.ru).

ювенильными особями одного выводка [Zurі, Terkel, 1998]. При этом расселение происходит либо подземным (сеголетки роют продолжение туннеля матери, а потом закупоривают его), либо, если соседние территории заняты или непригодны для жизни, надземным образом.

N. leucodon, *N. xanthodon* и *N. ehrenbergi* уже многие десятилетия привлекают биологов-эволюционистов. Это связано с тем, что для каждого вида существует много кариоморф (cytotypes) или так называемых хромосомных рас [Kryštufek, Vochralik, 2009; здесь и далее]. Каждая хромосомная раса характеризуется специфическим числом хромосом в диплоидном наборе ($2n$) и/или фундаментальным числом (числом плеч хромосом, NF). У *N. leucodon* насчитывается более 29 кариоморф ($2n = 46-58$, NF = 72-94), у *N. xanthodon* – более 28 ($2n = 36-60$, NF = 64-84), у *N. ehrenbergi* – более 12 ($2n = 48-60$, NF = 62-86) [Kryštufek, Vochralik, 2009; Nevo, Ivanitskaya, Beiles, 2001]. Интересно, что у пяти видов рода слепышей *Spalax* (обитающих в Восточной Европе и Северном Прикаспии), хромосомных рас фактически не выявлено: у *S. microphthalmus* $2n = 60$, NF = 116-120, у *S. graecus*, *S. arenarius*, *S. giganteus* и *S. polonicus* хромосомный набор идентичен ($2n = 62$ и NF = 124).

У полевков, мышовок, бурозубок и многих других видов мелких млекопитающих также выявлено большое число хромосомных рас, но у большинства из них наблюдается существенная доля гибридизации между расами [Баскевич, Опарин, Сапельников, 2010; Баскевич и др., 2010; Орлов и др., 2010; Булатова, Щипанов, Павлова, 2010]. Для *N. leucodon*, *N. xanthodon* и *N. ehrenbergi* симпатрия обнаружена только у ряда кариоморф *N. leucodon*, остальные хромосомные расы либо аллопатричны, либо парапатричны [здесь и далее: Kryštufek, Vochralik, 2009; Nevo, Ivanitskaya, Beiles, 2001]. Но даже для симпатричных хромосомных рас *N. leucodon* гибридизация до сих пор не выявлена, а для парапатричных кариоморф *N. ehrenbergi* выявлены лишь узкие гибридные зоны (0,7-2,8 км) [Nevo, Ivanitskaya, Beiles, 2001], несмотря на то, что ареалы многих кариоморф граничат друг с другом и не отделены значимыми экологическими барьерами. Таким образом, морфологически неразличимые хромосомные расы во многом ведут себя как отдельные виды, у которых существуют механизмы, препятствующие гибридизации и обмену генов, а также способствующие их пространственной обособленности.

В связи с вышесказанным среди большинства исследователей слепышей утвердилось мнение,

что *N. leucodon*, *N. xanthodon* и *N. ehrenbergi* в действительности являются надвидами (superspecies), состоящими из многочисленных географически викарирующих видов [Kryštufek, Vochralik, 2009; Nevo, Ivanitskaya, Beiles, 2001]. Каждый из видов-двойников предположительно соответствует либо одной, либо нескольким родственным кариоморфам. Таким образом, данные надвиды рода слепышей являются интересным модельным объектом для изучения видообразования у млекопитающих и роли хромосомной изменчивости в этом процессе. В данной работе делается попытка обобщить результаты исследований в этой области.

Гипотеза Эвиатара Нево: Расширение ареала посредством хромосомного видообразования слепышей

Наиболее разработанная теория, объясняющая возникновение и существование хромосомных рас у слепышей, принадлежит Эвиатару Нево, который вместе с коллегами с 60-х годов XX в. проводил много исследований по данной проблеме. Результаты этих работ обобщены в публикации [Nevo et al., 2001]. Важно отметить, что теоретическая модель хромосомного видообразования слепышей была сформулирована еще в конце 80-х – начале 90-х годов на основании исследования израильских кариоморф *N. ehrenbergi* и в дальнейшем не претерпела существенных изменений.

Теоретическую модель можно изложить следующим образом [Nevo, Ivanitskaya, Beiles, 2001]. Нево предполагает, что исходная кариоморфа слепышей, характеризовалась наименьшим из известных сейчас числом хромосом ($2n = 38$). По мере расселения слепышей и изменения условий обитания происходило перипатрическое образование (из крайних изолятов популяции) новых кариоморф, обладающих большим диплоидным набором ($2n$) и измененным (во многих случаях) числом хромосомных плеч (NF). Увеличение диплоидного набора хромосом происходило в результате разделения двуплечей хромосомы на две акроцентрические. Изменение NF происходило за счет периферической инверсии (инверсия – это отрыв участка хромосомы и поворот его на 180°; периферическая инверсия захватывает центромеру, а парацентрическая – нет), медиального смещения (так называемое смещение центромеры (shift) происходит чаще всего в результате активации латентной центромеры) центромеры в акроцентрической хромосоме, в результате чего она становилась двуплечей, и обратного процес-

са. Сравнивая кариотипы представителей различных израильских кариоморф *N. ehrenbergi* ($2n = 52$, $2n = 54$, $2n = 58$, $2n = 60$), Нево с соавторами показал, что у кариоморф с большим числом хромосом пара акроцентрических хромосом соответствует одной из метацентрических хромосом у кариоморф с меньшим диплоидным набором. Также было отмечено разное положение центрального участка у похожих хромосом разных кариоморф.

Нево с соавторами предположил, что адаптивное преимущество при большем значении $2n$ связано с увеличением variability генетического материала в гаметах за счет повышения числа комбинаций при расхождении хромосом в мейозе, а возможно, и числа нетерминальных хиазм при кроссинговере. В исходных условиях местообитания популяции такая генетическая variability является нежелательной, так как повышает вероятность появления неприспособленных особей. Однако на окраинах ареала, где условия обитания менее пригодны для исходной кариоморфы (условия стресса), увеличение variability повышает вероятность появления генотипа, обеспечивающего большую приспособленность к новым условиям среды. Нево предполагает, что такая модель видообразования характерна для многих видов млекопитающих, а возможно, и для других таксонов животных и растений.

Как предположил Нево, в случае слепышей образование кариоморф обусловлено подземным образом жизни. С этим связана относительно низкая мобильность взрослых и небольшие дистанции расселения молодых особей, что в совокупности обеспечивает низкую скорость обмена генами между субпопуляциями [Nevo, Ivanitskaya, Beiles, 2001]. Также во многих случаях у *N. leucodon* и *N. xanthodon* пригодные места обитания распределены дисперсно и отделены друг от друга лесными, водными и горными массивами, а также каменистыми субстратами и периодически подтопляемыми территориями [Kryštufek, Vochralik, 2009]. Все это создает условия для появления небольших изолированных субпопуляций, что в действительности наблюдается у слепышей. В таких изолятах закрепление хромосомных перестроек более вероятно в связи с высокой вероятностью инбридинга [Nevo, Ivanitskaya, Beiles, 2001; Bush et al., 1977]. У новой кариоморфы с разделившейся метацентрической хромосомой гены, находящиеся по разные стороны от точки разрыва, начинают комбинироваться в мейозе уже не по закону кроссинговера, а по закону независимого расщепления хромосом.

Как уже было сказано, результатом этого становится повышение variability генетического материала в гаметах, а именно увеличение сочетаний аллельных наборов в двух вновь появившихся акроцентрических хромосомах. Соответственно появляется больше материала для отбора и, в конце концов, происходит закрепление того аллельного набора (сочетания акроцентрических хромосом), который способствует выживанию в новых условиях. В дальнейшем за счет большей приспособленности происходит расширение ареала новой кариоморфы и впоследствии возможна ее встреча с исходной хромосомной расой. При этом Нево с соавторами постулировали необходимость быстрого формирования постмейотической репродуктивной изоляции между двумя родственными расами за счет различий в $2n$ и NF, чтобы закрепленные в новой кариоморфе «ценные» сочетания генов или же комбинации хромосом не размывались [Nevo, Ivanitskaya, Beiles, 2001; Nevo et al., 2000].

Однако остается непонятным, почему Нево упирает на репродуктивную изоляцию, как необходимое условие в данной модели. Ведь если ценная комбинация двух акроцентрических хромосом новой кариоморфы соответствует метацентрической хромосоме исходной расы, то жизнеспособные гибриды этих рас в любом случае будут наследовать или сразу две акроцентрические хромосомы или ни одной из них, т.е. размытия ценного комплекса генов происходить не будет. И если комбинация двух акроцентрических хромосом настолько ценна для выживания в данном географическом регионе, то она будет распространяться в исходной расе, меняя таким образом ее диплоидный набор. В то же время отсутствие необходимости репродуктивной изоляции не означает, что такой изоляции в реальности не происходит. Так, попытки скрещивания разных балканских кариоморф *Spalax leucodon* оказались неудачными, в то время как особи из отдаленных регионов с одинаковым диплоидным набором давали жизнеспособное потомство [Nevo, Ivanitskaya, Beiles, 2001].

Необходимо отметить, что модель видообразования у слепышей Нево основана на более общей теоретической гипотезе, объясняющей быстрые темпы видообразования у млекопитающих хромосомными перестройками, обеспечивающими репродуктивную изоляцию небольших субпопуляций. В частности Буш с соавторами [Bush et al., 1977] нашли прямую зависимость между скоростью хромосомных перестроек и скоростью видообразования у различных отрядов млекопита-

ющих. Однако Кинг [King, 1987] подверг подобные исследования критике в связи с тем, что в них не разграничивались хромосомные перестройки, которые способствуют и не способствуют репродуктивной изоляции. Ряд новейших теоретических подходов к этой проблеме вообще содержат отказ от простого объяснения значения хромосомных перестроек как механизма репродуктивной изоляции [здесь и далее: Fagía, Navago, 2010]. Взамен им приходят модели (в частности модель Киркпатрика–Бартона), в которых функцией хромосомных перестроек является защита возникшего недавно в субпопуляции «ценного» сочетания аллелей нескольких генов (супергена), расположенных на одной хромосоме, от «распада» в случае гибридизации с особью, не имеющей данного «ценного» комплекса. Такой распад возможен при мейотической рекомбинации гомологичных хромосом (одна имеет суперген, другая не имеет) у гибрида. Однако если эти хромосомы отличаются перестройками (например, перичентрической инверсией), то рекомбинация гомологичных хромосом в локусах, в которых произошла перестройка, значительно менее вероятна и распада аллельного комплекса не произойдет; его будет нести половина гамет гибрида. Таким образом, для закрепления комбинаций мутаций в комплексе генов, полезных для одной субпопуляции и вредных для другой, не требуется репродуктивной изоляции. Модель Наварро–Бартона, дополняющая модель Киркпатрика–Бартона, предполагает, что при накоплении генетических различий в локусах, в которых произошла хромосомная перестройка, в какой-то момент возникает репродуктивная изоляция между кариоморфами. Модель Киркпатрика–Бартона получила эмпирическое подтверждение у некоторых насекомых (*Drosophila*, *Rhagoletis*), растений (*Helianthus*) и у ряда насекомоядных (*Sorex araneus*) [Basset, 2006; Feder, 2005; Noor et al., 2001; Rieseberg, 2001]. Для многих из данных видов доказана постмейотическая и презиготическая репродуктивная изоляция (стерильность и нежизнеспособность гибридов), которая связана с генами, находящимися в инвертированных регионах. Так, у *Drosophila* в локусах, где произошла инверсия, располагаются гены, которые вносят вклад в стерильность и нежизнеспособность гибридов, в успех спаривания самца и в брачные предпочтения самки [Noor et al., 2001].

Таким образом, новая теоретическая концепция роли хромосомных перестроек в видообразовании не слишком согласуется с логикой модели видообразования у слепышей по [Nevo,

Ivanitskaya, Beiles, 2001]. Принципиальным отличием двух подходов является оценка роли хромосомных перестроек: в модели Киркпатрика–Бартона они способствуют снижению вариабельности, в модели Нево – увеличению. Кроме того, в модели Киркпатрика–Бартона первичны «мягкие» сбалансированные перестройки хромосом, не приводящие к репродуктивной изоляции. Поэтому в модели Киркпатрика–Бартона предполагается не перипатрическое видообразование, как в модели Нево, а парапатрическое. Необходимо отметить, что мягкими являются не только перестройки, изменяющие положение отдельных частей внутри хромосомы (в частности перичентрические инверсии), но и многие перестройки, приводящие к изменению числа хромосом, но не дестабилизирующие мейоз [King, 1987]. Согласно Кингу [King, 1987], центрическое разделение хромосом, предполагаемое Нево у слепышей, потенциально является перестройкой несбалансированной, т.е. способствующей репродуктивной изоляции.

Необходимо отметить, что модель Киркпатрика–Бартона не объясняет причины изменения диплоидного набора у хромосомных рас. В рамках этой модели робертсоновские перестройки являются не обязательными для видообразования, а возможно и нежелательными. Таким образом, модель Киркпатрика–Бартона никак не объясняет роли изменения числа хромосом у разных популяций, а значит, ее невозможно применять для анализа хромосомных рас слепышей.

Нево [Nevo, Ivanitskaya, Beiles, 2001] признает отличие предпосылок своей концепции от моделей, похожих на модель Киркпатрика–Бартона. В свою пользу он приводит результаты десятилетних исследований по слепышам, доказывающих валидность своей модели. В настоящей работе была сделана попытка проанализировать соответствие этих результатов теоретическим следствиям модели Нево.

Эмпирические подтверждения гипотезы Нево

Из модели Нево можно выделить проверяемые следствия.

1. Пространственное распределение кариоморф должно быть следующим: по мере увеличения стрессующих условий внешней среды (увеличения отличий от исходной среды обитания) должен расти диплоидный набор хромосом ($2n$).

2. Каждая хромосомная раса должна быть приспособлена к своей среде обитания больше, чем к среде обитания соседней кариоморфы. При этом различия в приспособленности должны объясняться генетически.

3. У недавно возникших кариоморф внутригрупповая генетическая вариабельность должна быть выше, чем у родительской кариоморфы. Отметим, что повышенная вариативность аллелей должна отмечаться только в локусах, подвергшихся недавней робертсоновской перестройке, т.е. в акроцентрических хромосомах, которые получились при разделении метацентрика.

4. Среди пространственно соседних кариоморф должны наблюдаться следующие закономерности. Хромосомные расы с более близким диплоидным набором хромосом должны быть более близки генетически. При этом на филогенетических деревьях кариоморфы с меньшим количеством хромосом должны быть базальными таксонами по отношению к кариоморфам с большим количеством хромосом.

Географическое распределение хромосомных рас слепышей

Первые исследования Нево проводил в Израиле. Как уже было сказано, в Израиле обитают четыре кариоморфы ($2n = 52$, $NF = 84$; $2n = 54$, $NF = 82$; $2n = 58$, $NF = 76$; $2n = 60$, $NF = 76$), которые Нево и соавторы предложили считать отдельными видами *Spalax galili*, *S. golani*, *S. carmeli* и *S. judaei* соответственно (рис. 1). Было высказано предположение, что каждая из кариоморф соответствует разным климатическим условиям. *Spalax galili* ($2n = 52$), обитающий на северном средиземноморском побережье Израиля, живет в относительно холодном и влажном климате, *S. golani* ($2n = 54$), обитающий на той же широте, но в удалении от побережья, – в холодном и полусухом климате. Более южный вид *S. carmeli* ($2n = 58$) живет в теплом и влажном климате, а самый южный вид Израиля *S. judaei* ($2n = 60$), проникающий и в Северную Африку, – в теплом и сухом климате.

Именно на израильских слепышах и была сформулирована модель Нево. Он предположил, что нарастание стрессующего климатического воздействия на слепышей положительно коррелирует с градиентом аридности и что форма с исходным кариотипом обитала в южной Турции. Таким образом, чем сильнее возрастала аридность климата по мере распространения, тем больше становился диплоидный набор ($2n$) *N. ehrenbergi*. Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена показали значимую положительную зависимость между числом хромосом у кариоморфы и температурой в данной зоне и отрицательную между числом хромосом и количеством осадков, а так-



Рис. 1. Распределение кариоморф *S. ehrenbergi* в Израиле [по: Nevo, Ivanitskaya, Beiles, 2001, с изменениями]. Пунктирными линиями обозначены границы распространения кариоморф, числа в кружочках – диплоидный хромосомный набор кариоморф

же количеством дождливых дней в году и индексом увлажнения Торнтуэйта. Считается, что коэффициент ранговой корреляции Спирмена можно использовать только в том случае, если есть 5 и более рангов. В нашем случае рангов (т.е. кариоморф) анализировалось лишь 4. Кроме того, не по всем показателям среды все кариоморфы четко ранжируются по предложенной теоретической схеме. Только с помощью дискриминантного анализа авторам удалось построить пространство, в котором популяции разных кариоморф разделяются по климатическим параметрам [Nevo, Ivanitskaya, Beiles, 2001].

Необходимо отметить, что в южной Турции и Иордании, где также обитает *N. ehrenbergi*, такой четкой корреляции между числом хромосом и уровнем аридности не просматривается. В Иордании обитают слепыши только с $2n = 60$, в связи с чем предполагается, что на данной территории модель видообразования была другой [Nevo et al.,

2000]. Возможно, что дальнейшему увеличению числа хромосом у слепышей (выше $2n = 60$) препятствуют какие-то физиологические или генетические факторы. В южной Турции число хромосом у кариоморф *N. ehrenbergi* убывает по мере отдаления от Средиземного моря и нарастания условий аридности: на побережье обитают кариоморфы $2n = 56$ и $2n = 58$, восточнее – $2n = 52$ [Nevo et al., 1994].

Хромосомная эволюция и формообразование слепышей Турции, по мнению Нево, проходили по тому же сценарию, что и эволюция слепышей Израиля, т.е. число хромосом положительно коррелирует с уровнем аридности [Nevo et al., 1994; Nevo, Ivanitskaya, Beiles, 2001] (рис. 2). Логические рассуждения при этом следующие: на периферии Анатолии, где климат более гумидный, наблюдаются кариоморфы с меньшим числом хромосом ($2n = 38$, $2n = 50$, $2n = 54$), а в центральной части, где климат более сухой, диплоидный набор заметно выше ($2n = 60$, $2n = 62$). Поэтому возникла гипотеза, что заселение Малой Азии видом *N. xanthodon* происходило от средиземноморского побережья в глубь материка, а исходной формой являются кариоморфы $2n = 38$. Однако эти рассуждения не подкреплены расчетом ранговых коэффициентов Спирмена подобно тому, как это было сделано для израильских слепышей [Nevo et al., 1994]. Даже поверхностный анализ распределения хромосомных рас в Турции и соответствующих климатических переменных (рис. 2) не позволяет сделать вывод о статистической достоверности подобной зависимости. Дело в том, что ареал кариоморф $2n = 60$ очень широк, заходит на территории с различным климатом и

перекрывается с кариоморфами, имеющими меньший диплоидный набор. Более свежие данные по распространению кариоморф *N. xanthodon* еще больше расширяют такие перекрытия [Kryštufek, Vochralik, 2009; здесь и далее]. Также важно, что существование в Турции кариоморфы $2n = 62$ впоследствии не подтвердилось.

Необходимо отметить, что высокая степень аридности климата центральной Анатолии, постулируемая Нево и др. [Nevo et al., 1994], является некоторым преувеличением, поскольку там намного более влажный и холодный климат, чем в любой точке Израиля. Поэтому утверждать, что условия центральной Анатолии являются стрессующим местообитанием для слепышей, не совсем корректно. Наоборот, данные [Kryštufek, Vochralik, 2009] указывают на то, что ареал *N. xanthodon* $2n = 60$ является центральным для надвида и характеризуется высокой плотностью и непрерывностью. Популяции маргинальных кариоморф с малым числом $2n$ представляют собой разрозненные сообщества, так как удобные для них местообитания разделяются лесными массивами, горами и подтопляемыми территориями. Можно предположить, что в условиях Малой Азии именно высокая влажность является стрессующим фактором для слепышей. Интересно, что в центральной Анатолии найдены древнейшие (нижний миоцен) останки слепышовых и существуют богатейшие палеонтологические находки более поздних эпох [Kryštufek, Vochralik, 2009; Nevo, Ivanitskaya, Beiles, 2001]. Поэтому нет оснований утверждать, что данный регион является трудноосваиваемым для исходной формы слепышей.



Рис. 2. Распределение *S. xanthodon* (в оригинале *S. leucodon*) и *S. ehrenbergi* в Турции [по: Nevo, Ivanitskaya, Beiles, 2001, с изменениями]. Двойными стрелками обозначен градиент влажности климата

Во многих своих работах Нево также указывает на то, что в распространении рода *Spalax* и на Балканах, и по направлению к России наблюдается закономерность увеличения диплоидного набора [Nevo, Ivanitskaya, Beiles, 2001; Nevo et al., 1994]. Предполагается, что и здесь существует тот же сценарий: по мере удаления от исходного ареала число $2n$ растет. Если говорить о распространении кариоморф *N. leucodon* на Балканах, то какую-либо закономерность здесь уловить сложно. В случае с «российским направлением» такая закономерность в действительности прослеживается: от кариоморфы *N. leucodon* ($2n = 52$ и $2n = 56$) на Карпатах до *S. arenarius* ($2n = 62$) на Урале и в бассейне Дона. При этом, как уже было сказано, на востоке европейского ареала рода *Spalax* диплоидный набор перестает меняться. Возможно, дальнейшее увеличение числа хромосом по какой-то причине становится «невыгодным».

Фенотипические различия кариоморф

Нево с соавторами провели множество лабораторных исследований, пытаясь найти различия в морфологии, физиологии и поведении израильских кариоморф *N. ehrenbergi* [здесь и далее: Nevo, Ivanitskaya, Beiles, 2001]. Хотя в морфологии определенные различия были найдены, они достаточно размыты и сложно интерпретируются с точки зрения приспособленности к специфической среде обитания. Единственный интересный факт связан с тем, что самая южная кариоморфа *S. judaei* ($2n = 60$) оказалась заметно меньше трех других кариоморф по размерам, что помимо генетических различий может объясняться более скудными пищевыми ресурсами в ее местообитаниях. Исследования метаболизма, работы почек, терморегуляции и устойчивости к гипоксии выявили различия, которые во многих случаях действительно можно объяснить разными климатическими условиями обитания. В то же время почти ни в одном тесте не было показано «правильного» ранжирования всех четырех кариоморф. Во многих случаях (метаболизм, концентрация мочи, терморегуляция) значимые отличия удалось получить только для *S. judaei* ($2n = 60$) по сравнению с тремя другими кариоморфами.

Проведен интересный поведенческий лабораторный эксперимент: самкам четырех кариоморф проигрывали брачный крик самцов разных кариоморф. Самки *Spalax galili* ($2n = 52$), *S. golani* ($2n = 54$) и *S. carmeli* ($2n = 58$) предпочитали крик самца своей кариоморфы, а самки *S. judaei* ($2n = 60$) одинаково реагировали на звуки самца своей и чужих кариоморф. В первых трех слу-

чаях предполагается наличие премейотической репродуктивной изоляции, а у *S. judaei* ($2n = 60$) (предположительно самой молодой кариоморфы) этот механизм еще не успел образоваться.

Описанные выше лабораторные тесты проводили над животными, выловленными в дикой природе. Установленные различия можно объяснить не генетикой, а влиянием внешней среды при онтогенезе и формировании поведенческих стереотипов. В работе Бродского с соавторами [Brodsky et al., 2005] выявлены различия в экспрессии генов (на основе анализа мРНК в клетках почки, мозга и т.д.) северных и южных кариоморф, которые можно объяснить разницей в среде обитания (гипоксия в условиях периодического подтопления почвы, дефицит воды и т.д.). Однако такие различия могут быть обусловлены особенностями онтогенеза – зависимостью экспрессии генов от условий развития. Эксперименты по выведению слепышей в неволе дали положительные результаты [Gazit, Terkel, 2000], поэтому сейчас существует возможность провести те же физиологические и цитологические тесты с животными, выращенными в одинаковых условиях с самого рождения.

Внутригрупповая генетическая вариабельность кариоморф

Как уже было отмечено, если гипотеза Нево верна, то вновь образованные кариоморфы будут отличаться большей вариабельностью генома, что связано с повышением числа возможных сочетаний при увеличении числа хромосом. В дальнейшем отбор должен элиминировать особей с «неудачными» компоновками хромосом и вариабельность должна снизиться. Поэтому наиболее четко различия в вариабельности генома должны прослеживаться у предположительно родственных кариоморф. Мы остановимся на проверке именно этой гипотезы: у родственных кариоморф с повышением числа хромосом должна повышаться генетическая вариабельность. Она напрямую вытекает из гипотезы Нево и хорошо применима для близкородственных кариоморф *N. ehrenbergi* в Израиле. В то же время Нево с соавторами формулируют более общий постулат, что генетическая вариабельность повышается с ростом $2n$ [Nevo, Ivanitskaya, Beiles, 2001]. В частности, они получили такой результат для кариоморф *N. xanthodon* в Турции. Но время расхождения филогенетических ветвей этих кариоморф составляет несколько миллионов лет и к тому же они заметно различаются по степени родства. Поэтому, на мой взгляд, полученные результаты для

N. xanthodon не могут являться подтверждением модели Нево.

Нево и соавторы провели множество исследований генетической изменчивости израильских кариоморф *N. ehrenbergi*. В работе Карантх [Karanth et al., 2004] приведены показатели генетического разнообразия для четырех кариоморф в разных участках генома (митохондриальная ДНК; локусы, кодирующие аллостерические ферменты; AFLP-маркеры; произвольно (случайно) амплифицированная полиморфная ДНК (RAPD); микросателлитные локусы (SSR)). Все (кроме AFLP-маркеров) результаты указывают на большую генетическую вариабельность кариоморф с большим диплоидным набором хромосом. Однако во многих случаях различия не слишком существенные. Кроме того, не выявлено ярко выраженного скачка в генетической вариабельности *S. judaei* ($2n = 60$). Предполагается, что это самая молодая по возникновению кариоморфа.

Однако интерпретация результатов данных исследований значительно затруднена. Во-первых, в ряде случаев в качестве единицы для расчета генетического разнообразия берется генетическая последовательность, расположенная на одной хромосоме. Фактически речь идет об аллельной изменчивости отдельных генов, о генофонде. Получаемая оценка генетической изменчивости в популяции не отражает вариабельность комбинаций аллелей. Особенно это касается митохондриальной ДНК, увеличение вариабельности которой с увеличением $2n$ не отразилось в модели.

Во-вторых, в модели Нево предполагается, что новая кариоморфа возникает перипатрически, в изолированной маленькой субпопуляции. Она проходит через бутылочное горлышко, и ее генетическая вариабельность изначально должна быть меньше, чем у родительской кариоморфы. Таким образом, результаты, представленные в [Karanth et al., 2004], ставят под сомнение перипатрический характер образования кариоморф в Израиле.

Стоит также добавить, что для строгой проверки модели необходимо оценивать генетическую вариабельность не по всему геному, а только для комбинаций аллелей генов, расположенных в подвергшихся перестройке хромосомах. Для молодой кариоморфы – это предположительно вновь возникшие акроцентрические хромосомы, для ее родительской кариоморфы – это метацентрическая хромосома, которая гипотетически дала начало этим двум акроцентрикам. Безусловно, технически это очень сложная задача, которая пока еще не решена.

Филогенетические исследования кариоморф

В последнее время вышел целый ряд работ, посвященных филогенетике кариоморф и видов в роде *Spalax* [Karanth et al., 2004; Hadid et al., 2012; Kandemir et al., 2012; Kryštufek et al., 2011]. Результаты их в значительной степени различаются, что может быть связано с использованием разных генетических маркеров, различиями в выборке, а также таксоном, который используют для укоренения дерева. На мой взгляд, наиболее корректной, правда достаточно узкой, является работа [Karanth et al., 2004], где проведено исследование генетической близости на основе микросателлитных локусов популяций *Spalax galili*, *S. golani*, *S. carmeli* и *S. judaei* в Израиле. Всего для исследования было отобрано по 3 популяции каждой кариоморфы, расположенных на удалении друг от друга. В каждой популяции было отобрано 10 особей, и таким образом, были проанализированы данные по 120 особям. Согласно результатам, популяции каждой из кариоморф *Spalax galili*, *S. golani* и *S. judaei* формируют компактные клады. При этом клада популяций *Spalax galili* ($2n = 52$) и популяций *S. golani* ($2n = 54$) формирует обособленную кладу более высокого порядка. Противоречивые результаты получились для популяций *S. carmeli* ($2n = 58$), одна из которых попала в кладу к *S. golani*, другая – к *S. judaei*. Так как авторы пользовались некаротипированным материалом, возможно, что особи из этих двух популяций, причислявшиеся ими к *S. carmeli*, в реальности являлись гибридами. Таким образом, исследование [Karanth et al., 2004] в целом подтверждает для израильских слепышей одно из следствий модели Нево, а именно: кариоморфы с близким диплоидным набором должны быть более близкими родственниками. В то же время необходимо отметить случай *S. carmeli*, где генетическая близость отдельных популяций зависит от ее географической близости к той или иной кариоморфе. Кроме того, характер ветвлений не полностью соответствует предположению Нево об эволюции кариоморф в Израиле, в частности, нет четкого подтверждения, что таксон *Spalax galili* близок к предковому.

В работах [Hadid et al., 2012; Kandemir et al., 2012; Kryštufek et al., 2011] были построены укорененные филогенетические деревья для кариоморф *N. leucodon*, *N. xanthodon* и *N. ehrenbergi*. В результате проведенных исследований получены данные, из которых можно выделить согласующиеся по всем трем работам.

1. Клада *N. ehrenbergi* оказалось базальной к *N. leucodon* и *N. xanthodon*.

2. В кладе *N. ehrenbergi* базальной является кариоморфа $2n = 52$ из континентальной части южной Турции. Это может означать, что исходное местообитание предка *N. leucodon*, *N. xanthodon* и *N. ehrenbergi* находилось именно здесь, а ее кариотип был $2n = 52$, а не $2n = 38$, как предполагается в работе Нево и др. [Nevo et al., 2001].

3. *Spalax galili* и *S. golani*, *S. carmeli* и *S. judaei* формируют отдельные клады. Клада *Spalax galili* и *S. golani* находится ближе к базальной турецкой кариоморфе. Таким образом, гипотеза Нево, что образование израильских кариоморф происходило с увеличением диплоидного набора, находит подтверждение. При этом генетическая вариабельность в кладе израильских кариоморф очень низкая, что, возможно, связано с эффектом бутылочного горлышка.

4. Клады *N. leucodon* и *N. xanthodon* достоверно не разделяются.

5. Кариоморфы *N. xanthodon* центральной Анатолии ($2n = 60$, $2n = 58$, $2n = 56$) формируют компактную кладу, которая обладает большой генетической вариабельностью. В этой кладе базальной является кариоморфа $2n = 60$.

6. Кариоморфы *N. xanthodon* средиземноморского побережья также формируют отдельную, но менее компактную кладу. В этой кладе базальной является кариоморфа либо $2n = 50$, либо $2n = 54$.

7. В работе [Kandemir et al., 2012] популяции *S. carmeli* и *S. judaei*, хотя каждая из них и формирует отдельную кладу, оказались перепутанными, т.е. некоторые особи *S. carmeli* оказались генетически ближе к *S. judaei*, чем к особям своей кариоморфы. Подобное смешение было обнаружено и для популяций кариоморф *N. xanthodon* центральной Анатолии $2n = 56$ и $2n = 60$. Это значит, что близость по диплоидному набору для слепышей не всегда означает генетическую близость.

Таким образом, результаты филогенетических исследований во многом не согласуются с ожидаемыми следствиями из модели Нево. Частичное подтверждение получила только траектория образования кариоморф *N. ehrenbergi* в Израиле, хотя и здесь филогенетическое дерево выглядит так, как будто каждая клада из пар кариоморф (*Spalax galili* и *S. golani*, *S. carmeli* и *S. judaei*) независимо отпочковывалась от базального таксона, который проник на территорию Израиля.

Нужно отдельно отметить интересный случай кариоморфы *S. carmeli*, популяции которой в разных географических точках генетически отличаются друг от друга больше, чем от соседней

кариоморфы. Такой результат можно объяснить, если каждая из популяций возникла независимо. Однако, если генетически исходной была единая популяция *S. carmeli*, на втором этапе могла произойти гибридизация с соседней кариоморфой на границе ареала. В любом случае удивительным является одинаковый диплоидный набор у разных популяций *S. carmeli*, который либо независимо возник в нескольких географических точках, либо не претерпел изменений, несмотря на гибридизацию. Более глубокое исследование случая *S. carmeli* может пролить свет на механизм формирования кариоморф у слепышей.

Заключение

Анализ, проведенный в данной работе, позволяет сделать вывод, что модель видообразования слепышей, предложенная Нево с соавторами, не находит серьезных подтверждений. Она не подтверждается ни пространственным распределением кариоморф (привязкой к условиям среды), ни филогенетическим анализом. В то же время в частном случае израильских кариоморф *N. ehrenbergi* некоторые следствия модели Нево выполняются, что неудивительно, так как именно на этом материале и была разработана модель. Однако необходимо отметить, что поскольку в Израиле существуют всего четыре кариоморфы, то подобное их географическое распределение могло произойти случайно. Нельзя не отметить тот факт, что и на южной (Северная Африка), и на северной (Россия) границе ареала рода *Spalax* единственная обитающая там кариоморфа обладает максимальным ($2n = 62$) или почти максимальным ($2n = 60$) из известных для данного рода диплоидным набором хромосом. Поэтому возможно, что некоторая связь этих двух явлений (диплоидного числа и удаленности от предкового ареала) у палестинского слепыша в реальности существует. Кроме того, случай *S. carmeli* также может указывать на то, что диплоидный набор является самостоятельным фактором эволюции. Можно заключить, что попытки Нево с соавторами разгадать эту загадку безусловно заслуживают уважения, а данная проблематика по-прежнему является чрезвычайно актуальной.

Автор выражает глубокую благодарность Евгению Леонидовичу Яхонтову за помощь в поиске литературы, Елене Юрьевне Иваницкой за тщательный анализ работы и множество ценных комментариев и особую признательность Александре Андреевне Панютиной, которая принимала активное участие на всех этапах написания данной статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Баскевич М.И., Окулова Н.М., Потапов С.Г., Миронова Т.А., Сапельников С.Ф., Егоров С.В., Власов А.А. К вопросу о гибридизации 46-хромосомных форм в *Microtus arvalis* s. l. в Центральном Черноземье // Конф. «Целостность вида и гибридизация» (Петергоф, 12–17 мая 2010 г.). М., 2010. С. 12 [Baskevich M.I., Okulova N.M., Potapov S.G., Mironova T.A., Sapelnikov S.F., Egorov S.V., Vlasov A.A. K voprosu o gibridizatsii 46-khromosomnykh form v *Microtus arvalis* s. l. v Tsentralnom Chernozem'e // Konf. "Tselostnost' vida i gibridizatsiya" (Petergof, 12–17 maya 2010 g.). M. 2010. S. 12].
- Баскевич М.И., Опарин М.Л., Сапельников С.Ф. Возможная роль гибридизации в формировании хромосомной изменчивости у мышевок (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) группы *subtilis* // Конф. «Целостность вида и гибридизация» (Петергоф, 12–17 мая 2010 г.). М., 2010. С. 11 [Baskevich M.I., Oparin M.L., Sapelnikov S.F. Vosmozhnaya rol' gibridizatsii v formirovanii khromosomnoj izmenchivosti u myshovok (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) gruppy *subtilis* // Konf. "Tselostnost' vida i gibridizatsiya" (Petergof, 12–17 maya 2010 g.). M., 2010. S. 11].
- Булатова Н.Ш., Щипанов Н.А., Павлова С.В. Факты гибридной хромосомной зоны против дивергентной популяционной цитогенетики // Конференция «Целостность вида и гибридизация» (Петергоф, 12–17 мая 2010 г.). М., 2010. С. 24 [Bulatova N.Sh., Shchipanov N.A., Pavlova S.V. Fakty gibridnoj khromosomnoj zony protiv divergentnoj populatsionnoj zitogenetiki // Konf. "Tselostnost' vida i gibridizatsiya" (Petergof, 12–17 maya 2010 g.). M., 2010. S. 24].
- Орлов В.Н., Борисов Ю.М., Ирхин С.Ю., Ковалева А.А. Особенности зоны контакта трех хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Mammalia) как показатель конкуренции популяций // Экология. 2010. № 6. С. 459–463 [Orlov V.N., Borisov Yu.M., Irkhin S.Yu., Kovalyova A.A. Osobennosti zony kontakta tryokh khromosomnykh ras obyknovennoj burozubki *Sorex araneus* L. (Mammalia) kak pokasatel' konkurentsii populyatsij // Ekologiya. 2010. N 6. S. 459–463].
- Basset P., Yannic G., Brünner H., Hausser J., Noor M. Restricted gene flow at specific parts of the shrew genome in chromosomal hybrid zones // Evolution. 2006. Vol. 60. N 8. P. 1718–1730.
- Brodsky L., Kogan S., BenJacob J., Nevo E. Evolutionary regulation of the blind subterranean mole rat, *Spalax*, revealed by genome-wide gene expression // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2005. Vol. 102. N 47. P. 17047–17052.
- Bush G.L., Case S.M., Wilson A.C., Patton J.L. Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1977. Vol. 74. N 9. P. 3942–3946.
- Faria R., Navarro A. Chromosomal speciation revisited: rearranging theory with pieces of evidence // Trends Ecol. Evol. 2010. Vol. 25. N 11. P. 660–669.
- Feder J.L., Xie X., Rull J., Velez S., Forbes A., Leung B., Dambroski H., Filchak K. E., Aluja M. Mayr, Dobzhansky, and Bush and the complexities of sympatric speciation in *Rhagoletis* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2005. Vol. 102. Suppl. 1. P. 6573–6580.
- Gazit I., Terkel J. Reproductive behavior of the blind mole-rat (*Spalax ehrenbergi*) in a seminatural burrow system // Can. J. Zool. 2000. Vol. 78. N 4. P. 570–577.
- Hadid Y., Nemeth A., Snir S., Pavlicek T., Csorba G., Kazmer M., Major A., Mezhzherin S., Rusin M., Coskun Y., Nevo E. Is evolution of blind mole rats determined by climate oscillations? // PLoS ONE. 2012. Vol. 7. N1. e30043.
- Kandemir İ., Sözen M., Matur F., Martinkova N., Kankılıç T., Çolak F., Özkurt Ş.Ö., Çolak E. Phylogeny of species and cytotypes of mole rats (Spalacidae) in Turkey inferred from mitochondrial cytochrome b gene sequences // Folia Zool. 2012. Vol. 61. N 1. P. 25–33.
- Karanth K.P., Avivi A., Beharav A., Nevo E. Microsatellite diversity in populations of blind subterranean mole rats (*Spalax ehrenbergi* superspecies) in Israel: speciation and adaptation // Biol. J. Linn. Soc. 2004. Vol. 83. N 2. P. 229–241.
- King M. Chromosomal rearrangements, speciation and the theoretical approach // Heredity. 1987. Vol. 59. P. 1–6.
- Kryštufek B., Ivanitskaya E., Arslan A., Arslan E., Bužan E.V. Evolutionary history of mole rats (genus *Nannospalax*) inferred from mitochondrial cytochrome b sequence // Biol. J. Linn. Soc. 2011. Vol. 105. N 2. P. 446–455.
- Kryštufek B., Vohralik V. Mammals of Turkey and Cyprus. Rodentia II. Cricetinae, Muridae, Spalacidae, Calomyscidae, Capromyidae, Hystricidae, Castoridae. Koper. 2009. 372 p.

Musser G.G., Carleton M.D. Superfamily Muroidea // Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference / Ed. by D.E. Wilson, D.M. Reeder. Baltimore. 2005. P. 894–1531.

Nevo E. Stress, adaptation, and speciation in the evolution of the blind mole rat, *Spalax*, in Israel // Mol. Phyl. Evol. 2013. Vol. 66. N 2. P. 515–525.

Nevo E., Filippucci M.G., Redi C., Korol A., Beiles A. Chromosomal speciation and adaptive radiation of mole rats in Asia Minor correlated with increased ecological stress // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1994. Vol. 91. N 17. P. 8160–8164.

Nevo E., Ivanitskaya E., Beiles A. Adaptive radiation of blind subterranean mole rats: naming and revisiting the four sibling species of *Spalax ehrenbergi* superspecies in Israel: *Spalax galili* ($2n = 52$), *S.*

golani ($2n = 54$), *S. carmeli* ($2n = 58$) and *S. judaei* ($2n = 60$). Leiden, 2001. 198 p.

Nevo E., Ivanitskaya E., Filippucci M.G., Beiles A. Speciation of subterranean mole rats, *Spalax ehrenbergi*, in Jordan // Biol. J. Linn. Soc. 2000. Vol. 69. N 2. P. 263–281.

Noor M.A.F., Grams K.L., Bertucci L.A., Reiland J. Chromosomal inversions and the reproductive isolation of species // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2001. Vol. 98. N 21. P. 12084–12088.

Rieseberg L.H. Chromosomal rearrangements and speciation // Trends Ecol. Evol. 2001. Vol. 16. N 7. P. 351–358.

Zuri I., Terkel J. Ontogeny of agonistic behaviour in dispersing blind mole rats (*Spalax ehrenbergi*). // Aggressive Behavior. 1998. Vol. 24. N 6. P. 455–470.

Поступила в редакцию / Received 25.02.2015
Принята к публикации / Accepted 17.03.2016

MECHANISMS OF THE CHROMOSOMAL EVOLUTION OF MOLE RATS COMPLEX *NANNOSPALAX EHRENBERGI*: RESEARCH RESULTS AND PERSPECTIVES

A.A. Pletenev¹

Genus *Nannospalax* is the model object for studying speciation for many decades. For each of the three species of this genus there is a large number of allopatric and parapatric karyomorphs which presumably weakly hybridize. Eviatar Nevo, regarding most of these karyomorphs as separate species, proposed a model of speciation on the basis of chromosomal rearrangements, namely the division of metacentric chromosomes into acrocentric. In this paper, the model of Nevo is criticized and tested against the relevant genetic data on the subject. The analysis leads to the conclusion that the model of speciation of the mole rats proposed by Nevo and co-authors, gains no serious support. In particular, it does not fit with the phylogenetic tree constructed for karyomorphs of *Nannospalax*.

Key words: chromosomal race, mole rats, *Nannospalax*, speciation.

¹ Pletenev Anton Anatolyevich, Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University (aapletenev@yandex.ru).

УДК 599.322.2 (574.5)

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ СУРКА МЕНЗБИРА (*MARMOTA MENZBIERI*) НА ХРЕБТЕ КАРЖАНТАУ

В.А. Токарский¹, А.А. Атемасов², Г.В. Шакула³

Выполнен детальный анализ литературных источников, касающихся состояния популяции сурка Мензбира (*Marmota menzbieri*) на хребте Каржантау. Проведенные учеты сурка Мензбира позволили сделать повторную оценку общей численности популяции в северо-восточной части хребта Каржантау. Изученная территория ограничена оз. Сусинген и ручьем Ушкорасай на западе и р. Сары-Айгыр на востоке. Согласно показателям учетов, на площади 130 га обитает 65 семей (приблизительно 273 особи). Полученные данные могут служить основой для объективного прогнозирования численности сурков в существующих природных поселениях.

Ключевые слова: сурок Мензбира, хребет Каржантау, популяция, ареал, численность, история изучения.

Современный ареал сурка Мензбира (*Marmota menzbieri* (Kaschk.)) связан преимущественно с участками древних поднятых плато и отчетливо разделен на два участка – казахстанский (таласский, или угам-сайрамский, северный) и узбекско-киргизский (чаткальский, южный) (Бажанов, 1946; Капитонов, 1969, 1978; Петров, 1963).

Сурок Мензбира (эндемик Западного Тянь-Шаня) описан профессором Среднеазиатского университета Д.Н. Кашкаровым (1925). В начале 60-х годов XX столетия было установлено, что чаткальская и таласская части ареала этого вида изолированы друг от друга (Петров, 1963; Капитонов, Лобачев, 1964). После специальных исследований на Чаткальском хребте (Петров, 1960, 1961, 1963, 1965) и на хребте Каржантау (Капитонов, Лобачев, 1964; Капитонов, 1969, 1978) сурок Чаткальского хребта был выделен в особый подвид – *M. m. zachidovi* Petrov, 1963 (Петров, 1963). Сурку Мензбира на Чаткале посвящена монография В.И. Машкина и А.Л. Батурина (1993).

Сурок был отмечен также на Кураминском хребте в Узбекистане, к юго-востоку от Чаткальского хребта, в поясе высокогорной степи на северных и восточных склонах ущелья Акташ (Давыдов, 1960), но уже к началу 80-х годов XX столетия состояние этой популяции оказалось плачевным (Давыдов, 1977; Машкин, Батурина, 1993).

По соседству с сурками Мензбира местами обитает красный сурок (*Marmota caudata*), причем на севере отдельные небольшие колонии его окружены колониями сурка Мензбира (Янушко, 1951; Капитонов, 1966) и образуют зоны, где предположительно встречаются гибридные формы (Шакула, 2008).

Так, в бассейне р. Сайрам и некоторых других местах сурки Мензбира живут в тесном соседстве с красными сурками, причем первые занимают высокие и каменистые места, а последние – более низкие и менее каменистые. Исследователи в разные периоды наблюдали сурков обоих видов, сидящих у нор на расстоянии всего 100–150 м друг от друга. П.А. Янушко (1951) гибридных форм не отмечал, хотя зверей разных видов фиксировал на одном камне.

Природные условия в пределах обеих частей ареала, расположенных на периферии Западного Тянь-Шаня, на высотах, превышающих 2000 м, имеют много общего. Для этих территорий характерны относительно сглаженный рельеф, обилие весенних осадков, засушливое лето, многоснежная и довольно теплая зима, хорошо выраженная горно-долинная циркуляция воздушных масс. Однако между северной и южной частями ареала есть и существенные различия (Капитонов, 1978).

Угам-сайрамская часть ареала расположена на северо-западе Западного Тянь-Шаня на водораз-

¹ Токарский Виктор Арсентьевич – зав. кафедрой зоологии и экологии животных биологического факультета Харьковского национального университета им.В.Н. Каразина (Харьков, Украина), докт. биол. наук (v.tokarsky@mail.ru); ² Атемасов Андрей Анатольевич – ст. науч. сотр. НИИ биологии, Харьковский национальный университет им. В.Н. Каразина (Харьков, Украина), канд. биол. наук (atemasov@gmail.com); ³ Шакула Георгий Владимирович – эксперт-биолог НПО «Дикая природа» (Жабаглы, Казахстан) (2005_shakula@mail.ru).

деле рек Бадам, Угам и Сайрам, занимает хребет Каржантау и прилегающую часть Угамского хребта. Горные цепи, ориентированные здесь с северо-востока на юго-запад, первыми встречают воздушные потоки с Атлантики и Средиземноморья и получают от 1000 до 2500 мм осадков в год. Общая площадь распространения сурка в угам-сайрамской части ареала примерно в 3–4 раз меньше, чем в южной и составляет около 400 км², а в чаткальской части площадь распространения сурка составляет около 1300 км² (Капитонов, 1986).

В угам-сайрамской части ареала В.И. Капитонов (1978) выделил бадамский, сайрамский и угамский участки и соответствующие им местные популяции.

Бадамский участок, занимающий бассейн р. Бадам и водораздел рек Бадам и Угам с его притоком Айгырджирхан, – выровненный. Сложенные в основном кристаллическими известняками гребни гор Каржантау лишены следов оледенения, острых пиков и обширных осыпей. Этот участок богат сазами (высокогорными болотами), особенно в местах выхода гранодиоритов. Годовое количество осадков 1000–1500 мм. Участок интенсивно используется под выпас скота. Сурок распространен на этой территории на высоте в пределах 2100–2800 м над ур. моря, но чаще – на высотах от 2300 до 2700 м над ур. моря. Пригодная для его жизни площадь составляет 60–70% от общей площади. Поселения относятся в основном к степному типу.

Сайрамский участок расположен в более высокой части гор Каржантау и Угамского хребта. Здесь почти все наиболее крупные долины ориентированы с юга на север. В верховьях они имеют ледниковый характер и начинаются цирками и карами, врезанными в северные края водораздельного Угам-Сайрамского плато. Водораздельные гребни, на которых берут начало притоки р. Сайрам, обычно скалисты и круты, нередко заняты осыпями, местами (в верхнем поясе) крупноглыбовыми.

Угамский участок занимает Угам-Сайрамское плато, полого опускающееся к р. Угам и постепенно расчленяемое его многочисленными притоками. Рельеф в пределах плато довольно сглаженный, в его центральной части волнистый, а ближе к периферии – холмистый. Интенсивный выпас скота идет как на плато, так и ниже, на высоте 2000–2500 м над ур. моря, где у нижней границы выходов магматических пород из земли выбивается множество родников. Здесь скот пасется издавна, по наблюдениям Капитонова (1978), выпас был менее интенсивен в 70-е годы прошлого

столетия, но пастбищная нагрузка вновь возросла в последние 20 лет (Шакула, Баскакова, 2013).

Итак, в казахстанской части ареала вид обитает в верховьях правых (текущих с хребта Каржантау) притоков Угама: Тасгорасай (устье лежит на 3 км выше поселка Угам), Алмалысай, Гимурсай, Айгырджирхан; в верховьях р. Сусинген (с ее притоками), Джауджурексай, Тентексу, Чақырташ, Терентексай и в истоках собственно Угама (перечислены снизу вверх по Угаму). В небольшом числе встречается также в Макбалсае, впадающем в Угам со стороны Угамского хребта выше одноименного озера. Здесь нижний предел обитания сурка 2100 м над ур. моря. Колонии сурка Мензбира отмечены в верховьях рек, стекающих с хребта Каржантау на север – в бассейн р. Сайрамсу: от Сары-Айгыра и ниже, а также в Каскасу, Бадам и другие (Шакула, Баскакова, 2013) (рис. 1).

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили литературные данные по распространению и динамике численности сурка, полученные рядом исследователей в XX–XXI столетиях. Особенно ценной является рукопись П.А. Янушко (1945), специально посвященная распространению сурка Мензбира.

Полевые исследования проводили в июле 2014 г. в урочище Кыржолсай на территории Сайрам-Угамского национального парка, в состав которого в 2006 г. вошли все места обитания сурка Мензбира в Казахстане (хребет Каржантау системы гор Западного Тянь-Шаня, по административному делению – Тoleбийский р-н Южно-Казахстанской обл.).

Поселения сурков сосредоточены исключительно на высокогорных джайлау (травянистых пастбищах) в поясе альпийских степей и верхней субальпика на высоте 2000–3000 м над ур. моря и приурочены к ручьям, выходам грунтовых вод и снежникам, где зверьки в течение сезона обеспечены травянистым сочным кормом (рис. 2).

Работу проводили в два этапа:

1) картирование поселений с помощью GPS-навигатора;

2) подсчет числа особей в семье.

Изучали 10 семей сурков. Наблюдения с помощью бинокля проводили 18–22 июля 2014 г. из укрытия сразу же после выхода зверьков (с 7 до 10 ч утра) и затем в вечернее время (с 17 до 20). В ряде случаев вели визуальный учет на пешем маршруте – отмечали число зверьков в каждой семье. Учет проводили в течение трех дней.

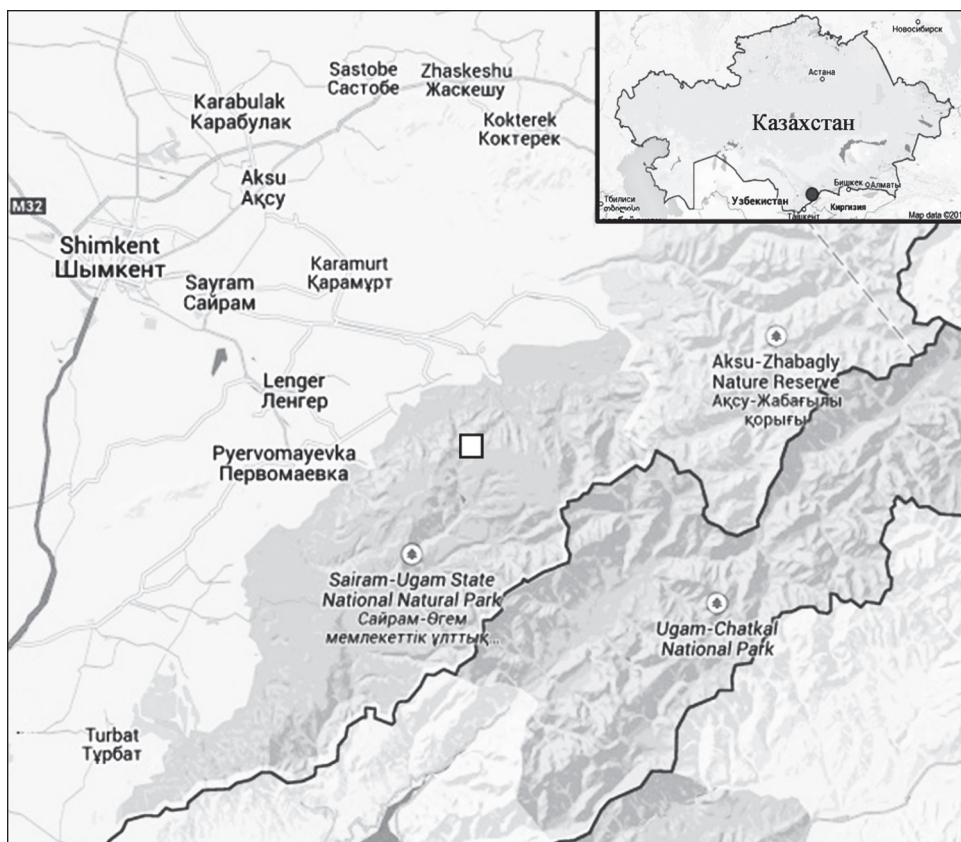


Рис. 1. Урочище Кыржолсай на территории Сайрам-Угамского национального парка, где проводились полевые исследования в июле 2014 г.



Рис. 2. Поселения сурков на высокогорных джайлау в поясе альпийских степей и верхней субальпики на высоте 2000–3000 м над ур. моря приурочены к ручьям, выходам грунтовых вод и снежникам

На каждой площадке мы подсчитывали число семей (семейных участков), общее число взрос-

лых зверьков и общее число сеголеток. Разделив затем суммарное число взрослых зверьков (или

число сеголеток) на число семей, получали усредненные данные.

Для анализа распределения поселений сурков на местности было использовано электронное изображение, составленное на основе топографических карт (масштаб 1:100 000). На такую основу были спроецированы границы местной популяции.

Результаты и обсуждение

Еще в 30-е годы научный сотрудник заповедника Аксу-Джабаглы П.А. Янушко отмечал, что сурок Мензбира встречается только в одном месте – в западной части Таласского Алатау: по его южным склонам, долинам рек Угам, Пскем и др., а также (в небольшом числе) на северном склоне хребта, на территории Сайрамской лесной дачи. Ареал его до сих пор точно не установлен. Ежегодные заготовки сурка намного снизили его численность. Этому животному грозит полное исчезновение, если не будут приняты меры к его охране. Следует отметить, что П.А. Янушко, упоминая западную часть Таласского Алатау, имел в виду хребет Каржантау.

К сожалению, П.А. Янушко, как и многие другие авторы, которые исследовали колонии сурка Мензбира, при учетах использовали визуальный подсчет животных на маршрутах. Эти цифры не соответствуют действительности, так как на поверхности в определенные часы наблюдаются лишь отдельные особи, и погрешность при учетах таким методом может быть очень высокой, но информация, касающаяся расположения колоний и их границ, является, безусловно, интересной и ценной.

Так как рукописи П.А. Янушко (1942–1943 гг.) до настоящего времени нигде не были опубликованы, позволим себе привести некоторые выдержки из них более подробно. Автор не дает точных сведений, но отмечает, что плотность сурков Мензбира в обследованных местах выше плотности красных сурков в соседних районах. Он отмечает, что сурки устраивают жилые норы на сухих местах склона или на буграх. Если около жилых нор нет травы, пригодной для питания, то сурки пасутся на соседних участках с сочной растительностью, где у них имеются запасные норы.

«В ур. Джалпаксай в верх. р. Каскасу (приток Сайрама) в начале второй половины августа утром на пространстве в 200 м радиусом можно было насчитать более десятка сурков; в верховьях р. Сары-Айгыр (приток Сайрама) во второй половине июня днем на площади примерно

в 50 га, половина которой была покрыта громадными пятнами снега, мы видели 21 сурка; в долине р. Су-Сингам (приток Угама) на горе около одноименного озера в конце июня на площади 20–25 га с 17 до 18 часов насчитано 12 сурков; в ур. Семи-Саз в долине той же реки в середине июля утром на пространстве в несколько га насчитывалось до десятка сурков. Это места, где плотность сурков была значительна, обычно же она ниже.

На обследованной территории сурки Мензбира распределены более или менее равномерно, колонии находятся ближе друг от друга, чем поселения сурков *M. caudata* в заповеднике Аксу-Жабаглы и вблизи него. Причины уменьшения количества сурков Мензбира точно не известны, но нет сомнения в том, что в этом повинен и усиленный вылов. Постановлением Обл. Совета Депут. Трудящ. Южн. Казахстана охота на сурка Мензбира в пределах Южн. Казахстанской обл. запрещена, но это не всегда всеми исполняется. Контроль за выполнением этого постановления практически отсутствует, и некоторые пастухи, выпасающие скот в горах, продолжают добывать сурков...».

В августе 1938 г. П.А. Янушко в урочище Джалпаксай на территории Сайрамской лесной дачи на высоте 2700–2900 м над ур. моря наблюдал сурков в значительном числе. Здесь в это время лежали еще большие пятна нерастаявшего снега. Наблюдения показали, что в норе живет от 1 до 4 сурков, которые отходят довольно далеко от жилой норы (100–150 м). Из одной норы дважды добывали по 3 сурка, а в другой норе жили 4 сурка – три взрослых и один молодой.

Описание местообитаний сурка в бадамском и угамском участках (Капитонов, 1978) дополнили сведения весеннего обследования В.И. Машкина с вертолета 10–11 мая 1979 г. Тогда все местообитания сурка были еще покрыты снегом и только на склонах южной экспозиции в нижнем поясе обитания сурков (2400–2600 м над ур. моря) снега не было. Если граница распространения сурков в бассейне р. Угам в 60-е годы XX столетия проходила на высоте 2200 м над ур. моря (Капитонов, 1969), то в начале 90-х – ниже 2500 м над ур. моря жилых поселений отмечено не было (Машкин, Батурин, 1993). В урочище Шагыртас (угамский участок) исследователи в то время отмечали на 1 км² пригодных для обитания площадей от 3 до 8 семей сурков, в среднем – 5. Других сведений по численности и плотности популяции в этом районе авторы не приводят. В.И. Машкин и А.Л. Батурин пришли к выводу, что суммар-

ные запасы сурка в таласской части ареала составляют 8,0–9,0 тыс. особей. Численность сурка на Угамском и Бадамском участках составляет, по разным оценкам, от 3–4 тыс. особей (Капитонов, 1978) до 5 тыс. особей (Машкин, Батурин, 1993). Р. Сайрам берет начало с того же хребта, что и Угам, но с противоположного северного склона. В обследованных местах сурки Мензбира встречаются начиная от водораздела между верховьями Сайрамсу и его притоком Сары-Айгыр и распространяются на запад до верховьев р. Каскасу с ее притоками. В верховьях р. Угам сурки встречаются в долине р. Сусинген (приток р. Угам) и распространяются на восток; в местах на запад от р. Сусинген сурков Мензбира нет.

Таким образом, граница ареала сурка Мензбира в северо-западной части идет по водораздельному хребту, между реками Келес и Угам; поднимаясь к северу, она пересекает хребет, разделяющий долины рек Угам и Сайрам, идет по водоразделу между реками Наут и Каскасу, поворачивает на восток, доходит до водораздела между верховьями рек Сайрам и Сары-Айгыр (приток Сайрама) и уходит далее на восток. Расстояние между юго-западной границей распространения и северо-западной частью ареала сурка Мензбира равно примерно 15 км.

В обследованных местах (верховья рек Угам и Сайрам) сурки Мензбира обитают в альпийской и субальпийской зонах начиная примерно с высоты 2700 м над ур. моря и выше.

Для поселений сурки Мензбира избирают места на склонах и площадках как лишенных камней, так и каменистых, среди выходов скал и громадных, разбросанных по поверхности камней, под которыми находили их норы. Колонии часто располагаются около тающих снежников.

Крайней восточной границей распространения сурков Мензбира является р. Сары-Айгыр. В пойме этой реки встречаются два вида сурков: сурок Мензбира (*Marmota menzbieri*), и длиннохвостый, или красный, сурок (*M. caudata*), а также гибриды этих видов. Так, в верховьях р. Сары-Айгыр наблюдали на склоне правого берега колонию красного сурка, в которой отмечено 4 особи. Координаты колонии N42° 4,563' E70° 20,660'; высота 2638 м над ур. моря (Ковшарь, Янушко, 1965; Шакула и др., 2007).

Первые сведения о наличии поселений сурков на территории современного района относятся к началу XX в., но количественные показатели в них отсутствуют (табл. 1). Первый картографический материал мы встречаем в работе П.А. Янушко (1951). На площади 121 га в верховьях р. Сары-

Айгыр путем длительных наблюдений он отметил 119 сурков. Подсчеты, проведенные исследователем в течение непродолжительного времени в других районах, позволили оценить плотность в 0,6–1,2 зверька на 1 га (рис. 3).

Маршрутные учеты сурка Мензбира позволили сделать повторную оценку общей численности популяции в северо-восточной части хребта Каржантау. Территория расположена между оз. Сусинген и ручьем Ушкорасай с запада и рекой Сары-Айгыр с востока. Согласно данным маршрутных учетов, на площади 130 га обитает 65 семей (приблизительно 273 особей) (рис. 4).

П.А. Янушко (1951) отмечал, что прирост в этой популяции был невелик и составлял 14 голов на 105 взрослых зверьков. В.И. Капитонов (1978) для Таласской части ареала приводит среднее число для сеголеток, равное 3,5. Причем резорбция эмбрионов имела место у 29,4%.

Как видим из результатов наблюдений, представленных в табл. 2, в размножении участвовало 60% семей. Среднее число сеголеток в семьях, участвовавших в размножении, составляет 3, среднее число сурков в семье – 4,2, что практически соответствует данным других исследователей.

Таким образом, 3,5 тыс. особей сурка Мензбира мы считаем реальным числом для вышеуказанной территории. Это число характеризует ядро казахстанской популяции. Точно очертить границы ареала и дать более детальную картину распространения и численности этого вида – задача дальнейших исследований.

Заключение

Сурок Мензбира как узкоареальный и малочисленный эндемик Западного Тянь-Шаня внесен в Красную книгу МСОП с категорией «быстро сокращающийся в численности вид». Промысел его в Казахстане официально запрещен с 1962 г., в Узбекистане – с 1959 г. К 1973 г. на северном участке ареала насчитывали 25 тыс. особей. В 1980-е годы численность продолжала снижаться, что связано с нелегальной охотой и освоением человеком мест обитания (интенсивный выпас скота), гибелью от пастушьих собак и фактором беспокойства. В 1981 г. численность казахстанской популяции оценивалась в 8–9 тыс. особей (Машкин, Батурин, 1993), а в 1990-е годы XX в. планомерной оценки численности не проводили. Результаты наших исследований говорят об удовлетворительном состоянии популяции сурка Мензбира в Казахстане.

Т а б л и ц а 1

Сведения о численности и местонахождении колоний сурков казахстанской популяции

Год	Число особей и местонахождение колоний	Источник
1923	На водоразделе Бадама и Угама сурок встречался на высоте 2100–2200 м над ур. моря, а выше всюду был обычен	Кашкаров, Коровин, 1926
1930	В районе верховий рек Угам, Сары-Айгыр и Каска-Су сурков так много, что один охотник в день добывал 30–40 зверьков	Янушко, 1951
1933	Группа охотников, в которую входил Е. Устименко, за неделю добывала до 750 зверьков	Янушко, 1951
1938	Бригада охотников из 3–4 человек добывала в день только несколько штук	Янушко, 1951
1941–1945	В верховьях Сары-Айгыр сурки были обычны, но раньше были здесь, вероятно, более многочисленны	Янушко, 1945
50-е годы XX в.	В верховьях р. Угам весьма обычны	Корелов, 1956; Арутюнов и др., 1961
1990	Численность сурка Мензбира в верховьях р. Бадам на площади 16 км ² составила в конце июля 1990 г. 1300–1500 особей при средней плотности 81–93 зверька на 1 км ² . В настоящее время обследованный участок (урочища Кумгезген, Мечитас, Кшижурт и Ульжурт), является районом наибольшей плотности поселения сурка Мензбира в Казахстане. Наблюдается сокращение ареала по сравнению с 1960-ми годами, выражающееся прежде всего в повышении нижней границы его обитания с 2100 до 2500 м над ур. моря	Плахов, Ковшарь, 1991
80-е годы XX в.	В урочище Шагыртас (угамский участок) исследователи отмечали на 1 км ² пригодных для обитания площадей от 3 до 8 семей сурков, в среднем – 5. Других сведений по численности и плотности популяции в этом районе авторы не приводят. Суммарные запасы сурка в таласской части ареала составляют 8,0–9,0 тыс. особей	Машкин, Батурин, 1993
Начало XXI в.	В северо-восточной части хребта Каржантау на площади 140 км ² между оз. Сусинген и ручьем Ушкорасай с запада и р. Сары-Айгыр с востока на площади 69,5 км ² обитают 839 особей. Следовательно, экстраполируя данные на площадь 140 км ² и вводя поправки (Бибииков, 1989), можно дать общую оценку численности сурков в северо-восточной части хребта Каржантау – 3380 особей	Шакула, 2007

Т а б л и ц а 2

Число особей в семьях сурков популяции Кыржолсай в 2014 г.

Номер семьи	Число особей		
	взрослые	сеголетки	всего
1	2	3	5
2	2	2	4
3	2	3	5
4	4	0	4
5	2	4	6
6	2	3	5
7	3	0	3
8	2	2	4
9	3	0	3
10	3	0	3
Среднее	2,3	1,7	4,2

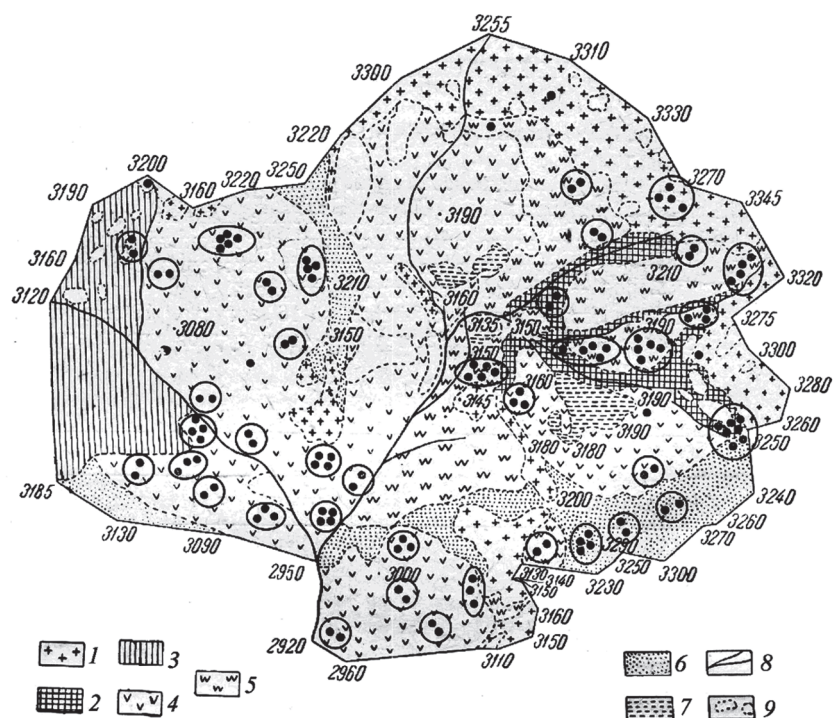


Рис. 3. План участка местности в верховьях р. Сары-Айгыр (Каржангау) с указанием особой сурка Мензбира, июль, 1946 (Янушко, 1951). Группы встреч сурков, обведенные нами в кружок, по нашему мнению, являются центрами семейных участков. Каждый кружок обозначает одного сурка. Цифры на плане – высота места над уровнем моря в метрах. 1 – выход скал, 2 – крупнокаменистые осыпи, 3 – мелкокаменистые осыпи, 4 – луга без камней на поверхности, 5 – луга с большим количеством камней на поверхности, 6 – степные участки, 7 – болотистые места (сазы), 8 – реки и ручья, 9 – пятна нерастаявшего снега

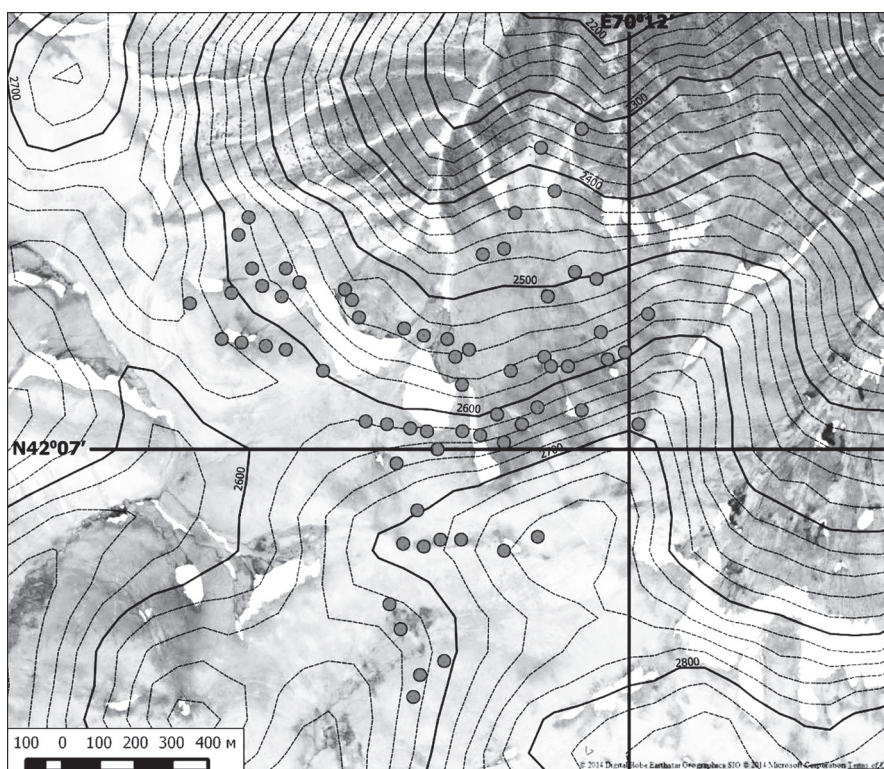


Рис. 4. Размещение центров семейных участков сурка Мензбира. Территория расположена между оз. Сусинген и ручьем Ушкорасай с запада и р. Сары-Айгыр с востока. Согласно данным маршрутных учетов, на площади 130 га обитают 65 семей (приблизительно 273 особей)

В 2006 г. все места обитания сурка Мензбира в Казахстане вошли в состав Сайрам-Угамского национального парка. Однако никакого улучшения в охране вида не произошло, поскольку по положению о национальном парке – на его территории разрешено отгонное животноводство, а это значит, что с июня по сентябрь на высокогорных джайлау находятся тысячные отары овец, а также многочисленные коровы, лошади и представляющие наибольшую опасность для сурка чабанские собаки.

Егерский контроль отсутствует, чабаны вооружены ружьями и ведут капканный промысел сурка для пропитания, не подозревая о международно-природоохранном статусе этого вида. Так, 8–11 июля 2012 г. в колонии сурков в верховьях ущелья Кыржол (левого притока Каскасу) чабанами за 4 дня поймано в капканы 3 сурка, 1 – убит из ружья, канал от тающего снежника направлен в нору сурков. При этом общая численность поселения в верховьях Иржолы оценена нами примерно в 200 зверьков. Таким образом, одна чабанская стоянка за одно лето способна полностью уничтожить сурчиное поселение в радиусе выпаса своего скота. В некоторых местах, например в верховьях р. Акмойнак, сложены каменные крепости с бойницами в сторону колоний сурков, от снежников в

норы проложены каналы для вылавливания зверьков из нор (Шакула, Баскакова, 2013).

Ареал сурка Мензбира в Казахстане занимает приблизительно 400 км². Это прямоугольник, ограниченный с востока р. Сары-Айгыр, с юга – правым склоном р. Угам, с запада – оз. Сусынген и одноименной рекой, а с севера – высотой 2600 м над ур. моря. Но поскольку мы не обследовали все границы ареала, то и не рискнули делать экстраполяцию на всю площадь. По краям ареала сурка наверняка меньше и распространен он не сплошным массивом, а по отдельным ущельям.

Основной целью дальнейшего изучения и охраны сурка Мензбира является установление его точного ареала в Казахстане и современной численности популяции, а также ее эпидемиологического состояния. Нами в популяции отмечена больная лептоспирозом собака. Источниками этой инфекции являются грызуны (в том числе сурки) и домашние животные (крупный рогатый скот, собаки, свиньи, лошади). Смертность среди последних достигает 65–90%. Очень актуальными являются меры по пресечению незаконной охоты чабанов с обязательством держать собак на привязи и проведению разъяснительной работы среди местного населения.

Исследования проведены при финансовой поддержке Фонда сохранения видов Мохаммед бин Заеда (проект № 14058696)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Арутюнов А.А., Промптов В.П., Саакянц В.Г. Восприимчивость сурков Мензбира к чуме при экспериментальном заражении // Узб. биол. журн. 1961. Т. 1. Вып. 4. С. 49–52 [Arutyunov A.A., Promptov V.P., Saakyants V.G. Vospriimchivost' surkov Menzbira k chume pri eksperimental'nom zarazhenii // Uzb. biol. zhurn. 1961. T. 1. Vyp. 4. S. 49–52].
- Бибиков Д.И. Сурки. М., 1989. 256 с. [Bibikov D.I. Surki. M., 1989. 256 s.].
- Бажанов В.С. Северный предел и высотный диапазон обитания сурка Мензбира // Вестн. АН КазССР, 1946, № 7–8, с. 62–63 [Bazhanov V.S. Severnyi predel i vysotnyi diapazon obitaniya surka Menzbira // Vestn. AN KazSSR. 1946. N 7–8. S. 62–63].
- Благодарова Г.В. К изучению экологии сурка Мензбира (*Marmota menzbieri* Kaschk) в западном Тянь-Шане (Таласский Ала-Тоо, урочище Сары-Айгыр) // Сб., посвящ. 40-летию науч., пед. и обществ. деятельности акад. К.И. Скрябина. Тез. докл. Всесоюз. конф. Фрунзе, 1945. С. 29–31 [Blagodarova G.V. K izucheniyu ekologii surka Menzbira (*Marmota menzbieri* Kaschk) v zapadnom Tian'-Shane (Talasskii Ala-Too, urochishche Sary-Aigir') // Sb., posvyashch. 40-letiyu nauch., ped. i obshchestv. deyatel'nosti akad. K.I. Skryabina. Tez. dokl. Vsesoyuz. konf. Frunze, 1945. S. 29–31].
- Вырыпаев В.А., Обидина В.А. О современном состоянии популяции сурка Мензбира в Казахстане // Тез. докл. V съезда ВТО АН СССР. Т. 3. 1990. С. 141–142 [Vyrypaev V.A., Obidina V.A. O sovremennom sostoyanii populyatsii surka Menzbira v Kazakhstane // Tez. Dokl. V s'ezda VTO AN SSSR. 1990. T. 3. S. 141–142].
- Давыдов Г.С. Сурок Мензбира (*Marmota menzbieri* Kaschk.) из Кураминского хребта // Докл. АН ТаджССР. 1960. Т. 3. Вып. 5. С. 55–59 [Davydov G.S. Surok Menzbira (*Marmota menzbieri* Kaschk.) iz Kuraminskogo khrebta // Dokl. AN TadjhSSR. 1960. T. 3. Vyp. 5. S. 55–59].
- Давыдов Г.С. Состояние популяции сурка Мензбира в Таджикистане // Редкие виды млекопитающих и их охрана: Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1977. С. 74–75 [Davydov G.S. Sostoyanie populyatsii surka Menzbira v Tadjhikistane // Redkie vidy mlekopitayushchikh i ikh okhrana: Tez. dokl. Vsesoyuz. soveshch. M., 1977. S. 74–75].
- Капитонов В.И. Сурок Мензбира. Млекопитающие Казахстана. Т. 1. Ч. 1. Алма-Ата, 1969. С. 336–390 [Kapitonov V.I. Surok Menzbira // Mlekopitayushchie Kazakhstana. T. 1. Ch. 1. Alma-Ata, 1969. S. 336–390].
- Капитонов В.И., Лобачев Ю.С. Современное распространение и состояние численности сурка Мензбира в Казахстане // Редкие и исчезающие звери

- и птицы Казахстана. Алма-Ата, 1977. С. 84–87 [Kapitonov V.I., Lobachev Yu.S. Sovremennoe rasprostraneniye i sostoyaniye chislennosti surka Menzbira v Kazakhstane // Redkie i ischezayushchie zveri i ptitsy Kazakhstana. Alma-Ata, 1977. S. 84–87].
- Капитонов В.И., Лобачев Ю.С. Экологические наблюдения над сурком Мензбира в горах Каржантау (Западный Тянь-Шань) // Зоол. журн. 1964. Т. 43. № 8. С. 1211–1220 [Kapitonov V.I., Lobachev Yu.S. Ekologicheskie nablyudeniya nad surkom Menzbira v gorakh Karzhantau (Zapadnyi Tyan'-Shan') // Zool. Zhurn. 1964. T. 43. № 8. S. 1211–1220].
- Капитонов В.И. Сурок Мензбира // Сурки: распространение и экология. М., 1978. С. 126–151 [Kapitonov V.I. Surok Menzbira // Surki: rasprostraneniye i ekologiya. M., 1978. S. 126–151].
- Кашкаров Д.Н. Материалы к познанию грызунов Туркестана // Тр. Туркестанского науч. об-ва при САГУ. Т. 2. Ташкент, 1925. С. 138 [Kashkarov D.N. Materialy k poznaniyu gryzunov Turkestana // Tr. Turkestanskogo nauch. ob-va pri SAGU. T. 2. Tashkent, 1925. S. 138].
- Кашкаров Д. Н., Коровин А. Экскурсия в Таласский Алатау, снаряженная Главным Средне-Азиатским музеем летом 1923 г., и фауна млекопитающих Западного Тянь-Шаня // Изв. Среднеаз. ком-та по делам музеев и охраны памятников старины, искусства, природы. Вып. 1. Ташкент, 1926. С. 200–246 [Kashkarov D. N., Korovin A. Ekskursiya v Talasskii Alatau, snaryazhennaya Glavnym Sredne-Aziatskim muzeem letom 1923 g., i fauna mlekopitayushchikh Zapadnogo Tyan'-Shanya // Izv. Sredneaz. kom-ta po delam muzeev i okhrany pamyatnikov stariny, iskusstva, prirody. Vyp. 1. Tashkent, 1926. S. 200–246].
- Ковшарь А.Ф., Янушко П.А. Новые данные о млекопитающих заповедника Аксу-Джабагы // Тр. гос. заповедника Аксу-Джабагы. Вып. 2. Алма-Ата, 1965. С. 203–236 [Kovshar' A.F., Yanushko P.A. Novye dannye o mlekopitayushchikh zapovednika Aksu-Dzhabagly // Tr. gos. zapovednika Aksu-Dzhabagly. Vyp. 2. Alma-Ata, 1965. S. 203–236].
- Корелов М.Н. Фауна позвоночных Бостандыкского района // Природа и хозяйственные условия горной части Бостандыка. Алма-Ата, 1956. С. 259–325 [Korelov M.N. Fauna pozvonochnykh Bostandykского raiona // Priroda i khozyaistvennyye usloviya gornoj chasti Bostandyka. Alma-Ata, 1956. S. 259–325].
- Красная Книга Казахской ССР. Алма-Ата, 1991. С. 25–27 [Krasnaya Kniga Kazakhskoi SSR. Alma-Ata, 1991. S. 25–27].
- Красная Книга Узбекской ССР. Ташкент, 1983. С. 15–17 [Krasnaya Kniga Uzbekskoi SSR. Tashkent, 1983. S. 15–17].
- Кузнецов Б.А. Определитель позвоночных животных фауны СССР. Ч. 3. М., 1975. С. 84–86 [Kuznetsov B.A. Opredelitel' pozvonochnykh zhivotnykh fauny SSSR. Ch. 3. M., 1975. S. 84–86].
- Машкин В.И. Сезонная активность сурка Мензбира / Сезонная ритмика редких и исчезающих видов растений и животных. Московский филиал географического об-ва СССР. Тез. докл. Всесоюз. конф. М., 1980. С. 155–157 [Mashkin V.I. Sezonnaya aktivnost' surka Menzbira // Sezonnaya ritmika redkikh i ischezayushchikh vidov rastenii i zhivotnykh. Moskovskii filial geograficheskogo ob-va SSSR. Tezisy dokl. Vsesoyuz. konf. M., 1980. S. 155–157].
- Машкин А.И., Батурич А.Л. Сурок Мензбира. Киров, 1993. 142 с. [Mashkin A.I., Baturin A.L. Surok Menzbira. Kirov, 1993. 142 s.].
- Петров Б.М. К экологии сурка Мензбира // Узб. биол. журн. 1960. № 3. С. 42–47 [Petrov B.M. K ekologii surka Menzbira // Uzb. biol. zhurn. 1960. № 3. S. 42–47].
- Петров Б.М. К систематике и возрастной изменчивости сурка Мензбира // Зоол. журн. 1961. Т. 40. № 1. С. 93–104 [Petrov B.M. K sistematike i vozrastnoi izmenchivosti surka Menzbira // Zool. Zhurn. 1961. T. 40. № 1. S. 93–104].
- Петров Б.М. Ареал сурка Мензбира и распространение длиннохвостого сурка в западной части северного Тянь-Шаня. Новый подвид сурка Мензбира // Зоол. журн. 1963. Т. 42. № 5. С. 743–751 [Petrov B.M. Areal surka Menzbira i rasprostraneniye dlinnokhvostogo surka v zapadnoi chasti severnogo Tyan'-Shanya. Novyi podvid surka Menzbira // Zool. zhurn. 1963. T. 42. № 5. S. 743–751].
- Петров Б.М. Экология и практическое значение сурка Мензбира в западной части Чаткальского хребта // Тр. Чаткальского горно-лесного заповедника. Вып. 2. Ташкент, 1965. С. 128–151 [Petrov B.M. Ekologiya i prakticheskoe znachenie surka Menzbira v zapadnoi chasti Chatkal'skogo khrebta // Tr. Chatkal'skogo gorno-lesnogo zapovednika. Vyp. 2. Tashkent, 1965. S. 128–151].
- Плахов К.Н., Ковшарь А.Ф. О численности сурка Мензбира в верховьях р. Бадам и мерах по его охране // Редкие птицы и звери Казахстана. Алма-Ата, 1991. С. 313–316 [Plakhov K.N., Kovshar' A.F. O chislennosti surka Menzbira v verkhov'yakh r. Badam i merakh po ego okhrane // Redkie ptitsy i zveri Kazakhstana. Alma-Ata, 1991. S. 313–316].
- Плахов К.Н. Сурок Мензбира в Казахстане // Зоологические исследования в Казахстане. Алматы, 2002. С. 67–71 [Plakhov K.N. Surok Menzbira v Kazakhstane // Zoologicheskie issledovaniya v Kazakhstane. Almaty, 2002. S. 67–71].
- Шакула Г.В. Территориальная структура и плотность популяции сурка Мензбира на хребте Каржантау (Западный Тянь-Шань) // В сб.: Второй международный конгресс студентов и молодых ученых. КазНУ им. Аль-Фараби. Алматы, 2008. С. 92–94 [Shakula G.V. Territorial'naya struktura i plotnost' populyatsii surka Menzbira na khrebte Karzhantau (Zapadnyi Tyan'-Shan') // Vtoroi mezhdunarodnyi kongress studentov i molodykh uchenykh. KazNU im. Al'-Farabi. Almaty, 2008. S. 92–94].
- Шакула Г., Баскакова С. Современное состояние популяции сурка Мензбира (*Marmota menzbieri*) в казахстанской части ареала (Сайрам-Угамский национальный парк) // В сб. тр. VII Междунар. науч.-практ. конф. «Заповедники Крыма: биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе» (Украина). Симферополь, 24–26/10/2013. Симферополь, 2013. С. 416–421 [Shakula G., Baskakova S. Sovremennoe sostoyaniye populyatsii surka Menzbira (*Marmota menzbieri*) v kazakhstanskoi chasti areala (Sairam-Ugamskii natsional'nyi park) // Sb. tr. VII Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii. «Zapovedniki Kryma: bioraznoobrazie i okhrana prirody

v Azovo-Chernomorskom regione» (Ukraina). Simferopol', 24 – 26/10/2013. Simferopol', 2013. S. 416–421].
Янушко П.А. К экологии сурка Мензбира // Зоол. журн.

1951. Т. XXX. Вып. 6. С. 629–635 [Yanushko P.A. K ekologii surka Menzbira // Zoologich. zhurn. 1951. Т. XXX. Вып. 6. С. 629–635].

Поступила в редакцию / Received 05.02.2015
Принята к публикации / Accepted 17.03.2015

MENZBIR MARMOT (*MARMOTA MENZBIERI*) POPULATION INVESTIGATION HISTORY AND CURRENT STATUS IN KARJANTAU RANGE

V.A. Tokarsky¹, A.A. Ateasov², G.V. Shakula³

The detailed analysis of literature cited about population of the Menzbir marmot (*Marmota menzbieri*) in Karjantau range has been carried out. Treatment of Groundhog of Menzbir led to the re-evaluation of the total population in the north-eastern part of the range Karzhantau. Danae area is located between the lake and creek Susingen Ushkorasay from the west and the river Sary-Aygyr from the east. According to surveys, over an area of 130 hectares is home to 65 families (approximately 273 individuals). Obtained data may serve as starting parameters for forecasting number of Menzbir Marmot in existing natural habitats.

Key words: Menzbir marmot, Karjantau, population, census, survey history.

Acknowledgement. The work is supported by The Mohamed bin Zayed Species Conservation Fund, project no. 14058696.

¹ Viktor A. Tokarsky, V.N. Karazin Kharkiv National University (Kharkiv, Ukraine) (v.tokarsky@mail.ru); ² Andrey A. Ateasov, Research Institute of Biology at V.N. Karazin Kharkiv National University (Kharkiv, Ukraine) (ateasov@gmail.com); ³ Georgiy V. Shakula, Ecological Society «Wild Nature» (Jabagly, Kazakhstan) (2005_shakula@mail.ru).

УДК 630*181.351

ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА КАК ВАЖНЕЙШАЯ СОСТАВЛЯЮЩАЯ КОМПЛЕКСНЫХ ПОЧВЕННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ИСТОРИЧЕСКИХ ПАРКОВ

О.В. Семенюк¹, М.А. Ваганова²

В результате комплексных исследований установлены закономерности изменения структуры и видового состава парковых фитоценозов в связи с организационно-планировочной структурой парка, которая дифференцирует парковую территорию по экологическим условиям и определяет особенности почвенного покрова. От пейзажной части парка к регулярной увеличивается доля светолюбивых и сорно-рудеральных растений, а также степень трансформации почвенного профиля парковых почв. На основе анализа видового состава фитоценозов было диагностировано высокое плодородие парковых почв.

Ключевые слова: комплексные экологические исследования, парковая растительность и почвы, индикаторные свойства растительности, организационно-планировочная структура парка музея-усадьбы Архангельское.

Растительный покров парковых зон урбанизированных территорий составляет основу зеленого каркаса, важнейшей задачей которого является оптимизация экологических условий и создание благоприятной среды для проживания населения (Семенюк, 2014).

Основным типом парковой и лесопарковой растительности Московского региона является лесная. Из древесных пород преобладают береза повислая, сосна обыкновенная, липа мелколистная, также встречаются ель обыкновенная, клен остролистный, рябина, осина, ольха (черная и серая), тополь и т.д. (Полякова, 1992; Рысин и др., 1999; Меланхолин и др., 2001).

На территории Москвы и Московской обл. практически не сохранилось естественных лесов. Однако в ряде лесопарковых зон (Серебряный Бор, национальный парк Лосиный Остров, лесопарк Покровское-Стрешнево, парк Битцевский Лес, лесопарк Кузьминский и т.д.) были выделены хорошо сохранившиеся слабо-преобразованные фитоценозы, которые получили статус условно-эталонных. В данных фитоценозах ведутся подробные исследования и мониторинг с использованием пробных площадей (Рысин и др., 2001; Савельева и др., 2001; Мониторинг рекреационных лесов, 2003; Рысин, Савельева, 2007; Киселева и др., 2010).

Среди парковых территорий особое экологическое значение приобретают исторические парки, которые в условиях неуклонного роста негативно-антропогенного влияния на природу приобретают несвойственные для них ранее экологические функции, среди которых важнейшей является сохранение биоразнообразия растительного покрова (Владыченский, Семенюк, 2007).

Растительность исторических парковых комплексов редко является объектом комплексных исследований. В основном ее изучают для проведения работ по инвентаризации насаждений, а также в целях создания проектов реконструкции парковых территорий. При создании проектных решений необходимо учитывать состояние древесных насаждений, однако данные материалы носят прикладной характер и редко публикуются в научных изданиях (Сокольская, Кузин, 2011, Мельников, 2014). В качестве примера можно привести работу В.Ф. Ковязина (2010) по оценке состояния парковой растительности исторических парковых территорий пригородов Петербурга.

Краткая информация о состоянии растительного покрова более чем пятисот усадебных парков Помосковья приводится в работе Г.А. Поляковой (1992). На основании маршрутных исследований получено описание основных паркообразующих

¹ Семенюк Ольга Вячеславовна – ст. науч. сотр. кафедры общего почвоведения факультета почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (olgatour@gambler.ru); ² Ваганова Мария Александровна – инженер кафедры общего почвоведения факультета почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (vaganova-maria@soil.msu.ru).

пород и наличия интродуцентов. Примером являются результаты исследований состояния парка музея-усадьбы Архангельское, где отмечено, что регулярный липовый парк, расположенный на террасах Москвы-реки, полностью заменен молодыми посадками. Пейзажная часть парка богата интродуцентами. Парк незаметно переходит в сложные насаждения из сосны и липы с примесью березы. Состояние насаждений было оценено как хорошее. Однако детальная информация по характеристике растительного покрова исторических парков, учитывающая сложную организацию объекта, его планировочную структуру и влияния различных режимов содержания практически отсутствует.

Возрастание экологической роли парковых территорий определяет необходимость проведения исследований и получения комплексной информации по состоянию парковых ландшафтов, где важнейшими компонентами являются почвы и растительный покров. Индикаторные свойства растительного покрова могут быть использованы для оценки экологического состояния и свойств почв парковых территорий, что обуславливает актуальность данной работы.

Объекты и методы исследования

Объектом исследования является растительный покров парка музея-усадьбы Архангельское (XVIII в.) Красногорского р-на Московской обл. Исследования охватывают как пейзажную, так и регулярную части парка. При изучении парковой территории исследования проводили с учетом планировочной структуры территории. Пробные площади закладывались в объемно-пространственных структурах разных типов: закрытых, полуоткрытых и открытых (Гостеев, Юскевич 1991). Эти пространства включают различные функционально-планировочные элементы парка (парковые массивы, газоны и т.д.), которые являются типичными для парковых территорий.

Для характеристики пейзажного парка свободной планировки были заложены три пробные площади в разновозрастных парковых массивах с минимальным антропогенным вмешательством, где проводится только санитарная рубка древостоя.

Регулярный парк музея-усадьбы Архангельское имеет геометрически правильную планировку, прямые аллеи, цветники и партеры правильной формы; здесь регулярно проводят стрижку деревьев и кустарников. Этот парк можно разделить на две части:

1) периферийная зона, представленная древесно-кустарниковыми посадками, в которых

проводят удаление подроста и подлеска, а также периодическое кошение травостоя и сбор опада (березово-липовые посадки, многорядные липовые посадки, газон в боскете и древесно-кустарниковые посадки на месте аптекарского огорода);

2) центральная зона, к которой относятся газоны, окруженные древесными посадками (за травяным покровом партерного и обыкновенного газонов регулярной части парка осуществляется уход, включающий кошение травостоя, полив, подкормку и т.д.).

Для получения характеристики растительного покрова на каждом участке пейзажной части парка и периферийной зоны регулярной части парка закладывали пробную площадь размером 25×25 м и использовали стандартный набор показателей. Определяли господствующую и основную сопутствующую древесные породы, основную породу подлеска, основные и сопутствующие виды-доминанты травяно-кустарничкового покрова. Для пробных площадей составлены схемы расположения древесных растений, для деревьев первого и второго ярусов измерены диаметры стволов. Определяли сомкнутость крон (Рысин, Савельева, 2007). Для пробных площадей составлены картосхемы парцеллярной структуры травяного покрова, парцеллы выделялись по доминирующим видам в напочвенном покрове, в каждой парцелле определялось проективное покрытие.

Для характеристики растительных ассоциаций партерного и обыкновенного газонов центральной зоны регулярной части парка были заложены пробные площади 10×10 м.

Для оценки экологических условий местобитаний растений и плодородия почв проводили оценку видового состава по шкалам Ландольта (1977). Определяли теневыносливость травянистых растений и их отношение к богатству почвы, выделяли лесные, луговые и сорно-рудеральные виды. Долевое участие видов травянистых растений по их отношению к свету, богатству почвы и экологическим условиям рассчитывали по числу видов. Парковые почвы охарактеризованы почвенными разрезами, заложенными в каждой пробной площади (Ильяшенко, Семенюк, 2014). Полевые описания растительного покрова проводили в середине лета.

Обсуждение результатов

Пейзажная часть парка

Основу растительного покрова пейзажной части парка составляют сосново-липовый, липово-сосновый и елово-липовый массивы. Значительная объемно-пространственная неоднородность

сосново-липового массива пейзажной части парка (сосново-липовый кислично-папоротниковый лес, 6ЛЗС1Е) обусловлена неравномерностью в распределении сомкнутости крон древесного яруса и подлеска (Семенюк, Ильяшенко, 2013). На данной пробной площади в густой еловой тени описана мертвопокровная парцелла, занимающая 7% площади. Папоротниковая парцелла, расположенная в «окне», которое образовалось при выпадении древостоя, характеризуется наибольшим (60%) проективным покрытием напочвенного покрова (табл. 1, рис. 1). Видовой состав травяного покрова представлен десятью лесными и лесо-луговыми видами (рис. 2).

В **липово-сосновом массиве** (липово-сосновый лес папоротниковый, 5С5Л) в травяном покрове доминирует папоротник. Липово-сосновый массив по сравнению с сосново-липовым имеет меньшую сомкнутость крон. Здесь значительно светлее, и освещение распределяется равномерно (Семенюк, Ильяшенко, 2013), благодаря чему на данной пробной площади имеется достаточно высокое (до 80%) проективное покрытие (табл. 1). Число видов в напочвенном покрове невелико (6), присутствуют только лесные и лесо-луговые виды (рис. 2).

В древесном ярусе **елово-липового массива** (елово-липовый лес копытнево-папоротниковый, 6ЛЗЕ1Б) в небольшом количестве присутствует береза (*Betula pendula* Roth). Под пологом елей, благодаря высокой затененности и трудно разлагаемому хвойному опаду, выделяется мертвопокровная парцелла (табл. 1).

Принципиально отличает елово-липовый массив от сосново-липового и липово-соснового массивов доминирование в травяном ярусе сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.) и наличие крапивы двудомной (*Urtica dioica* L.) – сорного вида, а также появление мятлика лугового (*Poa pratensis* L.) – лугового вида (табл. 1). Фитоценозы сосново-липовых и липово-сосновых массивов по видовому составу и экологическим группам аналогичны естественным фитоценозам, что дает основание рассматривать их как условно-эталонные для Московской обл. (Рысин и др., 2001; Мониторинг рекреационных лесов, 2003; Рысин, Савельева, 2007).

В соответствии с классификацией Гостеева, Юскевича (1991), все изученные фитоценозы относятся к закрытым пространствам. Однако, если в травяном покрове условно-эталонных фитоценозов (сосново-липовом и липово-сосновом) присутствуют только лесные теневые и полутеневые растения (рис. 3), то в елово-липовом массиве от-

сутствуют теневые растения, появляются полусветовые (рис. 3) и сорно-рудеральные виды (рис. 2).

Полевые исследования показали, что в пейзажной части парка встречаются крупные старовозрастные деревья, возраст которых в архивах парка и на дендропланах не указан. При сравнении полученных нами и литературных данных по диаметру стволов крупных деревьев установлено, что возраст сосен сосново-липового массива может превышать 200 лет и сопоставим с возрастом парка (табл. 2, 3). Полученные результаты являются новой информацией о нахождении старовозрастных деревьев на территории парка.

Обнаруженные в сосново-липовом массиве старовозрастные сосны представляют собой историческую и эстетическую ценность. Такие уникальные зрелые деревья рассматриваются как особо охраняемые природные объекты, зеленое наследие парка, сохранение которых увеличивает экологическую ценность растительного покрова за счет расширения набора разновозрастных растений (Семенюк, 2012).

Периферийная зона регулярной части парка

Максимальное число парцелл и видов растений травяно-кустарничкового яруса по отношению ко всем пробным площадям пейзажной и регулярной частей парка описано на пробной площади, заложенной в **многорядных березово-липовых посадках** (табл. 1). Всего в травяно-кустарничковом ярусе этой пробной площади описаны 19 видов растений. Выделена ландышевая парцелла с доминированием в травяном покрове ландыша майского (*Convallaria majalis* L.). В травяном покрове наряду с типично луговыми видами [мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), лютик едкий (*Ranunculus acris* L.) и др.] присутствуют как лесные виды [ландыш майский, хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.), сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.)], так и лесо-луговые [земляника лесная (*Fragaria vesca* L.)]. В травяном покрове описаны также сорно-рудеральные виды [осот огородный (*Sonchus oleraceus* L.), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Webb.) и др.], долевое участие которых в травяно-кустарничковом ярусе составляет 42%.

Древесно-кустарниковый ярус пробной площади, расположенной на месте, которое раньше занимал **аптекарский огород**, представлен кленом (*Acer platanoides* L.), кустами калины (*Viburnum opulus* L.) и жимолостью татарской (*Lonicera tatarica* L.). В травяном покрове доминируют сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.) и крапива двудомная (*Urtica dioica*

Т а б л и ц а 1

Парцеллярная структура функционально-планировочных компонентов парка

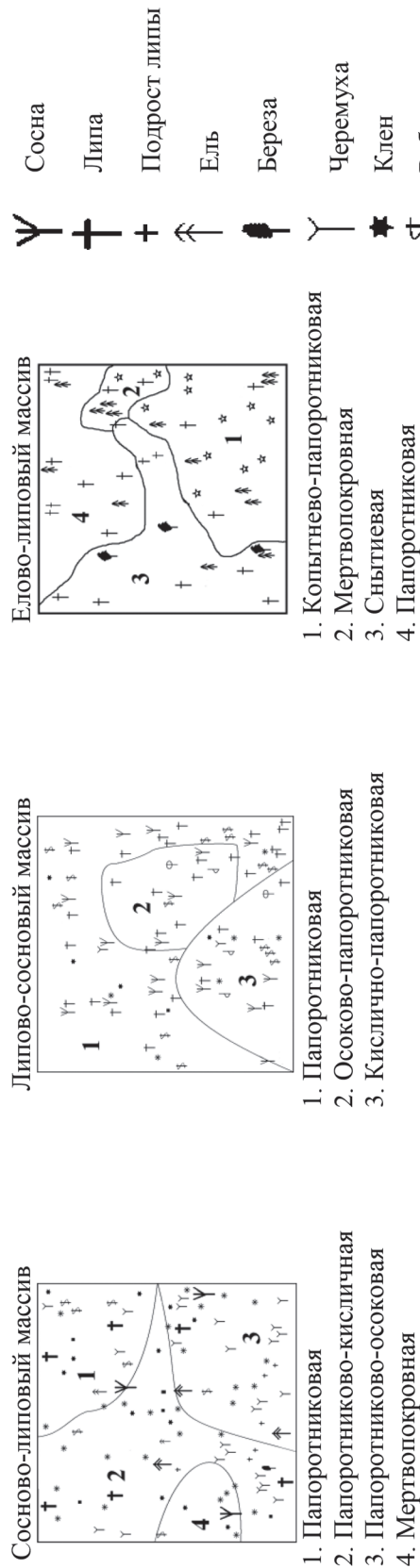
Часть парка	Название почвы	Функционально-планировочные компоненты	Парцелла	Проективное покрытие, %	Доля площади, %	Число видов травянистых растений, шт.	
Центральная часть парка	пострагренные дерново-подзолистые	сосново-липовый	папоротниковая	60	20	10	
			папоротниково-кисличная	50	43		
			папоротниково-осоковая	30	30		
		липово-сосновый	мертвопокровная	10	7	6	
			папоротниковая	60-80	55		
			осоково-папоротниковая	70	20		
			кислично-папоротниковая	40	25		
		елово-липовый		копытнево-папоротниковая	20-30	37	11
				мертвопокровная	10	6	
				снытьевая	35-40	33	
Периферийная часть парка	технологические поверхности оздорования	аптекарский огород	папоротниковая	30-35	24	8	
			крапивно-снытьевая	85-95	48		
		березово-липовые посадки	снытьевая	50-60	7	19	
			крапивная	80	25		
			снытьево-крапивная	90-95	20		
			снытьевая	80	15		
			ландышная	50	4		
			крапивно-снытьевая	30	10		
			ежево-снытьевая	70	38		
			снытье-ежевая	45-50	33		
многорядные липовые посадки	копытневая	30-40	25	12			
	лютиково-снытьевая	45-50	13				
	крапивно-копытневая	30	5				
	снытьевая	70	57				
газон в боскете		одуванчиково-мятликовая	40-50	71	14		
		копытневая	20	17			
		ежево-снытьевая	50-55	12			
Центральная зона	нагур-фабрикаты органо-литостраты	лютиково-клеверно-мятликовый	50-60	100	8		
		клеверно-подорожничково-мятликовый	60	100			

Закрытые пространства (сомкнутость полога от 1,0 до 0,6).

Полуоткрытые пространства (сомкнутость полога от 0,5 до 0,2).

Открытые пространства (участки, не занятые насаждениями, граница насаждений находится далее 200 м).

Пейзажная часть парка



Периферийная зона регулярной части парка

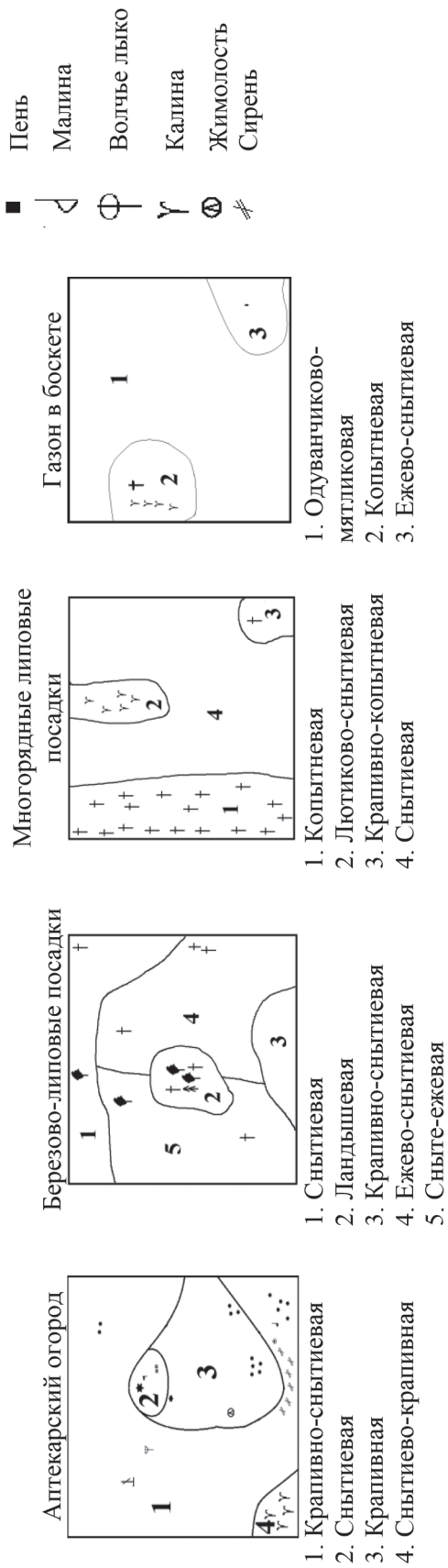


Рис. 1. Схемы расположения древесных растений и парцеллярная структура пробных площадей, заложенных в структурно-функциональных элементах парка музея-усадьбы «Архангельское»

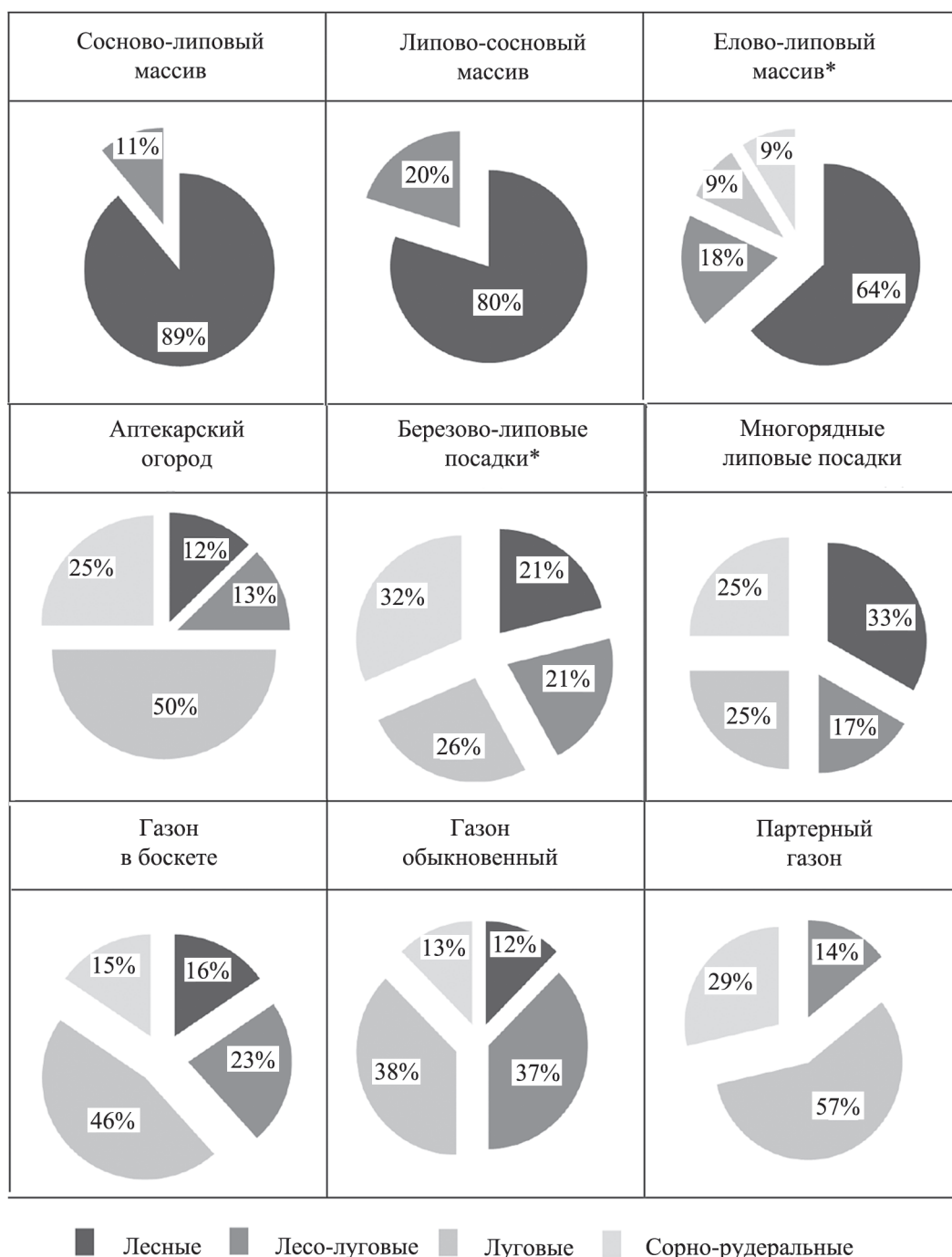


Рис. 2. Долевое участие лесных, лесо-луговых, луговых и сорно-рудеральных видов (%) в напочвенном покрове структурно-функциональных компонентов парка музея-усадьбы «Архангельское» (*в травяном покрове присутствуют виды, занесенные в Красную книгу г. Москвы)

L.), диагностирующие богатые огородные почвы. Количество видов в травяном ярусе невелико (8 видов). Напочвенный покров отличается густым травяным ярусом, проективное покрытие которого в снытево-крапивной парцелле достигает 90–95% (рис. 1, табл. 1).

На пробной площади, заложенной в **многорядных липовых посадках**, были выделены 4 парцеллы (табл. 1), из которых более половины занимает снытевая парцелла. По количеству видов (12)

эта пробная площадь беднее, чем многорядные березово-липовые посадки.

Пробная площадь, заложенная на **газоне в боскете** (открытая площадка правильной геометрической формы, окруженная по периметру древесными насаждениями), отличается разреженностью травяного яруса, связанной с высокой степенью ее нарушения в результате вытаптывания. Проективное покрытие травяного покрова по всей пробной площади не превышает 40–55%, что свидетель-

Таблица 2

Диаметры стволов сосны, липы и ели в разновозрастных лесах Москвы и Московской обл. (Рысин и др., 2001; Мониторинг рекреационных лесов, 2003)

Вид	Возраст, лет	Средний диаметр, см
Сосна	200	56
	170–180	50–55
	150	45
Липа	100	16–24
Ель	110	60–80

Таблица 3

Средний диаметр стволов (см) в различных лесных массивах в пейзажном парке музея-усадьбы «Архангельское»

Сосново-липовый	Липово-сосновый	Елово-липовый
73	41	–
41	22	31
–	–	40

стует о плохом состоянии газонного покрытия. Число видов травянистой растительности на газоне в боскете довольно велико 14 видов (табл. 1). В травяном ярусе присутствуют разнотравно-злаковые виды, занимающие в напочвенном покрове около 30%, и сорно-рудеральные виды, такие как подорожник большой (*Plantago major L.*) и одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale Webb.*). Установлено, что фитоценозы периферийной части парка включают в себя все экологические группы растений с доминированием группы луговых растений (рис. 3). Периферийная зона регулярной части парка – полуоткрытое пространство, где отсутствуют полностью теневые растения. Теневых растений содержится около 11–17%, доля полусветовых растений достигает 54%.

Центральная зона регулярной части парка

Полевые наблюдения показали, что сеяные газоны центральной зоны регулярной части парка отличает однородность распределения видов в пределах пробных площадей, поэтому парцеллярное строение не наблюдается.

На газоне обыкновенном проективное покрытие напочвенного покрова составляет 50–60%, что, вероятно, обусловлено отсутствием должного ухода. Общее число видов травянистой

растительности не превышает 8 видов (табл. 1). Из описанных видов только три (мятлик луговой (*Poa pratensis L.*), овсяница красная (*Festuca rubra L.*) и клевер ползучий (*Trifolium repens L.*)) входят в состав смесей, рекомендуемых для создания обыкновенных газонов (Князева Т.П., Князева Д.В., 2004). Долевое участие этих видов составляет 75% (табл. 1). Газон обыкновенный частично затенен окружающими его посадками, чем обусловлено появление в растительном покрове таких лесо-луговых видов, как будра плющевидная (*Glechoma hederacea L.*) и манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris L.*). Присутствуют также сорно-рудеральные виды [одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale Webb.*)].

На поверхности партерного газона присутствуют недопустимые для главных элементов регулярного парка кротовины и проплешины, растительный покров изрежен, проективное покрытие не превышает 60%. Травяной покров партерного газона представлен семью видами (табл. 1). Растительный покров партерного газона отличает большая замусоренность сорно-рудеральными видами, и стандартными для партерных газонов злаковыми травами [мятлик луговой (*Poa pratensis L.*), овсяница красная (*Festuca rubra L.*)] (Князева Т.П., Князева Д.В., 2004), чье долевое участие в растительном покрове составляет около 55–60%. Присутствуют такие сорняки, как одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale Webb.*), подорожник большой (*Plantago major L.*), манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris L.*), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium L.*). Клевер ползучий (*Trifolium repens L.*) может присутствовать в составе травостоя на газонах обыкновенных, однако, если он находится в составе травостоя партерного газона, его следует отнести к сорным видам.

В травяном покрове открытых газонов присутствуют только полутеневые и полусветовые растения. Причем, если в обыкновенном газоне их содержится поровну, то в партерном газоне преобладают полусветовые виды растений (рис. 3).

Изучение почвенного покрова парковой территории показало, что пейзажная часть парка сложена постагrogenными дерново-подзолистыми почвами, а регулярная часть парка – сконструированными. Морфологический анализ почвенного профиля выявил высокую степень окультуренности данных почв, что выражается в значительной мощности (10–30 см) верхнего гумусового горизонта. Это определяет благоприятные водно-физические свойства почв (Ильясенко, Семенюк, 2014) и высокое содержание в

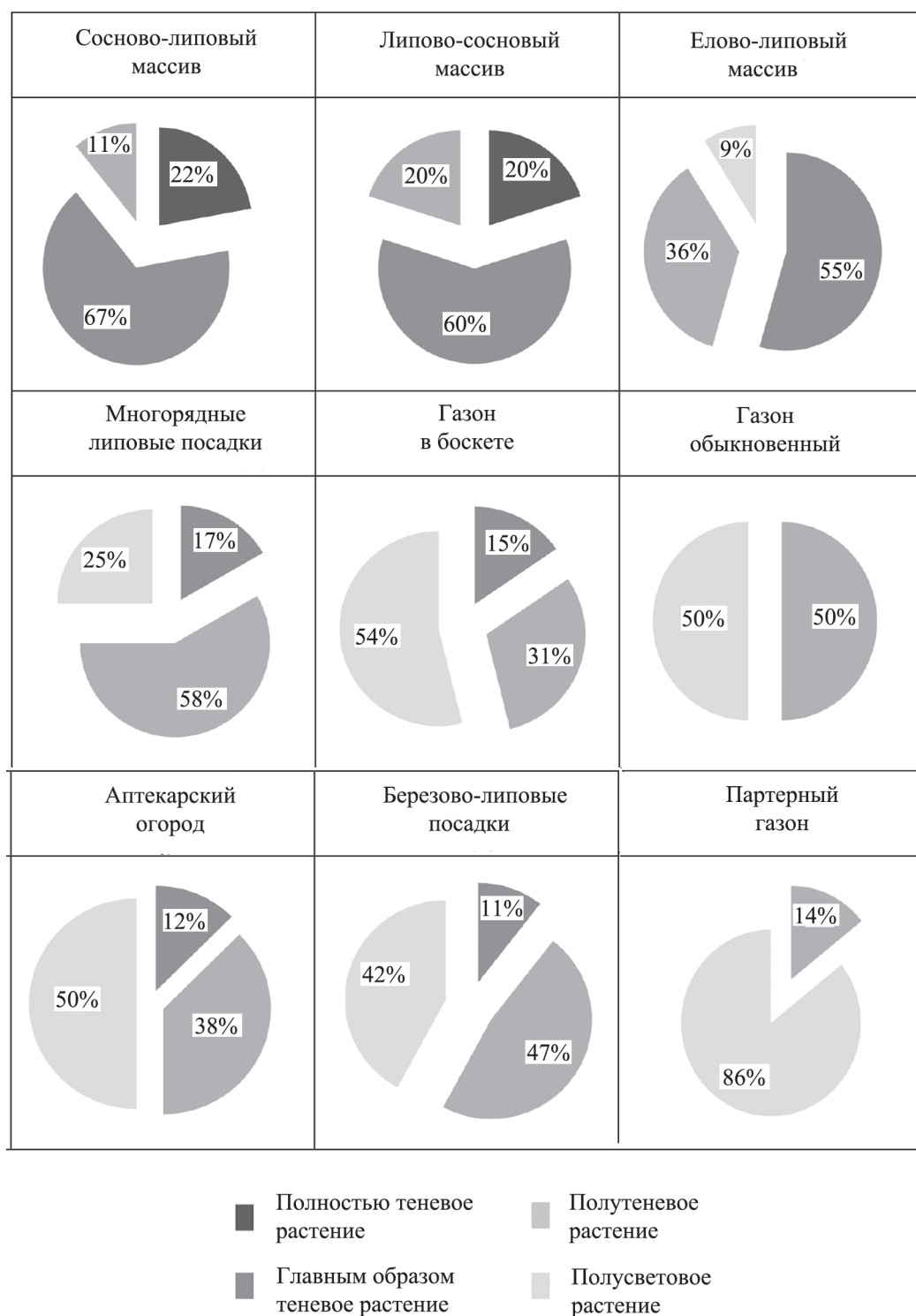


Рис. 3. Долевое участие травянистых видов (%) в зависимости от их отношения к свету в напочвенном покрове структурно-функциональных компонентов парка музея-усадьбы «Архангельское»

них питательных элементов. Результаты оценки уровня плодородия почв по видовому составу показали, что в пейзажной части парка в напочвенном покрове преобладают виды (64–80%), произрастающие на почвах от среднебедных до среднебогатых (рис. 4).

В сосново-липовом массиве присутствуют сныть обыкновенная и недотрога обыкновенная – лес-

ные виды, характерные для богатых почв. В елово-липовом массиве кроме сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.) есть крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), произрастающая на богатых (особенно азотом) почвах и никогда не встречающаяся на бедных.

В видовом составе травянистого покрова Аптекарского огорода доминируют виды (75%), харак-

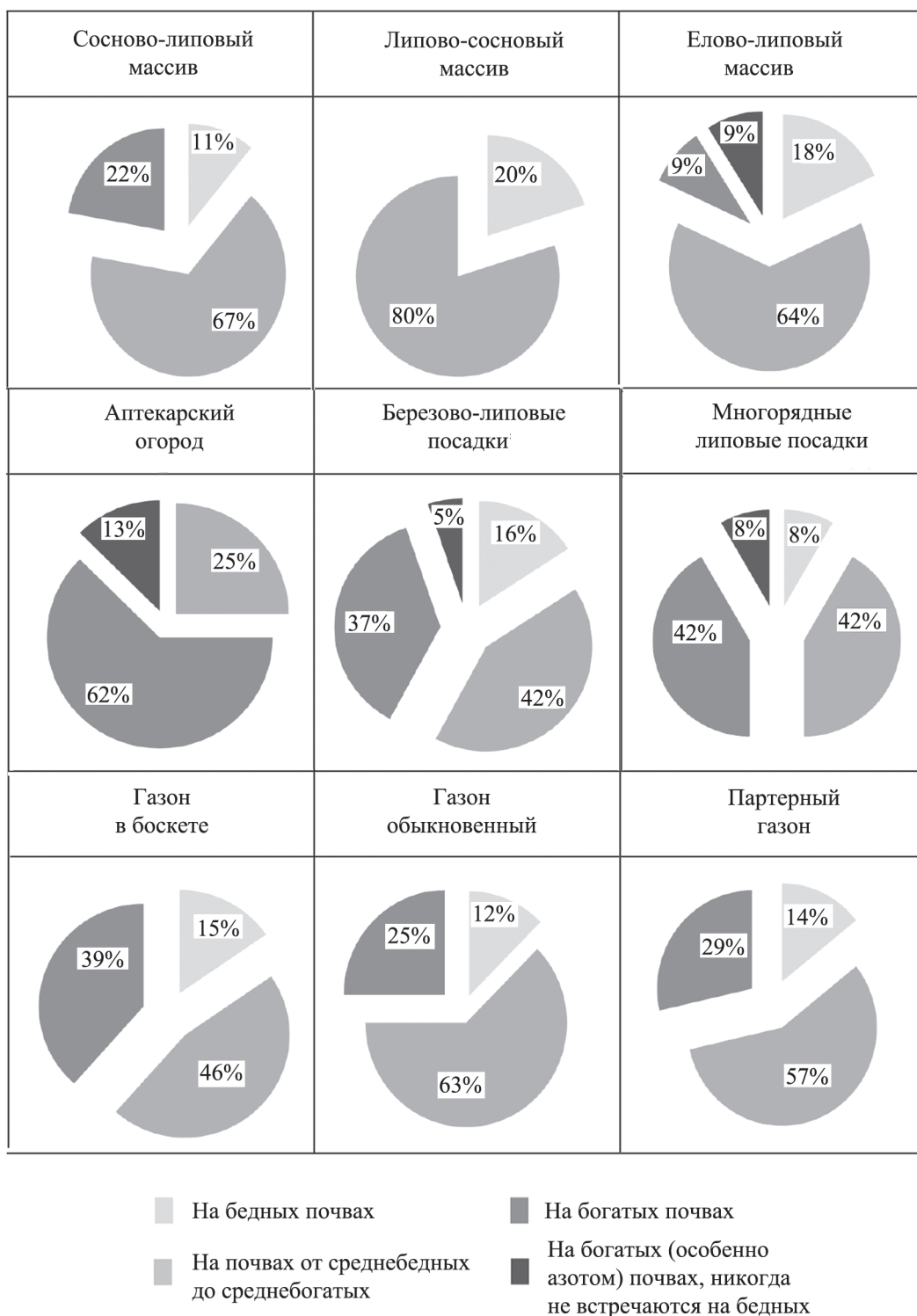


Рис. 4. Долевое участие травянистых видов (%) в зависимости от их отношения к богатству почвы в напочвенном покрове структурно-функциональных компонентов парка музея-усадьбы «Архангельское»

терные для богатых почв. В большом количестве произрастает крапива двудомная, диагностирующая высокое содержание азота в почве. Данная пробная площадь расположена на огороде, который сейчас заброшен, но сохранил свойства огородных почв, что проявляется в повышенной плодородии.

На сконструированных почвах регулярной части парка увеличивается число видов, характерных для богатых почв, что коррелирует с хорошим структурным состоянием почвенных горизонтов, установленным в результате исследования физических свойств данных почв (Ильяшенко, Семенов, 2014).

Однако виды, входящие в состав фитоценозов партерного и обыкновенного газонов, вероятно, не могут служить диагностами качества плодородия почв. Видовой состав газонов определяется составом травосмесей, используемых при их формировании, и зависит от выполнения работ по уходу, включающему кошение травостоя. Например, отсутствие в напочвенном покрове газонов крапивы двудомной объясняется тем, что крапива не переносит частого кошения.

Половина видов, произрастающих на поверхности газонов обитает на почвах от среднебедных до среднебогатых. К ним относятся, например, мятлик луговой (*Poa pratensis* L.) и овсяница красная (*Festuca rubra* L.) – виды, входящие в состав смесей, высеваемых на поверхность газонов.

Выводы

1. Изучение парковой растительности музея-усадьбы Архангельское показало, что число видов травяного покрова структурно-функциональных элементов парка соответствует числу видов травянистых растений в старых парках Подмосковья (Полякова, 1992) и колеблется от 6 до 19 с максимумом в многорядных березово-липовых посадках, где рекомендуется ввести особый режим охраны для сохранения биоразнообразия.

2. Природоохранное значение музея-усадьбы Архангельское определяется наличием в сосново-липовом массиве пейзажной части парка старовозрастных деревьев, имеющих экологическую и

историческую ценность, и растений, занесенных в Красную книгу г. Москвы (елово-липовый массив и многорядные березово-липовые посадки), а также наличием условно-эталонных биогеоценозов в пейзажной части парка.

3. Планировочная структура парка определяет увеличение открытости пространства от пейзажной к регулярной части, которое дифференцирует территорию парка по экологическим условиям, что сказывается непосредственно на структуре и видовом составе фитоценозов. От закрытых пространств пейзажной части парка к полуоткрытым и открытым пространствам регулярной части парка наблюдается закономерное изменение в видовом составе напочвенного покрова:

а) исчезают полностью теневые растения, значительно снижается доля главным образом теневых растений, появляются полусветовые виды;

б) уменьшается доля лесных и лесо-луговых растений, увеличивается количество луговых растений, а с усилением антропогенного вмешательства увеличивается доля сорно-рудеральных видов;

в) увеличивается доля растений, характерных для богатых почв, появляются виды, которые никогда не встречаются на бедных почвах.

4. Видовой состав напочвенного покрова свидетельствует о богатстве подавляющего числа исследуемых почв парковой территории (постагрогенных дерново-подзолистых почв пейзажной части парка и сконструированных почв его регулярной части).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Владыченский А.С., Семенюк О.В. Особенности структуры объектов ландшафтной архитектуры // Мат-лы междунар. науч. конф. «Пространственно-временная организация почвенного покрова: теоретические и прикладные аспекты» / Под ред. Б.Ф. Апарина. СПб., 2007. 671 с. [Vladychenskii A.S., Semenyuk O.V. Osobennosti struktury ob'ektov landshaftnoi arkhitektury. // Mat-ly mezhdunar. Nauch. Konf. «Prostranstvenno-vremennaya organizatsiya pochvennogo pokrova: teoreticheskie i prikladnye aspekty»/ Pod red. B.F. Aparina. SPb., 2007. 671 s.]
- Гостеев В.Ф., Юскевич Н.Н. Проектирование садов и парков. М., 1991. 339 с. [Gosteev V.F., Yuskevich N.N. Proektirovanie sadov i parkov. M., 1991. 339 s.]
- Ильяшенко М.А., Семенюк О.В. Физические свойства парковых почв объектов ландшафтной архитектуры // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 2014. № 1. С. 26–31 [Il'yashenko M.A., Semenyuk O.V. Fizicheskie svoystva parkovykh pochv ob'ektov landshaftnoi arkhitektury // Vestn. Mosk. Un-ta. Seriya 17. Pochvovedenie. 2014. № 1. S. 26–31].
- Киселева В.В., Ломов В.Д., Обыденников В.И., Титов А.П. История развития и современное состояние сосняков Алексеевской Роши // Лесоведение. 2010. № 3. С. 42–52. [Kiseleva V.V., Lomov V.D., Obydennikov V.I., Titov A.P. Istoriya razvitiya i sovremennoe sostoyanie sosnyakov Alekseevskoi Roshchi // Lesovedenie. 2010. № 3. S. 42–52].
- Князева Т.П., Князева Д.В. Газоны. М., 2004. 176 с. [Knyazeva T.P., Knyazeva D.V. Gazony. M., 2004. 176 s.]
- Ковязин В.Ф. Мониторинг почвенно-растительных ресурсов в экосистемах Санкт-Петербурга. СПб., 2010. 344 с. [Koviazin V.F. Monitoring pochvenno-rastitel'nykh resursov v ekosistemakh Sankt-Peterburga. SPb., 2010. 344 s.]
- Красная книга города Москвы (изд. 2-е, переработанное и дополненное) / Департ. природопользования и охраны окружающей среды г. Москвы / Отв. ред. Б.Л. Самойлов, Г.В. Морозова. М., 2011. 928 с. [Krasnaya kniga g. Moskvy (izd. 2-e, pererabotannoe i dopolnennoe) / Depart. prirodopol'zovaniya i okhrany okruzhayushchei sredy g. Moskvy / Otv. red. B.L. Samoilo, G.V. Morozova. M., 2011. 928 s.]
- Меланхолин П.Н., Малышева Т.В., Антюхина В.В. Еловые леса. // Леса Москвы. М., 2001. С. 76–84 [Melankholin P.N., Malysheva T.V., Antyukhina V.V. Elovye lesa. // Lesa Moskvy. M., 2001. S. 76–84]

- P.N., Malysheva T.V., Antyukhina V.V. Elovye lesa // Lesa Moskvy. M., 2001. S. 76–84].*
- Мельников В.Ю. Исторический ассортимент растений Летнего сада // Науч.-практ. конф. «Экологические проблемы исторических парков Санкт-Петербурга и окрестностей». 2014. http://www.konstantinpalace.ru/userfiles/%D0%9C%D0%95%D0%9B%D0%AC%D0%9D%D0%98%D0%9A%D0%9E%D0%92%D0%92_%20%D0%AE_.pdf [Mel'nikov V.Yu. Istoricheskii assortiment rastenii Letnego sada. // Nauch.-prakt. Konf. "Ekologicheskie problemy istoricheskikh parkov Sankt-Peterburga i okrestnostei". 2014. http://www.konstantinpalace.ru/userfiles/%D0%9C%D0%95%D0%9B%D0%AC%D0%9D%D0%98%D0%9A%D0%9E%D0%92%D0%92_%20%D0%AE_.pdf].*
- Мониторинг рекреационных лесов / Под ред. Л.М. Носова М., 2003. 167 с. [Monitoring rekreatsionnykh lesov / Pod red. L.M. Nosova M., 2003. 167 s.]*
- Полякова Г.А. Флора и растительность старых парков Подмосковья. М., 1992. 225 с. [Polyakova G.A. Flora i rastitel'nost' starykh parkov Podmoskov'ya. M., 1992. 225 s.]*
- Рысин Л.П., Савельева Л.И., Рысин М.А. Опыт мониторинга городских и пригородных лесов Москвы (на примере опытного Серебряноборского лесничества). // Лесной вестник. 1999. № 2. С. 33–35 [Rysin L.P., Savel'eva L.I., Rysin M.A. Opyt monitoringa gorodskikh i prigorodnykh lesov Moskvy (na primere opytnogo Serebryanoborskogo lesnichestva). // Lesnoi vestnik. 1999. № 2. S. 33–35].*
- Рысин Л.П., Савельева Л.И., Рысин С.Л. Сосновые леса / Леса Москвы. М., 2001. С. 62–76 [Rysin L.P., Savel'eva L.I., Rysin S.L., Sosnovye lesa // Lesa Moskvy. M., 2001. S. 62–76].*
- Рысин Л.П., Савельева Л.Н. Кадастры типов леса и лесных биогеоценозов. М., 2007. 143 с. [Rysin L.P., Savel'eva L.N. Kadastry tipov lesa i lesnykh biogeotsenozov. M., 2007. 143 s.]*
- Савельева Л.И., Полякова Г.А., Маслов А.А., Полунина М.А. Липовые леса / Леса Москвы. М., 2001. С. 85–91. [Savel'eva L.I., Polyakova G.A., Maslov A.A., Polunina M.A. Lipovye lesa // Lesa Moskvy. M., 2001. S. 85–91].*
- Семенов О.В. Зеленое наследие объектов ландшафтной архитектуры / Зеленая инфраструктура: от глобального к локальному. Сб. тр. междунар. конф. СПб., 2012. С. 181–182 [Semenyuk O.V. Zelenoe nasledie ob'ektov landshaftnoi arkhitektury / Zelenaya infrastruktura: ot global'nogo k lokal'nomu. Sb. tr. mezhdunar. konf. SPb., 2012. S. 181–182].*
- Семенов О.В. Устойчивое развитие и исторические парковые территории / Мат-лы V-й науч.-практ. конф. «Экологические проблемы исторических парков». 14 мая 2014 г. СПб., 2014. С. 8–15 [Semenyuk O.V. Ustoichivoe razvitie i istoricheskie parkovye territorii // Mat-ly V-i nauch.-prakt. konf. «Ekologicheskie problemy istoricheskikh parkov». 14 maya 2014g. SPb., 2014. S. 8–15].*
- Семенов О.В., Ильяшенко М.А. Пространственная изменчивость почвенных свойств разновозрастных сосняков пейзажной части паркового комплекса «Архангельское». // Вестн. Моск. ун-та. Сер.17. Почвоведение. 2013. № 1. С. 23–29 [Semenyuk O.V., Il'yashenko M.A. Prostranstvennaya izmenchivost' pochvennykh svoistv raznovozrastnykh sosnyakov peizazhnoi chasti parkovogo kompleksa «Arkhangel'skoe» // Vestn. Mosk. Un-ta. Seriya 17. Pochvovedenie. 2013. № 1. S. 23–29].*
- Сокольская О.Б., Кузин А.Н. Анализ состояния парка князей Волконских в селе Владыкино Саратовской области и рекомендации по его использованию // Вестн. Алтайского гос. аграрного университета. 2011. № 2. С. 51–57 [Sokol'skaya O.B., Kuzin A.N. Analiz sostoyaniya parka knyazei Volkonskikh v sele Vlad'yikino Saratovskoi oblasti i rekomendatsii po ego ispol'zovaniyu. // Vestn. Altaiskogo gos. agrarnogo universiteta. 2011. № 2. S. 51–57].*
- Landolt E. Okologische Zeigerwerts zur Sweizer Flora. Zurich, 1977. H. 64. S. 1–208.*

Поступила в редакцию / Received 19.04.2015

Принята к публикации / Accepted 24.02.2016

CHARACTERISTICS OF VEGETATIVE COVER AS THE MOST IMPORTANT COMPONENT OF A COMPREHENSIVE SOIL-ECOLOGICAL STUDIES HISTORICAL PARKS

O.V. Semenyuk¹, M.A. Vaganova²

As a result of a comprehensive research, regularities of changes in the structure and species composition of the park phytocenoses in connection with organizational and planning structure of the park, which differentiates the park area on the environmental conditions and determines the composition of the soil cover. From the landscape of the park to the regular part the proportion of light-loving and weed-ruderal plants increases, as well as the degree of transformation of the soil profile soil park. Based on the analysis of species composition phytocenoses, high fertility soils park was diagnosed.

Key words: comprehensive environmental studies, park vegetation and soil properties of vegetation indicator, organizational and planning structure of the park of the Arkhangelskoe Estate.

¹ Semenyuk Olga Vyacheslavovna, Chair of General soil science faculty of soil science Lomonosov Moscow State University (olgatour@rambler.ru); ² Vaganova Maria Alexandrovna, Chair of General soil science soil science faculty of the Lomonosov Moscow State University (vaganova-maria@soil.msu.ru).

УДК 581.5

ПАРАМЕТРЫ СЕМЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ АЛЬПИЙСКИХ МАЛОЛЕТНИКОВ И ИХ СРАВНЕНИЕ С МНОГОЛЕТНИМИ РАСТЕНИЯМИ

¹Е.С. Казанцева, ²В.Г. Онипченко, ³В.А. Богатырев, ⁴А.М. Кипкеев, ⁵Е.Н. Лидер

Изучены параметры семенного возобновления девяти альпийских малолетников в Карачаево-Черкесской Республике (гора Малая Хатипара, 2800 м над ур. моря). По результатам шести лет наблюдений для *Sedum tenellum* отмечена самая высокая семенная продуктивность (210±16 семян на генеративный побег), самые высокие численность побегов (194±33 побегов на 1 м²) и урожай семян (41 967±8 339 на 1 м²). Самые крупные семена (3,39 и 3,25 мг – воздушно-сухая и абсолютно сухая масса одного семени соответственно) отмечены у *Anthyllus vulneraria*, самые мелкие – у *Sedum tenellum* (0,03 и 0,02 мг). Семена *Draba hispida* и *Murbeckiella huetii* имели высокую лабораторную всхожесть (более 50%), семена *Anthyllus vulneraria*, *Eritrichium caucasicum* и *Sedum tenellum* – низкую всхожесть (менее 10%). У большинства исследуемых видов семена начинали прорастать в первые дни эксперимента. При сопоставлении семенной продуктивности и массы семян между малолетними и многолетними растениями высокогорий Тебердинского заповедника значимых отличий выявлено не было, но при этом у малолетников наблюдалась тенденция к снижению массы семян по сравнению с многолетниками.

Ключевые слова: семенная продуктивность, численность генеративных побегов, урожай семян, масса семян, всхожесть, альпийские растения, малолетники, многолетники.

Роль семени в жизни цветковых растений чрезвычайно велика. Если даже многолетники, возобновляющиеся преимущественно вегетативным путем, время от времени прибегают к семенному размножению, то у малолетних растений семя незаменимое звено в цепи поколений (Марков, 1990, 2012). В сообществах холодных биомов многие растения не способны к вегетативному размножению (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984; Pokarzhevskaya, 1995; Körner, 2003), поэтому поддержание устойчивости высокогорных фитоценозов прямо связано с успехом семенного размножения растений (Логвиненко, Онипченко, 1999а).

«Малолетние растения» или «малолетники» – это монокарпики и поликарпики с продолжительностью онтогенеза от 1 года до 15 лет (Жмылев и др., 2005). На вопрос, что такое малолетние растения, М.В. Марков (1990) дает следующий ответ:

1) это биологическая группа растений, выделенная по продолжительности жизни; 2) особая жизненная форма как совокупность приспособи-

тельных морфологических черт, т.е. своеобразный адаптивный габитус; 3) тип эколого-ценотической стратегии.

Если говорить о типах стратегий, то малолетние растения тяготеют к эксплорентам (по: Раменский, 1935) или рудералам (по классификации: Grime, 2001), но поскольку растения способны произрастать в разных фитоценозах, то они могут быть представлены популяциями, демонстрирующими разные варианты стратегий (Марков, 1990; Жукова, 1995). Так, Ф. Грайм с соавторами (Grime et al., 1988) классифицировали некоторые однолетники и малолетники как конкуренты-рудералы или стресс-толеранты-рудералы.

Принято считать, что для малолетников характерна высокая семенная продуктивность, однако М.В. Марков (1990) отметил, что для многих видов, особенно для сорных растений, этот показатель сильно завышен. При сопоставлении 96 видов малолетников (Марков, 2012) отмечено, что очень высокой плодовитостью (свыше 30 000 семян на

¹Казанцева Елена Сергеевна – аспирант кафедры геоботаники МГУ имени М.В. Ломоносова, мл. науч. сотр. отдела флоры ГБС РАН (biolenok@mail.ru); ²Онипченко Владимир Гертрудович – зав. кафедрой геоботаники биологического факультета, докт. биол. наук (vonipchenko@mail.ru); ³Богатырев Василий Александрович – аспирант кафедры геоботаники МГУ имени М.В. Ломоносова, начальник проектного отдела ООО «Экоперспектива» (vasilb@inbox.ru); ⁴Кипкеев Алий Магомедович – аспирант Карачаево-Черкесского государственного университета им. У.Д. Алиева (kipkeev_ali@mail.ru); ⁵Лидер Елена Николаевна – аспирант кафедры геоботаники биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (Elena_kuraz@mail.ru).

особь) обладают около 14% изученных видов. Для большинства видов (более 55%) характерна плодовитость менее 5000 семян на особь. Широкое варьирование семенной продуктивности и массы семян малолетних растений показано и в ряде других работ (Доброходов, 1961; Stevens, 1932; Grubb, 1976; Gross, Warner, 1982; During et al., 1985).

М.В. Марков (1990) доказал силу влияния фитоценотической среды на плодовитость растений. Невысокая семенная продуктивность (менее 100 семян на побег) отмечена у значительной части видов на некоторых высокогорных лугах Кавказа, в тундрах Таймыра, подушечниках Памира (Логвиненко, Онипченко, 1999а). В то же время в приледниковой флоре Алтая и Альп широко представлены виды с высокой плодовитостью – от 500 до 10 000 семян на особь (Логвиненко, Онипченко, 1999а). Пионерные виды альпийских тундр штата Нью-Гэмпшир (Белые Горы, США, Marchand, Roach, 1980) образуют семенной дождь от 53 до 1200 семян на 1 м² за вегетационный сезон.

Размер и масса семян имеют большое экологическое значение, от них зависит жизнеспособность всходов, длительность сохранения всхожести семян в почве и многие другие черты популяционной жизни растений (Аджиева, Онипченко, 2008). Как правило, мелкосемянные растения производят больше семян на единицу площади, а всходы крупносемянных растений более конкурентоспособны (Moles, Westoby, 2004). Интересно, что размер семян может уменьшаться с увеличением возраста особей (*Carex secalina*, Lembicz et al., 2011). Мелкие семена – часто результат отбора на непоедимость позвоночными (Онипченко, 2013). Большинство видов альпийских растений могут образовывать либо много мелких, либо немного крупных семян, что связано с ограниченностью ресурсов (Аджиева, Онипченко, 2008). В контексте обсуждения стратегий можно предположить, что многолетние растения имеют мало крупных, а малолетние – много мелких семян, что подтверждено экспериментально (Silvertown, 1981; Chambers, 1993). Однако Э. Салисбур (Salisbury, 1942, 1973) доказал, что связь массы семени с типом местобитания более тесная, чем с типом онтогенеза.

При изучении некоторых видов растений альпийских лишайниковых пустошей доказано, что более высокорослые виды при дополнительном минеральном питании увеличивают семенную продуктивность, а относительно низкорослые – уменьшают (Логвиненко, 2002). Лимитирующими элементами при образовании генеративных побегов у растений пустошей являются азот и фосфор (Судзиловская, 2005). В результате

наблюдений за *Saxifraga moschata* в Австрийских высокогорьях Альп установлено, что на число генеративных побегов и семенную продуктивность особей этого вида положительно влияет ранний сход снега, а отрицательно – жаркое и засушливое лето (Ladining, Wagner, 2005).

По мнению В. Биллингс и Г. Муней (Billings, Mooney, 1968), у арктических и альпийских растений длительный покой семян не выражен. Семена хорошо прорастают после скарификации, стратификации, воздействия света или по прошествии времени. Их предположение было доказано другими авторами (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984; Павлов, Онипченко, 1987; Bell, Bliss, 1980; Douglas, 1995; Schwiembacher et al., 2011). Контроль прорастания семян растений холодных биомов происходит за счет зимних низких температур и позднего созревания семян в конце вегетационного сезона, поэтому большая часть семян прорастает только весной, после схода снега (Billings, Mooney, 1968). Тем не менее семена могут долго сохранять всхожесть после глубокой заморозки в почве или ледниках, например, семена *Lupinus arcticus*, найденные в Юконе на северо-западе Канады, взошли после 10 000 лет нахождения в вечно-мерзлотной почве (Billings, Mooney, 1968). Изучая покой семян растений Центральных Альп Э. Швиенбахер с соавторами (Schwiembacher et al., 2010) заключили, что альпийские виды растений представляют собой широкий спектр стратегий в отношении выраженности покоя семян.

Ранее были представлены следующие сведения по параметрам семенного размножения альпийских растений Тебердинского заповедника: по семенной продуктивности, численности генеративных побегов и урожаю семян [О.А. Логвиненко и В.Г. Онипченко (1999а, 1999б), V.G. Onipchenko (2004)]; по массе семян [Р.Б. Аджиева и В.Г. Онипченко (2011), Р.К. Аджиев (2012)]; по всхожести [Р.К. Аджиев и В.Г. Онипченко (2009, 2011), Р.К. Аджиев (2012), Аджиев с соавторами (2012)].

Цель настоящей работы – изучение параметров семенного возобновления альпийских малолетних растений Северо-Западного Кавказа на примере Тебердинского заповедника, выявление отличий семенного возобновления между малолетними и многолетними видами.

Методика

Исследования проведены в Карачаево-Черкесской Республике на территории Тебердинского государственного природного биосферного заповедника на горе Малая Хатипара (2800 м над ур. моря). Исследования для каждого вида проводили

в пределах одного фитоценоза: *Anthyllis vulneraria* (на малоподвижной осыпи), *Murbeckiella huetti* (на подвижной осыпи), *Androsace albana* и *Eritrichium caucasicum* (на альпийской лишайниковой пустоши), *Draba hispida* и *Carum meifolium* (на зоогенно нарушенных участках разнотравного гераниево-копеечникового альпийского луга), *Minuartia recurva* и *Sedum tenellum* (на зоогенно нарушенных участках пестроовсянищевого луга), *Trifolium badium* (на ненарушенных участках пестроовсянищевого луга).

Изучение параметров семенного возобновления альпийских малолетников проводили по общепринятым методикам (Левина, 1981; Полевая геоботаника, 1960; Злобин, 2000; Ходачек, 2000). Для подсчета семенной продуктивности (число семян на один генеративный побег) отбирали без выбора по 100 генеративных побегов в 2009 г. и по 50 в 2010–2014 гг. У каждого побега путем прямого подсчета определяли число завязавшихся семян (незадолго до созревания). Подсчет проводили каждый год в конце августа в течение 6 лет в период с 2009 по 2014 гг., для *Murbeckiella huetti* – 4 года, с 2011 по 2014 гг.). Численность генеративных побегов для каждого вида учитывали на постоянных площадках, заложенных в пределах указанных выше сообществ. Общая площадь составляла для *Anthyllis vulneraria*, *Androsace albana*, *Eritrichium caucasicum* и *Murbeckiella huetti* по 0,625 м², для *Sedum tenellum* – 0,5 м², для *Minuartia recurva* и *Trifolium badium* – 0,375 м², для *Carum meifolium*, *Draba hispida* – 0,25 м².

Урожай семян определяли как произведение среднего числа генеративных побегов (на 1 м²) на среднюю семенную продуктивность отдельного побега. Воздушно-сухую массу семян определяли взвешиванием 100 нормально развитых семян в пятикратной повторности на аналитических весах. Для определения абсолютно сухой массы семена помещали в сушильный шкаф с температурой 80 °С на 36 ч, затем их вновь взвешивали.

В 2012 и 2013 гг. мы провели эксперимент по проращиванию семян в условиях, приближенных к естественным условиям произрастания вида. Для этого в климатических камерах был установлен режимы: 10 °С, отсутствие света в течение 8 ч – «ночь»; 25 °С, свет в течение 16 ч – «день». Перед проращиванием семена стратифицировали в течение 6 месяцев. Сто семян каждого вида в пятикратной повторности проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге, смоченной дистиллированной водой. Эксперимент продолжался 30 дней. В 2012 г. в чашки Петри с семенами мы добавили немного почвы, приве-

зенной с альпийского стационара, в 2013 г. почву не добавляли.

Статистическое сравнение параметров семенного размножения малолетних и многолетних альпийских видов

Данные по многолетним видам мы получили из литературных источников (Онипченко, 2004; Аджиева, Онипченко, 2011; Аджиев, 2012) и баз данных В.Г. Онипченко. Из состава изученных нами девяти видов малолетников была исключена *Minuartia recurva*, так как в ходе наших наблюдений (Казанцева и др., 2016) стала очевидной принадлежность этого вида к типичным многолетникам. В итоге, для анализа были отобраны 8 малолетних видов, а также 97 видов многолетников по семенной продуктивности (число семян на один побег) и 38 видов по абсолютно сухой массе семян. Все количественные данные были проверены на нормальность тестом Колмогорова–Смирнова в программе Statistica 8.0. Тест подтвердил нормальность распределения, поэтому для проверки значимости различий параметров семенного размножения малолетников от многолетников мы использовали *t*-критерий в программе Microsoft Excel.

Результаты

Малолетние альпийские растения производят различное число семян на побег в разные годы (табл. 1). Самые высокие показатели семенной продуктивности, численности побегов и урожая семян были отмечены для *Sedum tenellum* (табл. 1, 2). Для *Draba hispida* и *Murbeckiella huetti* эти показатели были также высокими, а для *Androsace albana*, *Anthyllus vulneraria*, *Eritrichium caucasicum*, *Minuartia recurva* и *Trifolium badium* – низкими. У *Carum meifolium* отмечены высокая семенная продуктивность (125±7 семян на один побег), высокий урожай (2885±982 семян на 1 м²), но численность генеративных побегов была не высока (24±8 побегов на 1 м²). Одна особь *Murbeckiella huetti* может образовывать 4±1 генеративных побегов и продуцировать 697±251 семян за вегетационный сезон (табл. 2).

Самые крупные семена среди изученных малолетних видов отмечены у *Anthyllus vulneraria* (воздушно-сухая масса одного семени составила 3,39 мг, а абсолютно сухая – 3,25 мг) (табл. 3). К растениям с семенами среднего размера (более 0,5 мг, но менее 2 мг) мы отнесли *Androsace albana*, *Eritrichium caucasicum* и *Trifolium badium*. К мелкосемянным растениям (с массой семени менее 0,5 мг) относятся *Draba hispida*, *Minuartia*

Таблица 1

Динамика семенной продуктивности альпийских малолетних растений ($n = 100$ в 2009 г., $n = 50$ в 2010–2014 гг.)

Вид	Число семян на 1 генеративный побег в разные годы (2009–2014)					
	2009	2010	2011	2012	2013	2014
	ср. (ош.)	ср. (ош.)	ср. (ош.)	ср. (ош.)	ср. (ош.)	ср. (ош.)
<i>Androsace albana</i>	63 (8)	65 (7)	43 (3)	40 (3)	34 (2)	35 (4)
<i>Anthyllus vulneraria</i>	16 (1)	18 (2)	21 (1)	18 (2)	12 (1)	15 (1)
<i>Carum meifolium</i>	– (–)	111 (9)	119 (8)	146 (11)	133 (11)	114 (9)
<i>Draba hispida</i>	181 (33)	53 (4)	33 (4)	82 (8)	123 (13)	77 (7)
<i>Eritrichium caucasicum</i>	17 (1)	23 (2)	20 (1)	5 (1)	9 (1)	2 (1)
<i>Minuartia recurva</i>	32 (3)	20 (2)	22 (3)	– (–)	– (–)	– (–)
<i>Murbeckiella huetii</i>	– (–)	– (–)	276 (30)	71 (8)	235 (22)	118 (11)
<i>Sedum tenellum</i>	176 (25)	245 (18)	225 (18)	155 (12)	258 (22)	199 (18)
<i>Trifolium badium</i>	30 (6)	75 (4)	2 (1)	27 (4)	28 (3)	41 (3)

Обозначения: n – повторность, ср. – среднее, ош. – ошибка.

Таблица 2

Средние по годам показатели семенной продуктивности (число семян на 1 побег, число побегов на 1 особь, число семян на 1 особь, число генеративных побегов на 1 м², урожай семян – число образованных семян на 1 м²)

Вид	n	Число семян на 1 побег		Число побегов на 1 особь		Число семян на 1 особь		Число побегов			Урожай семян	
		ср.	ош.	ср.	ош.	ср.	ош.	S	ср.	ош.	ср.	ош.
<i>Androsace albana</i>	6	47	6	3	1,1	138	33	0,625	17	5	792	217
<i>Anthyllus vulneraria</i>	6	17	1	2	0,4	35	3	0,625	83	32	1235	392
<i>Carum meifolium</i>	5	125	7	1	0	125	7	0,25	24	8	2885	982
<i>Draba hispida</i>	6	91	22	2	0,5	171	39	0,25	134	46	9500	3371
<i>Eritrichium caucasicum</i>	6	13	4	2	0,5	24	7	0,625	44	7	466	109
<i>Minuartia recurva</i>	3	25	3	5	1,5	106	29	0,375	92	7	1981	189
<i>Murbeckiella huetii</i>	4	175	48	4	0,8	697	251	0,625	177	19	33756	11981
<i>Sedum tenellum</i>	6	210	16	3	0,8	657	105	0,5	194	33	41967	8339
<i>Trifolium badium</i>	6	34	10	2	0,3	75	20	0,375	58	27	1438	774

Обозначения: n – повторность (число лет наблюдений), S – площадь учета численности побегов (м²), ср. – среднее, ош. – ошибка.

recurva, *Murbeckiella huetii* и *Sedum tenellum*. Низкая всхожесть семян (менее 10%) была отмечена у *Anthyllus vulneraria*, *Eritrichium caucasicum* и *Sedum tenellum* (табл. 3). Средняя всхожесть (11–50%) зафиксирована у *Androsace albana*, *Minuartia recurva* и *Trifolium badium*, а высокая (более 50%) – у *Draba hispida* и *Murbeckiella*

huetii. Семена *Carum meifolium* не проросли. У большинства из исследуемых видов семена стали прорастать вскоре после начала эксперимента – на 4–7 день (табл. 3). Первые проростки *Androsace albana* и *Eritrichium caucasicum* появились ближе к середине (или даже концу) эксперимента – на 12–22 день.

Т а б л и ц а 3

Воздушно-сухая и абсолютно сухая масса 1 семени (мг), всхожесть семян альпийских малолетних растений (%), день появления первых проростков (для всех параметров повторность $n = 5$)

Вид	Воздушно-сухая масса семени, мг		Абсолютно сухая масса семени, мг		Всхожесть семян, %				День появления первого проростка	
					2012 г.		2013 г.		2012 г.	2013 г.
	ср.	ош.	ср.	ош.	ср.	ош.	ср.	ош.	ср.	ош.
<i>Androsace albana</i>	0,73	0,004	0,70	0,004	48	7,4	19	5,2	12	22
<i>Anthyllus vulneraria</i>	3,39	0,047	3,25	0,038	5	1,2	5	1,2	5	6
<i>Carum meifolium</i>	1,37	0,023	1,32	0,023	0	0	0	0	–	–
<i>Draba hispida</i>	0,07	0,003	0,07	0,001	88	0,5	91	4,2	5	5
<i>Eritrichium caucasicum</i>	1,21	0,006	1,15	0,004	2	0,6	2	1,2	17	17
<i>Minuartia recurva</i>	0,17	0,002	0,16	0,004	54	3,5	22	2,6	4	5
<i>Murbeckiella huetii</i>	0,1	0,001	0,09	0,003	67	5,9	37	9,7	7	5
<i>Sedum tenellum</i>	0,03	0,001	0,02	0,002	3	1,5	1	0,5	18	5
<i>Trifolium badium</i>	0,56	0,017	0,53	0,014	57	6,7	16	2,2	5	6

Обозначения: ср. – среднее, ош. – ошибка.

Обсуждение

Параметры семенного возобновления альпийских малолетников. По результатам наших наблюдений, *Anthyllus vulneraria* образует самые крупные семена среди изученных видов малолетников, при этом семенная продуктивность генеративных побегов низкая (17 семян на 1 побег), всхожесть семян также низкая (5%), прорастают семена рано – в первой декаде эксперимента. Наши результаты согласуются с опубликованными ранее данными. По данным З.В. Акуловой (1994), масса одного семени этого вида составляет 2,8 мг, по данным Р.К. Аджиева (2012), – 3,2 мг. Первые всходы появляются на 8–10-й день после посева (Польша, Kossowski, 1963). Всхожесть семян варьирует от 2,7% (в лабораторных условиях) до 21,7% (на открытом воздухе после зимнего хранения семян на поверхности почвы) (Аджиев, 2012). Резкое возрастание всхожести этого вида происходит после механического повреждения кожуры семян: полевая и лабораторная всхожесть после скарификации наждачной бумагой составляет соответственно 34,7 и 86,3%, а без скарификации – 1 и 0,5% (Акулова, 1994). Положительный эффект скарификации на прорастание семян растений из семейства бобовые был подтвержден ранее (Grime et al., 1981; Flueler, 1992). Интересно отметить, что свежесобранные семена *Anthyllus vulneraria* имеют высокую всхожесть (33%) по

сравнению с другими альпийскими видами, однако после хранения в почве более трех лет семена этого вида не прорастают (Аджиев, 2012).

Семенная продуктивность генеративных побегов *Trifolium badium* низкая (34 семени на один побег), масса семян средняя (0,53 мг), всхожесть средняя (16–57%), семена прорастают рано. По результатам исследования Р.К. Аджиева (2012), лабораторная всхожесть для этого вида составляет 11,7%, а всхожесть свежесобранных семян – 1,3%. После хранения в почве более трех лет семена не прорастают. Абсолютно сухая масса одного семени составляет 0,53 мг.

Среди изученных малолетников *Sedum tenellum* обладает самой высокой семенной продуктивностью (210 семян на 1 побег) и самыми мелкими семенами (0,02 мг). Всхожесть семян этого вида в лабораторных условиях была крайне низкой (1–3%), что отмечено и в ряде более ранних работ. Так, по данным Р.К. Аджиева (2012), всхожесть *Sedum tenellum* после сухого хранения составляет 3,3%, после холодного хранения – 0,3%. Масса одного семени 0,02 мг. По данным К.А. Шинковской (2007), при осеннем посеве семян, не подвергшихся стратификации, их всхожесть составила 3,2%, а в результате весеннего посева ни одно из семян не взошло. По нашим наблюдениям, несмотря на низкую лабораторную всхожесть, проростки этого вида обильны в альпийском поясе в местах зоогенных нарушений.

Семенная продуктивность *Androsace albana* и *Eritrichium caucasicum* низкая, размер семян средний, всхожесть средняя и низкая соответственно, первые проростки появляются поздно (табл. 2, 3). В связи с поздним прорастанием семян *Androsace albana* и сильным заражением семян *Eritrichium caucasicum* грибами во время проращивания в лабораторных условиях всхожесть этих видов может быть недооценена. Проведенные ранее исследования также показали очень низкую (0,3–0,7%) всхожесть семян *Eritrichium caucasicum* (Аджиев и др., 2012). По данным О.А. Логвиненко и В.Г. Онипченко (1999а), семенная продуктивность *Eritrichium caucasicum* составляет 11,7 семян на один генеративный побег, что согласуется с нашими результатами. Лабораторная всхожесть *Androsace albana* (Аджиев, 2012) после сухого хранения составляет 32%, после холодного хранения – 35%. Свежесобранные семена не взошли, всхожесть на открытом воздухе после зимнего хранения на поверхности почвы составляет 7,7%, масса одного семени 0,78 мг. По нашим результатам, семенная продуктивность *Androsace albana* составляет 47±6 семян на 1 побег, а по данным М.Г. Шихэмирова (1984), – 9 семян, столь существенная разница может быть связана с климатическими условиями, например, снегопад во время цветения может существенно снизить число успешно завязавшихся семян.

По нашим данным, семенная продуктивность *Minuartia recurva* низкая (25 семян на 1 генеративный побег), масса семян низкая (0,16 мг), всхожесть средняя (22–54%), прорастает на 4–5-й день после начала эксперимента. Наши результаты сходны с данными, полученными в других исследованиях. В работе Р.К. Аджиева (2012) всхожесть свежесобранных семян этого вида составила 16,7%, на открытом воздухе после зимнего хранения на поверхности почвы – 43%. После погребения в почву на один год проросли 91% семян, после двухлетнего погребения – 8%. Семенная продуктивность *Minuartia recurva* составляла 16,1 семян на 1 генеративный побег (Логвиненко, Онипченко, 1999а), что близко к полученным нами данным.

У мелкосеменных *Draba hispida* и *Murbeckiella huetii* семенная продуктивность и всхожесть высокие, первые проростки появляются рано (табл. 2, 3). По литературным данным (Аджиев, 2012), лабораторная всхожесть *Draba hispida* после сухого хранения составляет 53,7%, после холодного хранения – 49%, всхожесть свежесобранных семян 6,3%, масса одного семени 0,07 мг, что

согласуется с нашими результатами. Параметры семенного возобновления *Murbeckiella huetii* в нашей работе изучены впервые.

У *Carum meifolium* семенная продуктивность высокая (125±7 семян на 1 генеративный побег), масса семян средняя (1,32 мг). Сходные показатели были отмечены и другими исследователями: семенная продуктивность 112 семян на один генеративный побег (Логвиненко, Онипченко, 1999а), масса одного семени 1 мг (Аджиев, 2012). В нашем эксперименте семена этого вида не проросли. По данным Р.К. Аджиева (2012), всхожесть семян этого вида была крайне низкой (1,3 и 0,7% после сухого и холодного хранения соответственно). Низкая всхожесть семян зонтичных в лабораторных условиях была отмечена и ранее (Robinson, 1954; Grime et al., 1981). Однако, по нашим наблюдениям, *Carum meifolium* образует высокое число всходов в альпийском поясе на местах зоогенных нарушений.

Сравнение параметров семенного размножения малолетних и многолетних альпийских видов. По результатам наших наблюдений, исследуемые виды альпийских малолетников могут образовывать как очень крупные, так и очень мелкие семена (табл. 3). Число семян на 1 побег варьирует от 13±4 для *Eritrichium caucasicum* и до 210±16 для *Sedum tenellum* (табл. 2). В связи с этим малолетники сложно отнести к особой когорте, отличной от многолетних видов. Для уточнения нашего предположения мы сравнили статистически данные по семенной продуктивности и массе семян многолетних растений альпийских высокогорий Тебердинского заповедника с нашими результатами. Среднее значение для малолетников абсолютно сухой массы 100 семян составило 89±38 мг, а для многолетних этот показатель равен 184±38 мг (t -критерий = 0,1). Среднее значение семенной продуктивности малолетников составляет 87±25 семян на 1 генеративный побег, а у многолетних этот показатель равен 104±36 (t -критерий = 0,7). В обоих случаях по t -критерию значимых отличий выявлено не было. Это подтверждает наше предположение о том, что по параметрам семенного возобновления (а именно, по семенной продуктивности и массе семян) малолетние альпийские растения не имеют значимых отличий от многолетних альпийских растений, но хотелось бы отметить, что по результатам статистической обработки у малолетников наблюдается тенденция к снижению массы семян по сравнению с многолетниками.

Авторы выражают благодарность профессору Йошихару Фудзии (Professor Yoshiharu

FUJII, Tokyo University of Agriculture and Technology, Japan) за возможность провести в 2013 г. эксперимент по проращиванию семян в его лаборатории.

Полевые работы выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 11-04-01215 и № 14-04-00214).

Обработка материалов и написание статьи осуществлены при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 14-50-00029).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Аджиев Р.К.* Экспериментальное изучение всхожести семян альпийских растений Северного Кавказа / Дис. ... канд. биол. наук. М., 2012. 141 с. [*Adzhiev R.K.* Eksperimental'noe izuchenie vskhozhesti semyan al'piiskikh rastenii Severnogo Kavkaza / Dis. ... kand. Boil. nauk. M., 2012. 141 s.].
- Аджиев Р.К., Онипченко В.Г.* Влияние погребения в почву на всхожесть семян альпийских растений Северо-Западного Кавказа // Почвы и растительный мир горных территорий / Отв. ред. Ф.А. Темботова и др. М., 2009. С. 105–107. [*Adzhiev R.K., Onipchenko V.G.* Vliyanie pogrebeniya v pochvu na vskhozhest' semyan al'piiskikh rastenii Severo-Zapadnogo Kavkaza // Pochvy i rastitel'nyi mir gornykh territorii / Отв. red. F.A. Tembotova i dr. M., 2009. S. 105–107].
- Аджиев Р.К., Онипченко В.Г.* Экспериментальное изучение всхожести погребенных семян альпийских растений // Юг России: экология, развитие. 2011. № 2. С. 17–23 [*Adzhiev R.K., Onipchenko V.G.* Eksperimental'noe izuchenie vskhozhesti pogrebennykh semyan al'piiskikh rastenii // Yug Rossii: ekologiya, razvitie. 2011. № 2. S. 17–23].
- Аджиева Р.Б., Онипченко В.Г.* Связь массы семян с эколого-морфологическими параметрами альпийских растений Северо-Западного Кавказа // Экологический вестник Северного Кавказа. 2008. Т. 4. № 2. С. 82–87 [*Adzhieva R.B., Onipchenko V.G.* Svyaz' massy semyan s ekologo-morfologicheskimi parametrami al'piiskikh rastenii Severo-Zapadnogo Kavkaza // Ekologicheskii vestnik Severnogo Kavkaza. 2008. T. 4. № 2. S. 82–87].
- Аджиев Р.К., Онипченко В.Г., Текеев Д.К.* Сохранение жизнеспособности погребенных семян в альпийских фитоценозах Северо-Западного Кавказа: итоги пятилетнего эксперимента // Журн. общ. биол. 2012. Т. 73. № 6. С. 453–458. [*Adzhiev R.K., Onipchenko V.G., Tekeev D.K.* Sokhranenie zhiznesposobnosti pogrebennykh semyan v al'piiskikh fitotsenozakh severo-zapadnogo Kavkaza: itogi pyatiletnego eksperimenta // Zhurn. obshch. biol. 2012. T. 73. № 6. S. 453–458].
- Акулова З.В.* Онтогенез и некоторые биологические особенности видов рода *Anthyllis* L., выращиваемых в Ленинградской области // Растительные ресурсы. 1994. Т. 30. Вып. 3. С. 25–34 [*Akulova Z.V.* Ontogenez i nekotorye biologicheskie osobennosti vidov roda *Anthyllis* L., vyrashchivaemykh v Leningradskoi oblasti // Rastitel'nye resursy. 1994. T. 30. Vyp. 3. S. 25–34].
- Доброхотов В.Н.* Семена сорных растений. М., 1961. 464 с. [*Dobrokhотов V.N.* Semena sornykh rastenii. M., 1961. 464 s.].
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпукхина Е.А., Баландин С.А.* Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М., 2005. 256 с. [*Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.E., Karpukhina E.A., Balandin S.A.* Biomorfologiya rastenii: illyustrirovannyi slovar'. Uchebnoe posobie. M., 2005. 256 s.].
- Жукова Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с. [*Zhukova L.A.* Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rastenii. Ioshkar-Ola, 1995. 224 s.].
- Злобин Ю.А.* Потенциальная семенная продуктивность // Эмбриология. Терминология и концепции. Системы репродукции. СПб., 2000. Т. 3. С. 258–261 [*Zlobin Yu.A.* Potentsial'naya semennaya produktivnost' // Embriologiya. Terminologiya i kontseptsii. Sistemy reproduksii. SPb., 2000. T. 3. S. 258–261].
- Казанцева Е.С., Онипченко В.Г., Кипкеев А.М.* Возраст первого цветения травянистых альпийских малолетников Северо-Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2016. Т. 121. Вып. 2. С. 73–80 [*Kazantseva E.S., Onipchenko V.G., Kipkeev A.M.* Vozrast pervogo tsveteniya travyanistykh al'piiskikh maloletnikov severo-zapadnogo Kavkaza // Bul. MOIP. Отд. биол. 2016. T. 121. Vyp. 2. S. 73–80].
- Левина Р.Е.* Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы). М., 1981. 96 с. [*Levina R.E.* Reproductivnaya biologiya semennykh rastenii (Obzor problemy). M., 1981. 96 s.].
- Логвиненко О.А., Онипченко В.Г.* Семенная продуктивность альпийских растений // Высокогорные экосистемы Тебердинского заповедника: состав, структура и экспериментальный анализ механизмов организации / Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. Вып. 15. М., 1999а. С. 51–63 [*Logvinenko O.A., Onipchenko V.G.* Semennaya produktivnost' al'piiskikh rastenii // Vysokogornye ekosistemy Teberdinskogo zapovednika: sostav, struktura i eksperimental'nyi analiz mekhanizmov organizatsii / Tr. Teberdinskogo gos. biosfernogo zapovednika. Vyp. 15. M., 1999a. S. 51–63].
- Логвиненко О.А., Онипченко В.Г.* Связь показателей семенного размножения альпийских растений с весом семян и их запасом в почве // Алиевские чтения. Тез. докл. научной сессии преподавателей и аспирантов университета (19–24 апреля 1999). Карачаевск, 1999б. С. 285–286 [*Logvinenko O.A., Onipchenko V.G.* Svyaz' pokazatelei semennogo razmnozheniya al'piiskikh rastenii s vesom semyan i ikh zapasom v pochve // Alievskie chteniya. Tezisy dokladov nauchnoi sessii prepodavatelei i aspirantov universiteta (19–24 aprelya 1999). Karachae-vsk, 1999b. S. 285–286].
- Логвиненко О.А.* Влияние минерального питания и полива на семенную продуктивность альпийских растений // Алиевские чтения. Тез. докл. научной сессии преподавателей и аспирантов университета. Карачаевск, 2002. С. 369–370 [*Logvinenko O.A.* Vliyanie mineral'nogo pitaniya i poliva na semennuyu produktivnost' al'piiskikh rastenii // Alievskie chteniya. Tez. Dokl. nauchnoi sessii prepodavatelei i aspi-

- rantov universiteta. Karachaevsk, 2002. S. 369–370].
- Марков М.В. Популяционная биология растений. М., 2012. 387 с. [Markov M.V. Populyatsionnaya biologiya rastenii. M., 2012. 387 s.]
- Марков М.В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. Казань, 1990. 185 с. [Markov M.V. Populyatsionnaya biologiya rozetochnykh i polurozetochnykh maloletnikh rastenii. Kazan'. 1990. 185 s.]
- Нахуцишвили Г.Ш., Гамцемлидзе З.Г. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий (на примере Центрального Кавказа). Л., 1984. 123 с. [Nakhutsrishvili G.Sh., Gamtsemlidze Z.G. Zhizn' rastenii v ekstremal'nykh usloviyakh vysokogorii (na primere Tsentral'nogo Kavkaza). L., 1984. 123 s.]
- Онипченко В.Г. Функциональная фитоценология: синэкология растений. М., 2013. 576 с. [Onipchenko V.G. Funktsional'naya fitotsenologiya: sinekologiya rastenii. M., 2013. 576 s.]
- Павлов В.Н., Онипченко В.Г. Растительность высокогорий // Итоги науки и техники (ВИНИТИ). Ботаника. 1987. Т. 7. С. 3–83 [Pavlov V.N., Onipchenko V.G. Rastitel'nost' vysokogorii // Itogi nauki i tekhniki (VINITI). Botanika. 1987. T. 7. S. 3–83].
- Полевая геоботаника / Под ред. Е.М. Лавренко и А.А. Корчагина. М., Л., 1960. Т. 2. 500 с. [Polevaya geobotanika / Pod red. E.M. Lavrenko i A.A. Korchagina. M., L., 1960. T. 2. 500 s.]
- Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. ботаника. 1935. № 4. С. 25–40 [Ramenskii L.G. O printsipial'nykh ustanovkakh, osnovnykh ponyatiyakh i terminakh proizvodstvennoi tipologii zemel', geobotaniki i ekologii // Sov. botanika. 1935. № 4. S. 25–40].
- Судзиловская Н.А. Изменение численности генеративных побегов при снятии ресурсного лимитирования на альпийских лишайниковых пустошах // Алиевские чтения. Мат-лы научной сессии (18–23 апреля 2005 г.) Карачаевск, 2005. С. 281–284. [Sudzilovskaya N.A. Izmenenie chislenosti generativnykh pobegov pri snyatii resursnogo limitirovaniya na al'piiskikh lishainikovykh pustoshakh // Alievskie chteniya. Mat-ly nauchnoi sessii (18–23 aprelya 2005 g.) Karachaevsk, 2005. S. 281–284].
- Ходачек Е.А. Популяционные и ценотические аспекты изучения репродукции растений в условиях Арктики // Эмбриология цветковых растений (терминология и концепции). СПб., 2000. Т. 3. С. 432–439 [Khodachek E.A. Populyatsionnye i tsenoticheskie aspekty izucheniya reproduksii rastenii v usloviyakh Arktiki // Embriologiya tsvetkovykh rastenii (terminologiya i kontseptsii). SPb., 2000. T. 3. S. 432–439].
- Шинковская К.А. Эколого-морфологические особенности *Sedum tenellum* Vieb. в высокогорьях Тебердинского заповедника // Состав и структура высокогорных экосистем Тебердинского заповедника. Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. Вып. 27. М., 2007. С. 131–135 [Shinkovskaya K.A. Ekologo-morfologicheskie osobennosti *Sedum tenellum* Vieb. v vysokogor'yakh Teberdinskogo zapovednika // Sostav i struktura vysokogornykh ekosistem Teberdinskogo zapovednika. Tr. Teberdinskogo gos. biosfernogo zapovednika. Vyp. 27. M., 2007. S. 131–135].
- Шихэмуров М.Г. Семенная продуктивность горно-луговых экосистем на Восточном Кавказе. М., 1984. 59 с. [Shikhemirov M.G. Semennaya produktivnost' gorno-lugovykh ekosistem na Vostochnom Kavkaze. M., 1984. 59 s.]
- Bell K.L., Bliss L.C. Plant reproduction in a High Arctic Environment // Arctic and Alpine Research. 1980. Vol. 12. N 1. P. 1–10.
- Billings W.D., Mooney H.A. The ecology of arctic and alpine plants // Biol. Rev. 1968. Vol. 43. Issue 4. P. 481–529.
- Chambers J.C. Seed and vegetation dynamics in an alpine herb field: effects of disturbance type // Canadian J. of Botany. Vol. 71. N 3. 1993. P. 471–485.
- Douglas D.A. Seed germination, seedling demography, and growth of *Salix setchelliana* on glacial river gravel bars in Alaska // Canadian J. of Botan. 1995. Vol. 73. P. 673–679.
- During H.J., Schenkeveld A.J., Verkaar H.J., Willems J.H. Demography of short-lived forbs in chalk grassland in relation to vegetation structure // The Population Structure of Vegetation, Handbook of Vegetation Science. 1985. Vol. 3. P. 341–370.
- Flueeler R.P. Experimental studies on the germination behaviour and early developmental phases of alpine Leguminosae // Veroffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Stiftung Rubel. Zurich, 1992. Vol. 110. 149 p.
- Grime J.P., Mason G., Curtis A.V., Rodman J., Band S.R., Mowforth M.A.G., Neal A.M., Shaw S. A comparative study of germination characteristics in a local flora // J. of Ecol. 1981. Vol. 69. P. 1017–1059.
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. L., 1988. 742 p.
- Grime J.P. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Chichester, 2001. 417 p.
- Gross K.L., Werner P.A. Colonizing abilities of “biennial” plant species in relation to ground cover: implications for their distributions in a successional sere // Ecol. 1982. Vol. 63. N 4. P. 921–931.
- Grubb P.J. A theoretical background to the conservation of ecologically distinct groups of annuals and biennials in the chalk grassland ecosystem // Biological Conservation. 1976. Vol. 10. Issue 1. P. 53–76.
- Körner C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Second edition. Berlin, 2003. 350 p.
- Kossowski M. Badania nad wzrostem i roswojem przelotu – *Anthyllis vulneraria* L. Cz. 1. Wplyw terminu siewu na wzrost i rozwój przelotu // Hodowla roslin aklimatyzacja i nasiennictwo. 1963. Vol. 7. Zeszyt 2. P. 143–173.
- Ladinig U., Wagner J. Sexual reproduction of the high mountain plant *Saxifraga moschata* Wulfen at varying lengths of the growing season // Flora. 2005. Vol. 200. P. 502–515.
- Lembicz M., Olejniczak P., Zukowski W., Bogdanowicz A.M. Effect of mother plant age on germination and size of seeds and seedlings in the perennial sedge *Carex secalina* (Cyperaceae) // Flora. 2011. Vol. 206. P. 158–163.
- Marchand P.J., Roach D.A. Reproductive Strategies of Pioneering Alpine Species: Seed Production, Dispersal, and Germination // Arctic and Alpine Research. 1980. Vol. 12. N 2. P. 137–146.
- Moles A.T., Westby M. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature // J. of Ecol. 2004. Vol. 92. Issue 3. P. 372–383.
- Onipchenko V.G. (ed.) Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus. Dordrecht, 2004. 407 p.

- Pokarzhevskaya G.A.* Morphological analysis of alpine communities of the North-Western Caucasus // *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*. 1995. Vol. 30. N 2. P. 197–210.
- Robinson R.W.* Seed germination problems in the Umbelliferae // *The Botanical review*. 1954. Vol. 20. N 9. P. 531–550.
- Salisbury E.J.* The reproductive capacity of plants: studies in quantitative biology. L., 1942. 244 p.
- Salisbury E.* Seed Size and Mass in Relation to Environment // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 1974. Vol. 186. N 1083. P. 83–88.
- Schwienbacher E., Marcante S., Erschbamer B.* Alpine species seed longevity in the soil in relation to seed size and shape – A 5-year burial experiment in the Central Alps // *Flora*. 2010. Vol. 205. P. 19–25.
- Schwienbacher E., Navarro-Cano J.A., Neuner G., Erschbamer B.* Seed dormancy in alpine species // *Flora*. 2011. Vol. 206. P. 845–856.
- Silvertown J.W.* Seed Size, Life Span, and Germination Date as Coadapted Features of Plant Life History // *The American Naturalist*. 1981. Vol. 118. N 6. P. 860–864.
- Stevens O.A.* The number and weight of seeds produced by weeds // *Amer. J. Botan.* 1932. Vol. 19. N 9. P. 784–794.

Поступила в редакцию / Received 25.02.2015
Принята к публикации / Accepted 17.03.2016

FEATURES OF SEXUAL REPRODUCTION OF ALPINE SHORT-LIVED HERBACEOUS PLANTS AND THEIR COMPARISON WITH ALPINE LONG-LIVED PLANTS (NORTH-WEST CAUCASUS, RUSSIA)

¹*E.S. Kazantseva*, ²*V.G. Onipchenko*, ³*V.A. Bogatyrev*, ⁴*A.M. Kipkeev*, ⁵*E.N. Lider*

Most of short-lived plants are non-clonal and population survival of these kinds of species totally depends on the success in seed reproduction. Our observations were conducted in 2009–2014 in alpine plant communities of Teberda Reserve, the North-West Caucasus, Russia, 2800 m above sea level. We studied productivity, mass and germination of seeds of nine alpine short-lived plants. We found out that *Sedum tenellum* had the highest seed productivity (210±16 seeds per generative shoot, hereinafter «±» is Standard error), the highest number of generative shoots (194±33 shoots per m²) and seed yield (41 967±8 339 seeds per m²). Seed productivity also was high (more than 100 seeds per generative shoot) for *Draba hispida* and *Murbeckiella huetii*. Seed productivity was low (less than 100 seeds) for *Androsace albana*, *Anthyllus vulneraria*, *Eritrichium caucasicum*, *Minuartia recurva*, *Trifolium badium*. The biggest seed belonged to *Anthyllus vulneraria* (3.25±0.038 mg – dry mass of one seed), *Sedum tenellum* seed was the smallest – 0.02±0.002 mg. Seed germination was low (less 10%) for *Anthyllus vulneraria*, *Eritrichium caucasicum*, *Sedum tenellum*, high (more 50%) for *Draba hispida*, *Murbeckiella huetii*. Generally the seeds started to germinate at the beginning of laboratory experiment – on 4–7th day. Moreover, we found out that seed productivity and seed mass of alpine short-lived plants do not have significant differences with seed productivity and seed mass of alpine long-lived plants. The mean of absolute dry mass of 100 seeds for short-lived plants was 89±38 mg ($n = 8$), long-lived – 184±38 mg ($n = 38$). The mean of seed productivity (number of seeds per generative shoot) for short-lived plants was 87±25 ($n = 8$), long-lived – 104±36 ($n = 97$).

Key words: sexual reproduction, seed productivity, generative shoot, germination, seed mass, alpine short-lived, long-lived plants, North-West Caucasus.

Acknowledgements. The field work was supported by RFBR (11-04-01215 and 14-04-00214), long-term data analysis and paper preparation by RNF (project 14-50-00029).

¹ Kazantseva Elena Sergeevna, Geobotany Department of M.V. Lomonosov Moscow State University, researcher at the Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin of the Russian Academy of Sciences (biolenok@mail.ru); ² Onipchenko Vladimir Gertrudovich, Department of Geobotany, Faculty of Biology, Lomonosov MSU (vonipchenko@mail.ru); ³ Bogatyrev Vasily Aleksanrovich, Department of Lomonosov MSU, head of the project department Ltd. “Ekoperspektiva”; ⁴ Kipkeev Aliy Magomedovich, Karachay-Circassian State University named after U.D. Alieva (kipkeev_ali@mail.ru); ⁵ Lider Elena Nikolaevna, Geobotany Department of Lomonosov MSU (Elena_kuraz@mail.ru).

УДК 582.282.31

АССОЦИАЦИЯ *HYPOCREOPSIS LICHENOIDES* И *HYMENochaete TABACINA*

М.А. Бондарцева¹, И.В. Змитрович²

Рассмотрена история воззрений на трофические и топические аспекты взаимоотношений строматического гипокреального аскомицета *Hypocreopsis lichenoides* (Ascomycota, Hypocreales) и ксилотрофного резупинатного базидиомицета *Hymenochaete tabacina* (Basidiomycota, Hymenochaetales). Изучен гербарный материал по *Hypocreopsis lichenoides* из Швеции, а также европейской и азиатской частей России. Проведенный микроморфологический анализ показал присутствие деформированных псевдосет и щетинок (структур, свойственных *Hymenochaete tabacina*) в центральной части стром *Hypocreopsis lichenoides*, лишенных контакта с плодовыми телами *Hymenochaete*, что подтверждает гипотезу о микопаразитической активности этого вида и ранней колонизации грибом мицелиальных пленок *Hymenochaete tabacina*. Приведен обзор древесных и грибных субстратов *Hypocreopsis lichenoides* в связи с гипотезами о характере распространения этого редкого вида.

Ключевые слова: *Hypocreales*, микопаразитизм, плектология, строматические аскомицеты, *Hymenochaetales*, ксилотрофные базидиомицеты.

Hypocreopsis lichenoides (Tode) Seaver (Ascomycota, Hypocreales), до Сиднейского (1982 г.) кодекса ботанической номенклатуры более корректно именовавшийся *H. riccioidea* (Bolton: Fr.) P. Karst., принадлежит к небольшому, описанному в позапрошлом столетии роду, объединяющему не более 5 видов строматических аскомицетов, растущих на отмирающей древесине и часто ассоциированных с резупинатными ксилотрофными базидиомицетами.

Об ассоциации представителей рода *Hypocreopsis* с ксилотрофными базидиомицетами рода *Hymenochaete* (Basidiomycota, Hymenochaetales) известно достаточно давно (Cauchon, Ouellette, 1964; Niemelä, Nordin, 1985; Stasińska, 2004), однако интерпретация взаимоотношений между участниками этой ассоциации неоднозначна. По мнению Х. Яна (Jahn, 1990), виды рода *Hypocreopsis* колонизируют древесину, предварительно модифицированную *Hymenochaete*, т.е. являются ксилотрофами-сукцессорами. Другая группа авторов (Rossman et al., 1999; Ainsworth, 2003; Zmitrovich et al., 2014) относит *Hypocreopsis* к группе микопаразитов как по общим соображениям (склонность *Hypocreales* к микопаразитизму и легкой колонизации хитин-содержащих субстратов), так и на основании экспериментальных данных. Стромы *Hypocreopsis lichenoides* и *H. rhododendri* содер-

жат щетинковидные гифы и щетинки. Это дало основание предполагать, что изначально гриб колонизирует «мицелиальный мат» *Hymenochaete*, развивающийся на поверхности древесины перед образованием базидиом, а затем распространяется на субстратный мицелий базидиомицета, расположенный внутри древесины (Ainsworth, 2003; Grundy et al., 2012).

Следует отметить, что молекулярные аспекты микопаразитизма гипокреальных достаточно подробно изучены на модельных объектах рода *Trichoderma* (Druzhinina et al., 2011). В частности, сродство мицелия представителей *Hypocreales/Trichoderma* к покровам насекомых и гифам грибов связано с наличием азот-чувствительных рецепторов, запускающих ряд внутриклеточных изменений, итогом которых является направленный рост гиф к колонизируемому субстрату, активизация системы внеклеточного протеолиза и формирование интерактивных зон и структур (papilla-like structures).

Существует также возможность для предположения, что у представителей *Hypocreopsis* помимо микопаразитической проявляются гидролитическая и лакказная активность в отношении древесного субстрата.

На территории России род *Hypocreopsis* представлен единственным видом *Hypocreopsis liche-*

¹ Бондарцева Маргарита Аполлинарьевна – глав. науч. сотр. Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, докт. биол. наук, профессор (Bondartseva@mail.ru; MBondartseva@binran.ru); ² Змитрович Иван Викторович – ст. науч. сотр. Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, канд. биол. наук (iv_zmitrovich@mail.ru; IZmitrovich@binran.ru).

noides, распространенным циркумполярно. Нам известны всего несколько находок этого редкого вида – на *Populus tremula* и видах рода *Salix* в ассоциации с *Hymenochaete tabacina* и без таковой, а также на *Alnus* sp., *Betula* sp. и *Juniperus communis* без видимой ассоциации с *Hymenochaete*.

Цель настоящей работы – микроморфологический анализ стром *Hypocreopsis lichenoides* как в зоне контакта с базидиомами *Hymenochaete tabacina* (Sowerby) Lév.,³ так и без видимых проявлений базидиомицета. Вторая задача данного сообщения – изучение ареала и возможностей распространения этого редкого вида.

Материал и методы

Стромы *Hypocreopsis lichenoides* исследовали при увеличении $\times 4$ и $\times 7$ с использованием бинокулярного стереоскопического микроскопа МБС-10. Серия поперечных срезов включала фронтально нарастающий край лопастей стромы, медиальную часть лопастей, инициальный центр стромы, а также мицелиальную пленку *Hymenochaete tabacina* в области контакта со стромой. В каждой из перечисленных секций исследовали коровую и медулярную зоны, субикулум и перитеции. Срезы анализировали с использованием микроскопа ЛОМО «Микмед-6», окуляры $\times 16$, объективы $\times 40$ и $\times 100$ (масляная иммерсия). Препараты готовили в дистиллированной воде, 5%-м растворе КОН и реактиве Мельцера. Вариабельность размеров структур (гифы, сумки, аскоспоры, конидиеносцы, конидии, щетинки и псевдосеты базидиомицета) определялась выборкой 30 измерений на препарат.

Изученный материал

Hypocreopsis riccioidea (Bolton: Fr.) P. Karst., Fungi exsiccati Suecici, praesertim Upsaliensis, no. 3521, Швеция, Гетеборг, на ветвях *Salix* sp., собр. и опр. Ф. Карлвалл (Karlvall) 17.10.1952. – *Hypocreopsis riccioidea*, Fungi exsiccati Suecici, praesertim Upsaliensis, no. 3522, Швеция, Смоланд, на ветвях *Salix caprea* в ассоциации с *Fomitiporia punctata* (P. Karst.) Murrill и *Hymenochaete tabacina*, собр. М. Кошатский (Koschatsky) 8.02.1987, опр. И. Нурдин (Nordin). – Россия, окр. г. Архангельска, Исакогорка, на мертвом стволе *Alnus* sp., собр. В. Мазюкевич IX 1930, опр. А. С. Бондарцев (LE 132211). – *Hypocreopsis riccioidea*, Россия, Ленинградская обл., окр. дер. Ругуй, на живых

и отмерших ветвях *Juniperus communis*, собр. и опр. М.А. Бондарцева 21.08.1961 (LE 132210). – *Hypocreopsis lichenoides* (Tode) Seaver, Россия, Магаданская обл., Ольский р-н, пойма реки, на ветвях *Betula* sp., собр. и опр. Н.А. Сазанова (LE 208204). – *Hypocreopsis lichenoides*, Россия, Ленинградская обл., Нижнесвирский заповедник, на сухих ветвях *Salix aurita*, пораженных *Hymenochaete tabacina*, собр. и опр. М.А. Бондарцева и И.В. Змитрович 25.08.1999 (LE 208570). – *Hypocreopsis lichenoides*, Россия, Ленинградская обл., Нижнесвирский заповедник, на свежеепопавшей ветви *Populus tremula* поверх *Exidia nigricans* (With.) P. Roberts, собр. и опр. М.А. Бондарцева и И.В. Змитрович 24.08.1999 (LE 208560). – *Hypocreopsis lichenoides*, Россия, Новгородская обл., Валдайский нацпарк, на сухой ветви *Salix* sp., собр. и опр. Е.С. Попов 24.09.2011 (LE 247099). – *Hypocreopsis lichenoides*, Россия, Санкт-Петербург, заказник «Сестрорецкая низина», на сухой ветви *Salix* sp., собр. В.М. Коткова, опр. Е.С. Попов (без даты) (LE 222588).

Результаты и обсуждение

Гифальная организация стром

В результате проведенных исследований установлено, что структуры *Hymenochaete tabacina* (щетинки, псевдосеты, пигментированные щетинковидные гифы) присутствуют в стромах *H. lichenoides* как в случае явной ассоциации гриба с базидиомами, так и в случае видимого отсутствия базидиом *Hymenochaete*. Во втором случае их фрагменты и теряющие структуру скопления можно найти в коровой зоне центральной части стромы (см. ниже).

Гифы обоих видов лишены пряжек, но легко различимы по размерам. У *Hymenochaete tabacina* они обычно 2–3 и не более 5,5 мкм в диаметре, неразветвленные, одинаковой толщины по всей длине, часто желтоватые или буроокрашенные и с утолщенной оболочкой, у *Hypocreopsis lichenoides* гифы обычно более 5 мкм в диаметре, регулярно ветвящиеся, со вздутыми сегментами и слегка утолщенной оболочкой, гиалиновые, зеленовато-сероватые.

В зоне контакта стром *H. lichenoides* и базидиом (либо стерильных мицелиальных пленок) *Hymenochaete tabacina* наблюдаются вздутия, внешняя (корковая) часть которых содержит гифы и псевдосеты *Hymenochaete*, формирующие *textura*

³ В данной работе мы придерживаемся старого названия *Hymenochaete tabacina*, поскольку учитывающее обособленную филогенетическую позицию текущее название этого вида *Pseudochaete tabacina* (Sowerby) T. Wagner et M. Fisch. не является валидным: род *Pseudochaete* T. Wagner et M. Fisch. – ономим *Pseudochaete* West et G.S. West (*Chlorophyta*) (Большаков, Змитрович, 2014).

intricata, а внутренняя часть – массу гиф со вздутыми сегментами, относящимися к *Hypocreopsis*. Обращает на себя внимание гипертрофия как клеточных сегментов аскомицета в зоне контакта с гифами базидиомицета (образуют апикальные или интеркалярные ампуловидные вздутия до 10 мкм в диаметре), так и псевдосет, которые принимают в некоторых случаях атипичную форму и достигают 15 мкм в диаметре (рис. 1, а).

В участках стромы, лишенных видимого контакта с базидиомицетами *Hymenochaete* и стромах, где изначально не обнаружена связь с базидиомицетом, щетинки и псевдосеты (рис. 1, е) также регулярно обнаруживаются в коровой зоне наиболее старой (инициальной) области стромы в виде либо не потерявших структуру скоплений, либо теряющих или полностью потерявших структуру бурых отложений (рис. 1, ж), в то время как в периферической нарастающей и медиальной частях лопастей их нет.

Гифы *Hypocreopsis lichenoides* варьируют в пределах (4)6–9(10) мкм и формируют гистионы⁴ двух типов: 1) регулярно дихотомически ветвящиеся гифы с невздутыми или умеренно вздутыми сегментами (рис. 1, б) и 2) трихотомически разветвленные гифы, включающие осевой и два придаточных сегмента, ориентированных более или менее параллельно осевому (рис. 1, в). Первые характерны для субкуляриной и фронтально нарастающей частей стромы, а вторые – для ее медуллярной и коровой зон, где они формируют флоридеоподобные псевдопаренхиматические структуры, стенку перитециев и поверхностный конидиогенный слой.

Имеющиеся в нашем распоряжении данные позволяют если не реконструировать полную картину морфогенеза стром *Hypocreopsis lichenoides* и раскрыть взаимоотношения мицелиев *Hypocreopsis* и *Hymenochaete*, то, по крайней мере, констатировать ассоциацию *Hypocreopsis* и *Hymenochaete* даже при отсутствии видимых (не трансформированных) базидиом последнего.

В случае принятия гипотезы об изначальной колонизации базидиомицетом и мицелиальных пленок *Hymenochaete* грибом *Hypocreopsis lichenoides* последовательность событий, не противоречащая имеющимся данным, выглядит следующим образом: 1) колонизация активно нарастающим мицелием *H. lichenoides* инициальной стромы, образованной *Hymenochaete tabacina*, начиная, вероятно, с внутренней части пленки (рис. 1, д–е); 2) подавление в ходе колонизации роста ми-

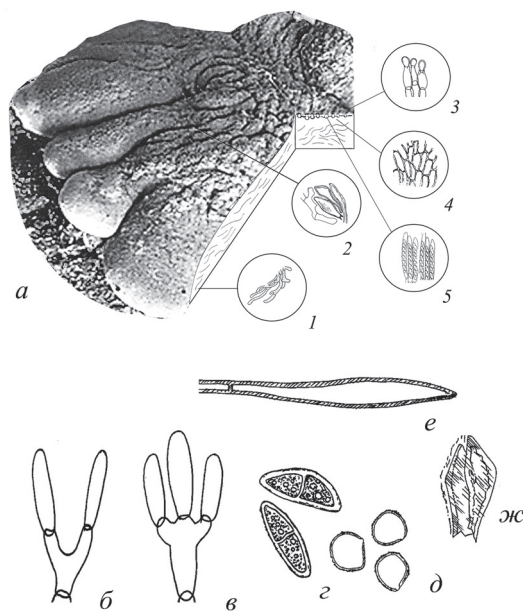


Рис. 1. Микроморфология стромы *Hypocreopsis lichenoides*: а – общий план строения (1 – дихотомически ветвящиеся активно нарастающие гифы края и подстилки, 2 – гнезда щетинок, псевдосет и щетинковидных гиф *Hymenochaete tabacina*, изолированные активно растущими гифами аскомицета в центральной части стромы, 3 – палисадный поверхностный слой фиалид с фиалоконидиями в центральной части стромы, 4 – псевдопаренхиматический слой *textura angularis* поверхностной части стромы, формирующий стенку перитециев, 5 – сумки), б – элементарная единица гифальной организации субкуляриной и маргинальной части стромы, в – элементарная единица гифальной организации псевдопаренхиматической части стромы, г – аскоспоры, д – фиалоконидии, е – псевдосета в центральной части стромы образца с можжевельника (LE 132210) без видимых невооруженным глазом проявлений *Hymenochaete*, ж – гнездо буроокрашенной гифальной массы *Hymenochaete*, частично потерявшей структуру (LE 132210). Для рисунков б – ж масштабная линейка – 10 мкм.

целия базидиомицета (возможно, с задействованием системы протеолитических ферментов), его лизис с последующей локализацией в виде прожилок, гнезд и лишенных структуры остаточных отложений; 3) дальнейшее распространение аскомицета в зону субстратного мицелия *Hymenochaete* с возможной активизацией системы окислительных ферментов (указания на лакказную активность видов рода *Trichoderma* дается среди многих других в работе Cázares-García et al., 2013).

Диагноз вида

Hypocreopsis lichenoides (Tode) Seaver, *Mycologia* 2(2): 82, 1910. ≡ *Acrospermum lichenoides* Tode, *Fung. Mecklenb. Sel.* 1: 9, 1790.

⁴ Гистион – элементарная единица тканевой организации.

= *Sphaeria riccioidea* Bolton, Hist. Fung. Halifax, App.: 182, 1792 («1791»). – *Hypocrea riccioidea* (Bolton) Berk., Outl. Brit. Fung.: 383, 1860. ≡ *Hypocreopsis riccioidea* (Bolton) P. Karst., Bidr. Känn. Finl. Nat. Folk 19: 221, 1871. ≡ *Dozya riccioidea* (Bolton) P. Karst., Bidr. Känn. Finl. Nat. Folk 23: 28, 221, 1873.

= *Hypocrea parmelioides* Mont., Syll. Gen. Sp. Crypt.: 210, 1856.

Nomen anamorphosis: *Stromatocrea cerebriformis* W. B. Cooke, Mycologia 44(2): 248, 1952.

Стромы развиваются на стерильных мицелиальных пленках и плодовых телах грибов рода *Hymenochaete*, а также пораженной этими грибами древесине (15–45 (110) мм в диаметре и 2–6 мм толщиной) с четко дифференцированными от субстрата радиально нарастающими пальцевидными, дихотомически-ветвящимися (*Riccia*-подобными) лопастями, по краю глиняно-желтые, на более зрелых участках оранжево-бурые, в центральной части темно- или красновато-бурые до почти черных, твердой восковидной консистенции. Лопастии, приросшие к субстрату, на крупномерных субстратах ориентированы радиально, на мелкомерных (тонкие ветви деревьев и кустарников) – преимущественно в продольном направлении с тенденцией к охвату ветви боковыми лопастями; зрелые или перезимовавшие строны могут трескаться и местами отслаиваться от субстрата. Поверхность стромы вначале гладкая, затем (начиная с центральной части) шероховатая и пористая (вследствие выступающих остиол), слегка мучнистая за счет располагающихся на поверхности пылящих конидиеносцев. Медуллярная часть кремовая, глиняно-желтая до светло-коричневой, однородная (до 5,5 мм толщиной). Перитеции погруженные в верхний слой строматической ткани, более или менее шаровидные со слегка выдающимися буроватыми бородавчатыми остиолами (рис. 1).

Гифальная система мономитическая. Гифы без пряжек, регулярно септированные ((4)6–9(10) мкм в диаметре), гиалиновые, зеленовато-сероватые, со слегка утолщенной оболочкой и более или менее вздутыми сегментами. В субкуляриной и маргинальной областях гифы в массе дихотомически ветвящиеся (в среднем 5,5–7,0 мкм в диаметре), свободно расположенные, с узкими апикальными и невздутыми или вздутыми интеркалярными сегментами. В медуллярной и коровой зонах стромы гифы 4–10 мкм в диаметре, в массе трихотомически разветвленные, включающие осевой и два придаточных сегмента, ориентированных более или менее параллельно осевому. Они формируют *textura angularis* в медуллярной части и стенке пе-

ритециев и *textura prismatica* – в субгимениальной области. Коровая зона центральной и контактирующей с *Hymenochaete* части стромы содержит псевдосеты (редко – гимениальные щетинки) 35–90 × 7,5–15 мкм, а также пигментированные толстостенные гифы с невздутыми сегментами (в среднем 3–5 мкм в диаметре), принадлежащие грибу *Hymenochaete tabacina*. В некоторых частях стромы встречаются скопления щетинок с плохо различимыми или неразличимыми стенками («бурые депозиты») 20–35 мкм в диаметре.

Псевдопарафизы 2,5–4 мкм в диаметре отсутствуют в зрелых перитециях. Сумки узкоцилиндрические (37–85 × 8–15 мкм), (6)8-споровые, тонкостенные, с небольшим апикальным кольцом, не изменяющим цвет в реактиве Мельцера. Аскоспоры двуклеточные, эллипсоидально-веретеновидные до лимоновидных и субнавикулярных, (15)18–20(25) × 7–10 мкм, толстостенные и слегка шероховатые (объектив ×100), неамилоидные, расположенные в один ряд (рис. 1, з).

Анаморфа развивается на поверхности несущей перитеции стромы в ее зрелой центральной части и представлена палисадным слоем плотно расположенных фиалид (пролиферация перкурентная), производящих единичные сферические конидии 8–11,5 мкм в диаметре, толстостенные, шероховатые, гиалиновые до золотисто-желтоватых, неамилоидные в реактиве Мельцера (рис. 1, д). Очевидно, суммарная продукция конидий выше, чем аскоспор, и конидиальное спороношение является основным поставщиком пропагул данного вида в природных условиях.

Экология и распространение

Hypocreopsis lichenoides распространен циркулярно в Северном полушарии, будучи известным из США, Канады, Великобритании, Испании, Франции, Бельгии, Германии, Люксембурга, Дании, Норвегии, Швеции, Польши, Финляндии (Niemelä, Nordin, 1985; Stasińska, 2004), европейской и азиатской частей России (см. раздел «Изученный материал»). В качестве древесного субстрата для развития этого гриба указывались виды рода *Salix* (*S. aurita*, *S. caprea*, *S. cinerea*), *Corylus avellana*, *Padus avium*, *Frangula alnus*, *Populus tremula*, *Sambucus racemosus*, *Symphoricarpos albus*, *Betula* sp., *Rubus* sp., *Rosa* sp. *Picea glauca*, *Pinus* sp. (Stasińska, 2004), *Alnus* sp., *Juniperus communis* (см. раздел «Материал и методы»). В качестве грибов, ассоциированных с *Hypocreopsis lichenoides*, были отмечены *Hymenochaete tabacina* (в большинстве случаев), а также *Fomitiporia punctata* в присутствии

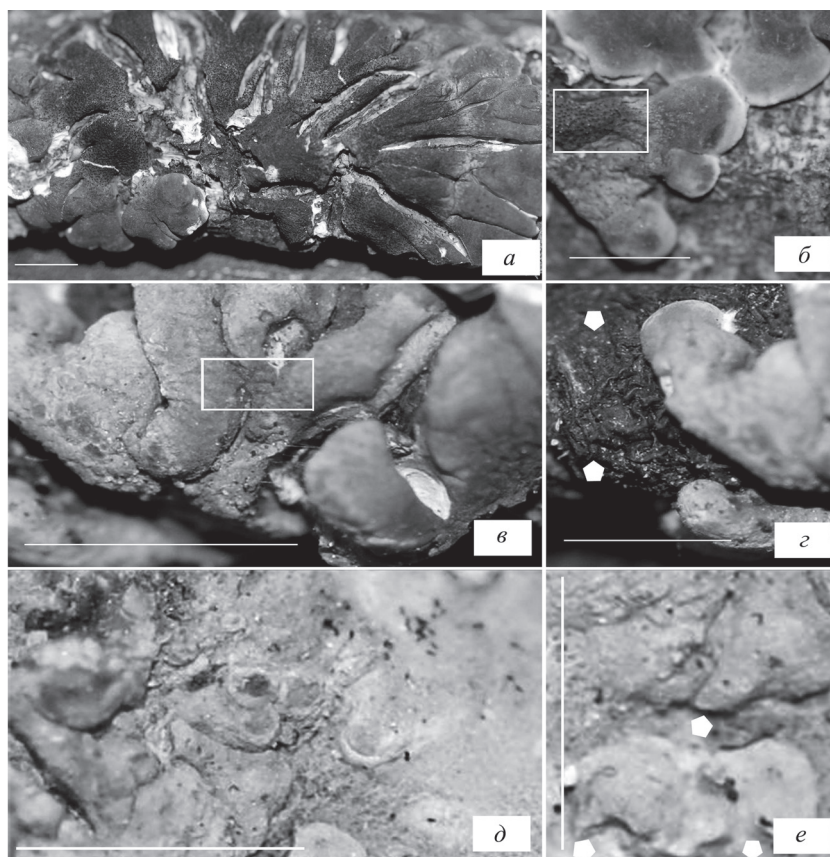


Рис. 2. Макроморфология стромы *Hypocreopsis lichenoides*: а – внешний стромы, б – маргинальная и меиальная зоны лопастей (прямоугольником выделены скопления остиол перитециев зрелой стромы), в – незрелая строма без остиол перитециев (прямоугольником выделена порошачая область с конидиальным спороношением *Stromatocrea cerebriformis*), лопасти стромы, охватывающие распростертую базидию *Exidia nigricans* (LE 208560) (показана стрелочками), д, е – начальные стадии развития стромы под мицелиальной пленкой *Hymenochaete tabacina* (пролиферации, вызванные закладкой стромы, показаны стрелочками) (Fungi exsiccati Suecici, praesertim Upsaliensis, no. 3522). Масштабная линейка – 5 мм.

Hymenochaete tabacina (экзикат Fungi exsiccati Suecici, praesertim Upsaliensis, no. 3522) и *Exidia nigricans* (LE 208560, рис. 1, з). Данные, полученные в настоящей работе, позволяют предположить, что круг древесных субстратов *Hypocreopsis lichenoides* определяется способностью к предварительной колонизации этих субстратов *Hymenochaete tabacina*. Ассоциация с *Fomitiporia punctata* и *Exidia nigricans* представляется случайной.

Ниемеля и Нурдин (Niemelä, Nordin, 1985) отметили повышенную встречаемость *Hypocreopsis lichenoides* в областях с океаническим климатом. Имеются также указания на преимущественное распространение вида по берегам морей, внутренних водоемов и болот (Strid, 1967; Stasińska, 2004).

Данные для составления проработанного «экологического портрета» вида на сегодняшний день фрагментарны. Если предположение Эйнсворта

(Ainsworth, 2003) об изначальной колонизации грибом рыхлых зачатков базидиом *Hymenochaete* верны, то наибольшая вероятность колонизации этих «матов» определенным видом гриба существует вблизи открытых пространств (берега крупных водоемов, пашни, луга), где поток конидий не перекрывается лесной растительностью. Имеющиеся в нашем распоряжении данные не противоречат такому предположению.

Дальнейший успех в познании биологии *Hypocreopsis lichenoides* мы связываем с накоплением знания в области геномики и транскриптомики гипокреальных грибов, которые приблизят нас к пониманию молекулярных механизмов их взаимодействия с ассоциированными организмами, а также изучением аэромикобиоты в связи с интенсивными эколого-микоченотическими исследованиями.

Работа выполнена в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН в рамках госзадания на 2015 г. «Биоразнообразие и пространственная структура сообществ грибов и миксомицетов в природных и антропогенных экосистемах» (проект № 01201255604).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Большаков С.Ю., Змитрович И.В. Афиллофороидные грибы Мордовского заповедника // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48. Вып. 5. С. 283–298. [Bol'shakov S.Yu., Zmitrovich I.V. Afilloforoidnye griby Mordovskogo zapovednika // Mikologiya i fitopatologiya. 2014. T. 48. Vyp. 5. S. 283–298.]
- Ainsworth A.M. Report on hazel gloves *Hypocreopsis rhododendri*, a UK BAP ascomycete fungus (with reference to willow gloves *H. lichenoides*) // English Nature Research Reports. 2003. N 541. P. 1–24.
- Cauchon R., Ouellette G.B. Association of *Stromatocrea cebriforme* and *Hypocreopsis* species with *Hymenochaete* species // Mycologia. 1964. Vol. 56. N 3. P. 453–455.
- Cázares-García S.V., Vázquez-Garcidueñas M.S., Vázquez-Marrufo G. Structural and phylogenetic analysis of laccases from *Trichoderma*: A bioinformatic approach // PLoS ONE. 2013. Vol. 8. N 1. e55295. doi:10.1371/journal.pone.0055295.
- Druzhinina I.S., Seidl-Seiboth V., Herrera-Estrella A., Horwitz B.A., Kenerley Ch.M., Monte E., Mukherjee P.K., Zeilinger S., Grigoriev I.V., Kubicek Ch.P. *Trichoderma*: the genomics of opportunistic success // Nature Reviews Microbiology. 2011. Vol. 9. P. 749–759.
- Grundy K.C., Woodward S., Genney D.R., Taylor A.F. A molecular approach to explore the extent of the threatened fungus *Hypocreopsis rhododendri* within wood // Fungal Biol. 2012. Vol. 116. N 3 P. 354–362.
- Jahn H. Pilze an Bäumen: Saprophyten und Parasiten die an Holz wachsen. Berlin-Hannover, 1990. 272 s.
- Niemelä T., Nordin I. *Hypocreopsis lichenoides* (Ascomycetes) in North Europe // Karstenia. 1985. Vol. 25. P. 75–80.
- Rossmann A.Y., Samuels G.J., Rogerson C.T., Lowen R. Genera of Bionectriaceae, Hypocreaceae and Nectriaceae (Hypocreales, Ascomycetes) // Stud. Mycol. 1999. Vol. 42. 248 p.
- Stasińska M. *Hypocreopsis lichenoides* P. Karst. (Fungi, Ascomycetes), new to Poland // Acta Soc. Bot. Polon. 2004. Vol. 73. N 2. P. 135–137.
- Strid A. *Hypocreopsis lichenoides* (Tode ex Fr.) Seaver, a rare ascomycete // Svensk. Bot. Tidskr. 1967. Vol. 61. P. 79–87.
- Zmitrovich I.V., Wasser S.P., Tura D. Wood-inhabiting fungi // Fungi from different substrates / J.K. Misra, J.P. Tewari, S.K. Deshmukh, C. Vágvölgyi (eds). N.Y., 2014. P. 17–74.

Поступила в редакцию / Received 27.07.2015
Принята к публикации / Accepted 24.11.2015

ON THE ASSOCIATION OF *HYPOCREOPSIS LICHENOIDES* WITH *HYMENOCHAETE TABACINA*

M.A. Bondartseva¹, I.V. Zmitrovich²

The review of conceptions of trophic and topic interactions between stromatic hypocrealean ascomycete *Hypocreopsis lichenoides* (Ascomycota, Hypocreaceae) and xylotrophic basidiomycete *Hymenochaete tabacina* (Basidiomycota, Hymenochaetaceae) is presented. A herbarium material on *Hypocreopsis lichenoides* from Sweden and European & Asian Russia was studied. The morphological elaboration has revealed a presence of transformed setae and pseudosetae in cortical layers of free-growing *H. lichenoides* stromata that supports the hypothesis concerning mycoparasitic activity of this species and early colonization the mycelial mats of *Hymenochaete tabacina* by this species. The review of known wood and fungal substrates of *Hypocreopsis lichenoides* is carried out in connection with hypotheses of dissemination of this scattered species.

Key words: *Hypocreales*, mycoparasitism, plectology, stromatic ascomycetes, *Hymenochaetaceae*, xylotrophic basidiomycetes.

Acknowledgement. This work was carried out in the Laboratory of Systematics and Geography of Fungi of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences in canvas of the State task N 01201255604.

¹ Bondartseva Margarita Apollinariyevna, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, (Bondartseva@mail.ru; MBondartseva@binran.ru); ² Zmitrovich Ivan Viktorovich, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, (iv_zmitrovich@mail.ru; IZmitrovich@binran.ru).

УДК 582. 572. 226 + 581. 16 + 578. 2

ОСОБЕННОСТИ ЭМБРИОНАЛЬНОЙ СТАДИИ ОНТОГЕНЕЗА НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *TULIPA L.* В УСЛОВИЯХ ТЕМПЕРАТУРНОГО СТРЕССА

О.О. Тимина¹, Л.Г. Ионова², О.Ю. Тимин³

Изучены пути морфогенеза некоторых представителей *Tulipa kaufmanniana* Regel и *xTulipa gesneriana* L. в эмбриокультуре в условиях температурного стресса при культивировании на безгормональной среде Мурасиге и Скуга. Уточнены биоморфологические особенности семян и вычленяемых из них зародышей у контрастных генотипов по срокам цветения, определены типы морфогенеза и стадии автономности разновозрастных зиготических зародышей в эмбриокультуре. Уточнено наступление стадии автономности зародышей в зависимости от генотипа. Выявлена потенциальная поливариантность типов репродукции на безгормональной среде, зависящая от степени зрелости плодов, из которых вычленили зародыши, и состава морфофизиологических популяций зародышей в плодах. У предварительно стратифицированных незрелых зиготических зародышей, не достигших стадии автономности, подвергнутых температурному стрессу, обнаружена пролиферация соматических эмбриоидов. Проведен гистологический анализ пролиферирующей эмбриокультуры, уточнены место и характер инициации эмбриогенных клеток. Обнаружено, что стадия автономности эмбрионов тюльпана является маркером блокировки переключения путей морфогенеза эксплантов в стрессовых условиях.

Ключевые слова: эмбриокультура, пролиферация, эмбриоиды, стрессовые условия, *Tulipa kaufmanniana* Regel, *xTulipa gesneriana* L.

Тюльпаны – ценный и востребованный объект озеленения во многих странах. Они отличаются большим разнообразием размеров, форм и окраски цветка, наступлением и продолжительностью сроков цветения. Известно, что селекция тюльпана – длительный и трудоемкий процесс, для ускорения которого в настоящее время используются инновационные биотехнологические приемы *in vitro*, учитывающие генотип маточных растений, условия выращивания и тип эксплантов, состав питательных сред (Taeb, Alderson, 1990; Chanteloube et al., 1995; Custers et al., 1995; Коломиец, 1997; Podwyszycska, 2005; Ахметова, 2009; Benschop et al., 2010; Митрофанова, 2011; Popescu, 2012). Биотехнологические методы, и в частности эмбриокультура, могут быть также успешно использованы для уточнения особенностей онтогенеза тюльпана и выявления потенциальных путей морфогенеза конкретных генотипов. Ранние этапы эмбриогенеза и особенности размножения тюльпанов рассматривались подробно, как правило, в условиях *in vivo* (Карташова, 1987; Печеницын, 1989). Однако законо-

мерности реализации репродуктивной стратегии представителей этого эфемероида, уточнение возможностей сокращения продолжительности ювенильного периода и повышения низкого коэффициента размножения остаются актуальными задачами, которые следует изучать в строго контролируемых условиях. Одним из доказанных положений репродуктивной биологии является концепция путей морфогенеза, согласно которой в процессе эволюции для каждого таксона закрепился свой путь морфогенеза и свой способ репродукции, причем смена путей морфогенеза происходит обычно в стрессовой ситуации (Эмбриология цветковых... 2000). Известно, что для тюльпана главным стрессирующим фактором является температура (Печеницын, 1989), однако данные по выявлению потенциальных путей морфогенеза с использованием стрессирующих факторов малочисленны, они не систематизированы и нуждаются в уточнениях.

Цель наших исследований – уточнение эмбриональной стадии онтогенеза у некоторых контрастных генотипов тюльпана по наступле-

¹ Тимина Ольга Олеговна – профессор кафедры биологии Приднестровского государственного университета им. Т.Г. Шевченко, докт. биол. наук (otimina@mail.ru); ² Ионова Людмила Григорьевна – ст. препод. кафедры биоэкологии Приднестровского государственного университета им. Т.Г. Шевченко (ludochkaionova@yandex.ru); ³ Тимин Олег Юрьевич – ст. науч. сотр. Республиканского НИИ экологии и растительных ресурсов, канд. с.-х. наук (otimin@mail.ru).

нию сроков цветения в условиях температурного стресса на безгормональной среде *in vitro*.

Задачи исследования

1. Биоморфологический анализ семян и эмбрионов некоторых сортов *T. kaufmanniana* и *xT. gesneriana*, сформированных *in vivo*, в зависимости от степени зрелости плодов.

2. Определение путей морфогенеза и стадии автономности у эмбрионов на разных фазах развития при культивировании в эмбриокультуре.

3. Гистологический анализ пролиферирующей эмбриокультуры.

Объекты и методы исследования

Объектом исследования послужили сорта *Tulipa* двух видов *xT. gesneriana* и *T. kaufmanniana*, представляющие несколько садовых классов голландской селекции: Триумф, Лилиецветные и Кауфмана. К классу Триумф относились среднецветущие сорта *Negrity* и *Valentine*, к классу лилиецветных – поздноцветущие сорта *Moon Shine* и *White Elegance*, класс Кауфмана был представлен раноцветущим сортом *Johann Strauss*. Растения выращивали в 2013–2014 гг. в открытом грунте на капельном орошении в центральной части Слободзейского р-на Приднестровья (Молдова) по общепринятой технологии. Откалиброванные луковицы первого разбора замачивали в 0,2%-м растворе фундазола (2 г/л действующего вещества) в течение 30 мин и высаживали в ноябре для получения от свободного опыления в весенне-летнем обороте плодов и семян изучаемых сортов. Семена извлекали из плодов-коробочек в зависимости от степени их созревания на 53–55-й день от начала цветения и при полном созревании, когда коробочка сама раскрывалась. Морфологические особенности всех имеющихся в коробочке семян устанавливали путем измерения их максимальной длины и диаметра, используя миллиметровую бумагу, окуляр и объект-микрометры. Аналогичным образом измеряли показатели эндосперма семян и длину вычленяемых зародышей. Уточняли пути морфогенеза на безгормональной среде Мурасиге и Скуга (бМС) в зависимости от размера культивируемого зародыша. Поверхность плодов обрабатывали спиртом, вскрывали коробочки скальпелем, извлекали пинцетом семена и помещали в стерильные чашки Петри. Под микроскопом «МБС-10» при увеличении $\times 15$ эмбрионы извлекали из семян препаративными иглами, соблюдая правила асептики, и помещали во флаконы на поверхность среды бМС. Флаконы

с зародышами размещали в холодильнике сроком на 20 дней для стратификации при низкой положительной температуре, затем их помещали в стрессовые условия (16-часовой фотопериод, освещенность 3000 лк и $T = 26 \pm 2$ °С. Автономными считали те зародыши, развитие которых сопровождалось образованием семядоли или луковички.

Гистологические постоянные препараты готовили общепринятыми методами. Фиксацию эмбриокультуры проводили в 10%-м растворе формалина при комнатной температуре, окраску осуществляли гематоксилин-эозином (Паушева, 1980). Срезы заключали в полистирол. Микроскопировали препараты, используя универсальный исследовательский микроскоп «St-20», изготовитель «Carl Zeiss». Фотографии выполнены цифровой фотокамерой «Canon 5D» с насадочными кольцами марки NDPL-1(2x).

Математическую обработку проводили на основе элементарной статистики, подсчитывали среднее значение признака (x), его ошибку (m) и коэффициент вариации (V). О значимости различий вариантов судили по критерию Стьюдента (Лакин, 1990).

Результаты исследований и обсуждение

Сложившиеся погодные условия 2014 г. с третьей декады марта по май из-за повышенных температур в период цветения неблагоприятно сказались на опылении и завязывании семян тюльпанов всех классов. Не все изучаемые сорта сформировали плоды, осемененность которых колебалась в широких пределах (от 0 до 70 шт. в коробочке). Семена сортов изучаемых классов в зрелом раскрывшемся плоде плоские, коричневато-желтые, со скошенной эллипсоидной формой, ближе к треугольной. Все полноценные семена имели эндосперм, в центре которого, как правило, располагался прямой или слегка изогнутый линейный зародыш. Ширина семян из зрелой коробочки изменялась не значимо, а длина существенно уменьшалась за счет частичного обезвоживания, затвердения и сжатия эндосперма. При этом величина самого зародыша возрастала в пределах ошибки измерений. Семена варьировали по размеру. Эмбрионы, находящиеся в них, представляли собой морфофункциональную популяцию. Низкое или среднее варьирование параметров семян и эмбрионов было выявлено у сорта *Negrity* (табл. 1). Длина зародышей семян из не вызревших плодов (возраст 53–55 дней) дифференцировалась по длине от 0,5 до 4,0 мм с преобладанием группы размером 3 мм. У остальных сортов в возрасте

Т а б л и ц а 1

Биоморфологические показатели семян сорта Negrita из зрелого и невызревшего плодов

Диаспора и ее компоненты	Коробочка							
	вызревшая раскрывшаяся				в возрасте 53–55 дней			
	параметры, мм							
	длина $X_1 \pm m$	V_1	ширина $X_2 \pm m$	V_2	длина $X_3 \pm m$	V_3	ширина $X_4 \pm m$	V_4
Семя	7,4±0,2	10	6,5±0,2	9	8,8*±0,1	3	6,4±0,1	8
Эндосперм	6,1±0,1	7	4,9±0,3	17	7,0*±0,2	7	4,7±0,2	14
Зародыш	3,1±0,2	21	–	–	3,0±0,4	38	–	–

П р и м е ч а н и е: *значимые отличия от показателей вызревшей коробочки, «–» исследования не проводились.

Т а б л и ц а 2

Биометрические показатели семян тюльпанов некоторых классов

Класс	Сорт	Размер объекта, мм							
		семя				эндосперм			
		длина $X_1 \pm m$	V_1	ширина $X_2 \pm m$	V_2	длина $X_3 \pm m$	V_3	ширина $X_4 \pm m$	V_4
Триумф	Valentine	8,8±0,1	5	5,7±0,2	8	7,4±0,2	6	4,4±0,2	13
	Negrita	8,8±0,1	3	6,4±0,1	8	7,0±0,15	7	4,7±0,2	14
Лилиецветные	Moon Shine	8,6±0,1	4	6,9*±0,2	8	7,6±0,2	8	5,6*±0,2	9
	White Elegance	8,9±0,1	4	6,8*±0,1	3	7,4±0,5	6	5,7*±0,1	7
Кауфмана	Johann Strauss	8,4±0,3	11	6,1±0,2	10	7,3±0,3	11	4,6±0,2	11

П р и м е ч а н и е: *значимые отличия в сравнении с сортом Johann Strauss.

53–55 дней также выявлена дифференциация по длине, которая варьировала в слабой или средней степени (табл. 2, 3).

Анализ состава популяции зародышей перед введением их в эмбриокультуру (табл. 3) показал, что у сортов Valentine и Johann Strauss преобладали эмбрионы размером 0,5–1,5 мм (частота встречаемости 62–94%). В коробочках сортов Negrita, Moon Shine, White Elegance наиболее часто встречаются эмбрионы длиной от 2 до 4 мм (91–92%). Дальнейшее культивирование зародышей тюльпана в условиях температурного стресса выявило четыре пути морфогенеза предварительно стратифицированной эмбриокультуры: рост с последующей дегене-

рацией; развитие зародышей с формированием семядоли (без визуально оформленной почкы-луковички или с хорошо выраженной почкы-луковичкой), которая без периода покоя давала несколько новых проростков, образование эмбриоидов (табл. 4, рис. 1). Полученные данные свидетельствуют о том, что морфогенетический ответ эмбрионов тюльпанов определяется при прочих равных условиях степенью зрелости коробочки и морфофизиологическим состоянием эмбрионов (табл. 4). Если в коробочке встречаемость доминирующей группы эмбрионов длиной 0,5–1,5 мм была не ниже 62%, то в условиях *in vitro* под воздействием стрессующей

Т а б л и ц а 3

Состав популяции эмбрионов по длине в эмбриокультуре в возрасте 53–55 дней у сортов, контрастных по срокам цветения

Класс (группа цветения)	Сорт	Число извлеченных эмбрионов	Встречаемость (%) в коробочке эмбрионов разного размера								Длина зародыша, мм			
			0,5 мм	1,0 мм	1,5 мм	2,0 мм	2,5 мм	3,0 мм	3,5 мм	4,0 мм	$X \pm m$	V		
Триумф (средне- цветущая)	Valentine	42	5	5	52	33	0	5	0	0	0	0	1,85*±0,15	25
	Negrta	25	0	0	8	20	12	48	0	12	0	0	3,05*±0,37	38
Лилиецветные (поздноцветущая)	Moon Shine	34	0	3	6	0	6	44	20	21	0	0	3,30*±0,18	16
	White Elegance	13	0	0	8	23	15	46	0	8	0	0	2,65*±0,27	27
Кауфмана (раноцветущая)	Johann Strauss	17	29	30	35	6	0	0	0	0	0	0	1,14±0,12	34

П р и м е ч а н и е: *значимые отличия в сравнении с сортом Johann Strauss.

Т а б л и ц а 4

Пути морфогенеза стратифицированных зародышей тюльпана на среде бМС *in vitro* в зависимости от степени зрелости коробочки и дифференциации популяции эмбрионов по длине

Сорт	Число высаженных зародышей, шт.	Встречаемость (%) в коробочке эмбрионов разной длины		Тип морфогенеза, %				
		0,5–1,5 мм	2,0–4,0 мм	рост и последующая дегенерация зародышей	образование морфологических структур			
					семядоли	семядоли и луковичы	эмбриониды	
Moon Shine	34	9	91	25,0	44,0	31,0	0,0	0,0
White Elegance	13	8	92	38,0	31,0	31,0	0,0	0,0
Valentine	42	62	38	47,5	17,5	17,5	17,5	17,5
Negrta	25	8	92	36,0	60,0	4,0	0,0	0,0
Johann Strauss	17	94	6	29,4	11,8	0,0	0,0	58,8

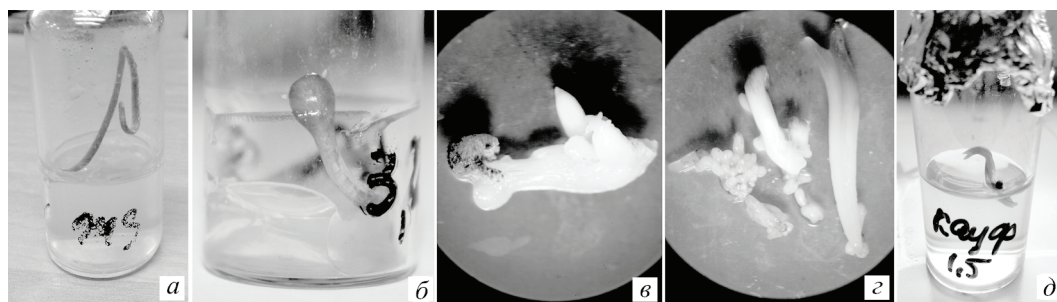


Рис. 1. Морфогенез стратифицированных незрелых зиготических зародышей сорта Johann Strauss в условиях температурного стресса: *a* – рост и формирование семядольного листа; *б* – образование почки-луковички; *в* – разбухание зиготического зародыша и прямое появление соматических эмбриоидов; *г* – массовое формирование эмбриоидов и их прорастание; *д* – отсаженный проросток на среде бМС

температуры на среде бМС наблюдалось перепрограммирование репродукции на прямое формирование эмбриоидов на зиготических зародышах, т.е. их пролиферация. Преобладание в коробочке фракции эмбрионов размером 2–4 мм ($\geq 90\%$) индуцировало продолжение запрограммированного пути развития даже в условиях температурного стресса, в направлении формирования семядоли и луковички без образования дополнительных вегетативных диаспор. Такой признак как автономность зародышей у разных сортов проявлялся дифференцированно в зависимости от группы цветения и обуславливался, прежде всего, размером индивидуально выделяемого эмбриона. У раноцветущего класса автономными оказались зародыши размером 1,0–1,5 мм, у среднецветущего – размером 1,5–2,0 мм, а у поздноцветущего – размером 2,5–3,0 мм. Проллиферирующую эмбриокультуру сортов Valentine и Johann Strauss пассировали на 1/2 бМС, где образовавшиеся соматические эмбриоиды росли и постепенно формировались в проростки (рис. 1, 2). Проростки можно было дорастивать и высаживать в горшечную культуру (рис. 2). Следовательно, удалось получить полный цикл развития проростков тюльпана в условиях *in vitro* из соматических эмбриоидов, формирующихся прямым способом в пролиферирующей культуре.

Представляло несомненный интерес уточнение места и характера инициации соматических эмбриоидов в пролиферирующей культуре зиготических зародышей. При малом и большом увеличении общая картина строения поперечного среза зиготического зародыша, у которого начинался процесс пролиферации соматических эмбриоидов (рис. 1), выявляла эпидерму зародыша, заложение проводящих пучков, неэмбриогенные клетки меристемы и основную меристему осевого цилиндра. В коровой меристеме хорошо определя-

лись и обособляющиеся эмбриогенные клетки или клетки-инициали, способные продуцировать соматические эмбриоиды, а также двуклеточные проэмбрио (рис. 3). Формирование и дальнейшее развитие эмбриогенных клеток хотя и увеличивало объем зародышей (эксплантов), но без нарушения внешних покровов экспланта и без образования клеток каллуса (рис. 1), что соответствует модели прямого формирования соматических эмбриоидов. Развитие эмбриоидов сопровождалось связью с материнским эксплантом на ранних этапах и дальнейшим разделением структур на отдельные жизнеспособные проростки (рис. 2, 3), что указывает на образование именно эмбриоидов, а не почек. Полученные результаты позволяют обсудить более детально особенности эмбриональной стадии онтогенеза тюльпана в контролируемых стрессовых условиях *in vitro*.

Онтогенез тюльпана *in vivo* в целом хорошо изучен (Бочанцева, 1962; Печеницын, 1989; Карташова, 1987; Jaar et al., 2006). Известно, что оптимальной температурой для развития тюльпанов является ее диапазон в пределах 14–18 °С, и тогда развивающийся зародыш визуализируется на 42-й день после оплодотворения, представляя собой глобулу. Еще через 20 дней глобула трансформируется в веретеновидный зародыш, и к концу 12-й недели после оплодотворения зародыш заканчивает рост и вступает в фазу покоя, а семя становится зрелым.

В дополнение к полученным данным нами показана роль возникающей в условиях *in vivo* системы межорганной и межклеточной взаимодействий, определяющей возможный тип морфогенеза экспланта *in vitro*. В эту систему входят ткани плода и преобладающая группа эмбрионов определенной длины в сформировавшейся морфофизиологической популяции. Полученные данные свидетельствуют о том, что по фазе развития

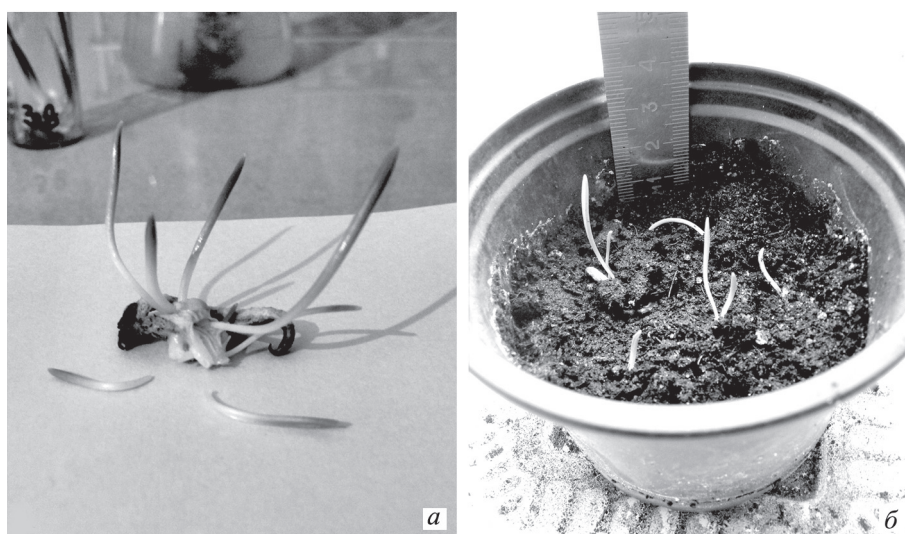


Рис. 2. Формирование молодых растений из соматических зародышей у сорта Valentine: а – растения перед высадкой; б – горшечная культура

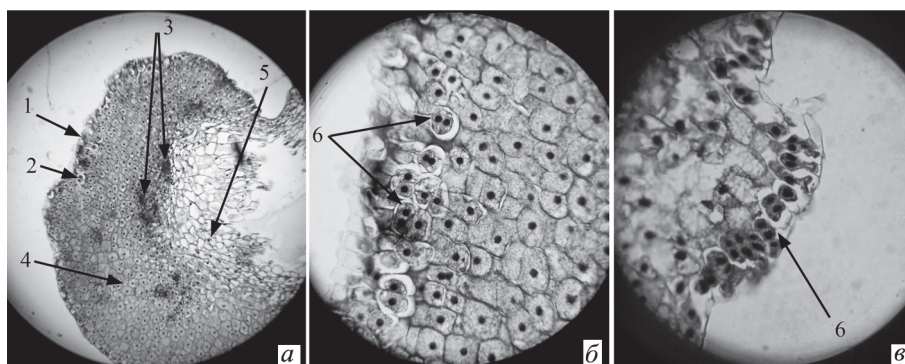


Рис. 3. Поперечные срезы (а–е) пролиферирующего зиготического зародыша (сорт Johann Strauss). 1 – эпидерма зиготического зародыша; 2 – эмбрионные клетки коровой паренхимы; 3 – заложение проводящих пучков; 4 – неэмбрионные клетки меристемы; 5 – основная меристема осевого цилиндра; 6 – двуклеточные проэмбрио. Масштабная линейка 0,001 мм

превалирующей группы эмбрионов в плоде можно прогнозировать смену пути морфогенеза в эмбриокультуре в условиях температурного стресса, который *in vitro* выступает в качестве триггера. Условия *in vitro* в целом – это селективный фон, на котором визуализируется адекватный выбор эксплантом пути морфогенеза.

Хорошо известно, что развитие зиготических зародышей проходит через критические стадии, такие как заложение первых перегородок, протодермы, дифференциация на органы, автономность (Эмбриология цветковых... 2000). В стрессовых условиях *in vitro* у эксплантов тюльпана определена автономная фаза, маркером которой является определенная длина эмбриона, коррелирующая с его возрастом. В наших экспериментах фаза автономности для разных групп спелости наступала дифференцированно и оказалась маркером бло-

кировки перепрограммирования или смены путей морфогенеза. Вероятно, критическими для смены путей морфогенеза являются более ранние стадии развития эмбрионов, например стадии дифференциации на органы. Поэтому в дальнейшем представит интерес не только уточненная периодизация развития эмбриона, но и одновременная оценка его как экспланта на поливариантность путей морфогенеза.

Пролиферация соматических эмбрионидов у отзывчивых генотипов на поверхности незрелых зиготических зародышей свидетельствует о направленной мультипликации, т.е. в конечном итоге об увеличении коэффициента размножения. Отметим, что рядом исследователей зафиксировано успешное, но не прямое образование соматических эмбрионидов у тюльпана. Для его индукции в культуре *in vitro* обычно требуется внесение в пита-

тельную среду цитокининов и ауксинов (Popescu, 2012). В условиях нашего эксперимента определилась гормональная самодостаточность стратифицированных эксплантов используемых сортов для прямого процесса эмбриогенеза, а стресс способствовал выявлению потенциальной поливариантности способов репродукции тюльпанов, изучение которой представляет интерес для выстраивания алгоритма репродуктивной стратегии этого эфемероида. Практическое значение такого подхода – возможность моделирования ответа конкретного генотипа для конкретных условий в направлении увеличения коэффициента размножения и возможного снижения продолжительности ювенильного периода.

Таким образом, выполненные исследования, показывающие особенности онтогенеза некоторых представителей *Tulipa* в стрессовых, но контролируемых условиях эмбриокультуры на БМС, позволяют сделать следующие выводы.

1. Наиболее надежным дифференцирующим биометрическим показателем семян изучаемых сортов тюльпанов, контрастных по срокам наступления цветения, является длина эмбриона.

2. В коробочках тюльпанов в возрасте 53–55 дней от начала цветения формируются разновозрастные популяции эмбрионов, варьирующие по длине.

3. Состав сформировавшейся морфофизиологической популяции эмбрионов *in vivo* является возможным прогностическим показателем поливариантности морфогенеза в эмбриокультуре.

4. В стрессовых условиях в эмбриокультуре на безгормональной среде Мурасиге и Скуга установлена потенциальная поливариантность морфогенеза, включающая пролиферацию соматических эмбриоидов.

Кроме того, уточнены место формирования и характер инициации эмбриогенных клеток, продуцирующих соматические эмбриоиды. Обнаружено дифференцированное наступление стадии автономности у эмбрионов контрастных генотипов тюльпана по срокам цветения в зависимости от размера эмбриона. Установлено, что стадия автономности эмбрионов тюльпана является маркером блокировки переключения путей морфогенеза эксплантов в стрессовых условиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Ахметова А.Ш. Интродукция и размножение тюльпанов *in vivo* и *in vitro* в лесостепной зоне Башкирского Предуралья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Оренбург, 2009. 18 с. [Akhmetova A.Sh. Introduktsiya i razmnozhenie tyul'panov in vivo i in vitro v lesostepnoi zone Bashkirskogo Predural'ya: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Orenburg, 2009. 18 s.]
- Бочанцева З.П. Тюльпаны. Морфология, цитология и биология. Ташкент, 1962. 408 с. [Bochantseva Z.P. Tyul'pany. Morfologiya, tsitologiya i biologiya. Tashkent, 1962. 408 s.]
- Карташова Л.М. Интродукция дикорастущих видов тюльпанов в центрально-черноземной зоне СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 26 с. [Kartashova L.M. Introduktsiya dikorastushchikh vidov tyul'panov v tsentral'no-chernozemnoi zone SSSR: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. M., Glavnyi botanicheskii sad AN SSSR, 1987. 26 s.]
- Коломиец Т.М. Культура изолированных зародышей и создание новых селекционных форм тюльпанов: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Сочи, 1997. 24 с. [Kolomiets T.M. Kul'tura izolirovannykh zarodyshei i sozdanie novykh selektsionnykh form tyul'panov. Avtoref. dis. ... kand. s.-kh. nauk. Sochi, 1997. 24 s.]
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М., 1990. 352 с. [Lakin G.F. Biometriya. M., 1990. 352 s.]
- Митрофанова И.В. Развитие биотехнологических исследований в Никитском Ботаническом саду // Бюл. Никитского ботанического сада. 2011. Вып. 100. С. 91–102 [Mitrofanova I.V. Razvitie biotekhnologicheskikh issledovaniy v Nikitskom Botanicheskom sadu // Byul. Nikitskogo botanicheskogo sada. 2011. Вып. 100. С. 91–102]
- Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. Метод. Пособие. М., 1980. 304 с. [Pausheva Z.P. Praktikum po tsitologii rastenii. Metod. Posobie. M., 1980. 304 s.]
- Печеницын В.П. Морфология и эмбриология видов *Tulipa*: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1989. 48 с. [Pechenitsyn V.P. Morfologiya i embriologiya vidov Tulipa: Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. L., 1989. 48 s.]
- Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции / Под ред. Т.Б. Батыгиной. СПб., 2000. Т. 3. 645 с. [Embriologiya tsvetkovykh rastenii. Terminologiya i kontseptsii. T. 3. Sistemy reproduksii / Pod red. T.B. Batyginoi. SPb., 2000. T. 3. 645 s.]
- Benschop M., Kamenetsky R., Le Nard M., Okubo H., De Hertogh A. The Global Flower Bulb Industry: Production, Utilization, Research // Horticultural Reviews. 2010. Vol. 36. P. 1–116 / Ed. by J. Janick. Wiley-Blackwell, 2010.
- Chanteloube F., Courduroux J.C., Tort M., Le Nard M. Micropropagation of *Tulipa gesneriana* L. regeneration of bulblets on growing floral stem segments cultured in vitro // Acta bot. Gallica. 1995. Vol. 142. N 4. P. 301–307.
- Custers J.B.M., Eikelboom W., Bergervoet J.H.W., van Eijk J.P. Embryo rescue in the genus *Tulipa* L.; successful direct transfer of *T. kaufmanniana* Regel germplasm into *T. gesneriana* L. // Euphytica. 1995. Vol. 82. N 3. P. 253–261.

Jaap M. van Tuyl, Marjan G.M. van Creijl. Tulip. *Tulipa gesneriana* and *T. hybrids* // Flower Breeding and Genetics / Ed. N.O. Netherlands, 2006. P. 623–641.

Podwyszycska M. Somaclonal variation in micro propagated tulips based on phenotype observation // Journal

of Fruit and Ornamental Plant Research. 2005. Vol. 13. P. 109–122.

Popescu A. Biotechnology and molecular-based methods for genetic improvement of tulips // Current Trends in Natural Sciences (CTNS). 2012. Vol. 1. N 1. P. 147–160.

Поступила в редакцию / Received 01.06.2015

Принята к публикации / Accepted 16.12.2015

ONTOGENESIS OF SOME REPRESENTATIVES OF *TULIPA* L. IN THE EMBRYOCULTURE UNDER THE CONDITIONS OF THE TEMPERATURE STRESS

O.O. Timina¹, L.G. Ionova², O.Yu. Timin³

Tulipa kaufmanniana Regel and *xTulipa gesneriana* L. potential ways of morphogenesis in the embryo culture under the stress condition on the Murashige and Skoog media without hormones were studied. The biomorphologic special features of seeds and embryos of contrasting genotypes on the character of early blossoming were refined and the types of morphogenesis of different age's zygotic embryos and their stages of *in vitro* independence were determined in embryo culture. The onset of the embryos independence stage was refined depending on the genotype. It is shown that the stress conditions for the embryo culture of tulip revealed the potential polyvariance of the methods of their reproduction, which depends on the degree of the fruit maturity and predominance of the prevailing group of embryos with the specific length in the formed population. The proliferation of the somatic embryoides was discovered in the preliminarily stratified unripe zygotic embryos, which did not reach the stage of independence, subjected to temperature stress. The histological analysis of the proliferating embryo culture was carried out, place and nature of the initiation of the embryogenetic cells was refined. It was discovered, that the stage of the tulip embryos independence was the marker of blocking the switching the ways of the morphogenesis of explants under the stress conditions.

Key words: ontogenesis; embryo culture; proliferation; the somatic embryos; the stress conditions; reprogramming; *Tulipa kaufmanniana* Regel; *xTulipa gesneriana* L.

¹ Timina Olga Olegovna, Taras Shevchenko Transdnestrrian State University (otimina@mail.ru); ² Ionova Ludmila Grigorevna, Taras Shevchenko Transdnestrrian State University (ludochkaionova@yandex.ru); ³ Timin Oleg Yurevich, National Ecology and Natural Resources Scientific-Research Institute (otimin@mail.ru).

УДК 582.711.711:581.33

**СОВМЕСТНОЕ ИЗУЧЕНИЕ СОСТОЯНИЯ МУЖСКОЙ
И ЖЕНСКОЙ ГЕНЕРАТИВНЫХ СФЕР В ЦВЕТКАХ
SPIRAEA SALICIFOLIA L. (ROSACEAE,
SPIRAEOIDEAE) В СВЯЗИ С ПРОЯВЛЕНИЯМИ
ПОЛОВОГО ПОЛИМОРФИЗМА**

Н.Г. Широкова

Проведено совместное исследование мужской и женской генеративных сфер в цветках *Spiraea salicifolia* L. в целях выявления признаков редукции гинецея и их возможной связи с проявлениями редукции андроеца. Показано, что большинство исследованных цветков *S. salicifolia* имели в мужской генеративной сфере выраженные нарушения, рассматриваемые как признаки редукции андроеца. Напротив, признаки редукции гинецея практически отсутствовали. Вариация показателей, характеризующих степень развития гинецея, не связана прямой или обратной связью с вариацией показателей, характеризующих степень нарушений в андроеце. Редко наблюдающиеся отклонения от нормальной структуры гинецея не связаны друг с другом и с показателями, характеризующими степень редукции андроеца.

Ключевые слова: половой полиморфизм, андроец, гинецей, *Spiraeoideae*.

Проявления полового полиморфизма у представителей рода *Spiraea* L. изучены крайне слабо. Известно (Шульгина, 1954; Sun et al., 1997), что у некоторых видов этого рода цветки могут быть как обоеполыми, так и раздельнополыми. По нашим наблюдениям (Немова, Широкова, 2011; Широкова, 2011), у *S. trilobata* L., *S. hypericifolia* L. (а в отдельные годы и у *S. media* Fr. Schmidt) имело место увеличенное процентное содержание дефектных пыльцевых зерен, что принято рассматривать (Хохлов, Зайцева, 1975; Stout, 1919) как наиболее слабую степень редукции андроеца, характерную для некоторых вариантов полового полиморфизма.

Повышенное содержание морфологически дефектной пыльцы и ее низкая жизнеспособность, возможно, связанные с нарушениями их развития в мейозе, характерны и для *S. salicifolia* L. (Попович, 2006; Левицкая, Самошкин, 2009). По нашим наблюдениям (Широкова, 2015), у *S. salicifolia* встречается также и более сильное проявление редукции андроеца – формирование дефектных пыльников, полностью или частично лишенных пыльцы. Причем та или иная степень редукции мужской генеративной сферы выявлена нами почти у всех исследованных цветков *S. salicifolia*. Известно, что данное явление характерно для гинодиэзии (Хохлов, Зайцева, 1971; 1975), а также тесно связано с ней варианта полового полиморфизма – гино-

моноэзии (Dufay, Lahiani, Brachi, 2010); при гинодиэзии обоеполые и женские цветки расположены на разных растениях, а при гиномоноэзии – на одном. (Демьянова, 2000; Koelewijn, van Damme, 1996; Gargaud et al., 2011). Поскольку, по нашим наблюдениям, на одном растении *S. salicifolia* встречаются как цветки, практически не имеющие признаков редукции андроеца, так и цветки с выраженной его редукцией. Более вероятным является наличие у этого вида гиномоноэзии.

Женская генеративная сфера *S. salicifolia* изучена более слабо, чем мужская. Однако ее исследование представляет значительный интерес, так как, по данным В.В. Шульгиной (1954), у представителей рода *Spiraea* наряду с нарушениями в мужской генеративной сфере встречаются и проявления редукции элементов гинецея.

Известно, что у многих видов, имеющих тенденцию к проявлению полового полиморфизма, нарушения развития женской генеративной сферы наблюдаются в цветках с нормально развитыми пыльниками и пыльцой. Так, у некоторых сортов садовой земляники *Fragaria × ananassa* (*Rosaceae*) выявлена тенденция к стерилизации пыльцы; однако в отдельных цветках этих сортов отмечена высокая степень фертильности пыльцевых зерен в сочетании с дегенерацией зародышевых мешков (Юрцева, Философова, 1969). У ряда гинодиэцич-

¹Широкова Нина Глерева – сотр. кафедры биологической эволюции биологического факультета МГУ (ngs9346@gmail.com).

ных видов (*Gypsophila altissima* L., *G. paniculata* L. (*Caryophyllaceae*); *Seseli Ledebourii* G. Don fil. (*Apiaceae*); *Nepeta parviflora* M. Bieb. (*Lamiaceae*)) популяции состоят из обоеполых и женских особей (Демьянова, 1990). Однако их обоеполые цветки часто проявляют женскую стерильность, хотя и сохраняют более или менее редуцированный пестик. Они лишь изредка завязывают плоды и семена, функционируя в основном как мужские.

Иная тенденция наблюдается у андромоноэичных видов (*Filipendula vulgaris* Moench и *F. ulmaria* (*Rosaceae*)), у которых мужские цветки с редуцированным гинецеем имеют более низкую фертильность пыльцы, чем обоеполые (Демьянова, Клименко, 2011). Таким образом, в этих цветках нарушения происходят как в женской, так и в мужской генеративных сферах. Авторы работы объясняют данное явление негативным влиянием редукции гинецея на гормональный фон цветка. Сходная закономерность отмечена и у некоторых злаков (Ayengar, Rao, 1936; по: А.В. Пономарев, 1964).

У ряда видов наблюдается лишь редукция андроеца, тогда как редукция элементов гинецея или отдельных их частей практически отсутствует (Хохлов, Зайцева, 1971).

Цель настоящей работы – совместное исследование мужской и женской генеративных сфер в цветках *S. salicifolia* для выявления возможных признаков редукции элементов гинецея (а также других отклонений от их нормального строения) и их взаимосвязи с нарушениями в мужской генеративной сфере.

Материал и методика

Материал был собран в 2013–2014 гг. на территории ГБС РАН им. Н.В. Цицина и Ботанического сада МГУ. В исследования были включены образцы *S. salicifolia* L., у которых ранее было изучено состояние мужской генеративной сферы (Широкова, 2015).

Для морфометрических исследований собирали только что распутившиеся или распускающиеся цветки, расположенные, как правило, на паракладях 1-го и 2-го порядков в нижней части соцветия (цветки с самых нижних осей соцветия, распускающиеся позже остальных, в опыты не включали) и фиксировали 70%-м спиртом.

Методика исследований пыльцевых зерен и пыльников, а также критерии, согласно которым их относили к нормальным или дефектным, подробно описаны в работе, посвященной мужской генеративной сфере *S. salicifolia* (Широкова, 2015).

Степень нарушений в мужской генеративной сфере цветка характеризуют следующие показатели: процентное содержание дефектной пыльцы в пыльнике (ДПЗ), общее число дефектных пыльников в цветке (ДП) и число пыльников, полностью лишенных пыльцы (СП); два последних показателя были выражены в процентах от общего числа пыльников в цветке.

Для определения степени развития женской сферы, по рекомендациям В.Н. Година (2009), использовали такие показатели, как длина и ширина завязи, длина стилодия и диаметр рыльца. Кроме того, в каждом цветке подсчитывали число плодолистиков и число семян в завязи каждого плодолистика, а также измеряли минимальную и максимальную длину и ширину семян в каждой завязи.

При статистической обработке данных использовали пакет программ STATISTICA 6,0 для Windows.

Результаты и их обсуждение

Мужская генеративная сфера. Большая часть (около 73%) исследованных цветков *S. salicifolia* имеет выраженные нарушения в мужской генеративной сфере (частично или полностью стерильные пыльники и повышенное содержание дефектной пыльцы в пыльниках).

Как показала обработка данных с помощью критерия Манна–Уитни и однофакторного дисперсионного анализа (для уровней значимости, не превышающих 0,05), процентное содержание дефектной пыльцы у *S. salicifolia* достоверно различалось у разных образцов в течение одного года, у одного образца – в разные годы, а также у разных соцветий, расположенных на одном кусте. Минимальное среднее значение данного показателя за оба года наблюдений отмечено у образца 1 (куст, соцветие 1) в 2013 г, а максимальное – у того же образца (куст 2, соцветие 2) в 2014 г. (табл. 1).

Общее число дефектных пыльников в цветке и число пыльников, полностью лишенных пыльцы, также достоверно различались у разных образцов в течение одного года, у одного и того же образца – в разные годы, а в некоторых случаях – у разных соцветий в пределах куста. В 2013 г. в цветках соцветия 2 (образец 1, куст 1) дефектные (а тем более полностью лишенные пыльцы) пыльники отсутствовали, а у соцветия 4 (образец 2, куст 1) в том же году среднее число тех и других пыльников было наибольшим (табл. 1).

Цветки в пределах одного соцветия, как правило, имели одно и то же нарушение в мужской генеративной сфере (повышенное содержание дефект-

Т а б л и ц а 1

Показатели, характеризующие степень нарушения мужской генеративной сферы в цветках *S. saicifolia*

Год	Образец	Номер куста	Номер соцветия	ДПЗ		ДП		СП	
				М	lim	М	lim	М	lim
2013	1	1	1	0,17	0-1,00	0,45	0-8,33	0	0
			2	2,57	1,00-6,67	0	0	0	0
	2	1	1	5,28	0-39,00	13,53	0-50,00	8,48	0-43,75
			2	3,27	0-19,67	7,97	0-20,59	5,29	0-17,65
2014	1	1	3	8,75	1,33-32,00	18,17	0-50,00	11,06	0-46,15
			4	15,20	0,67-56,67	41,06	20,00-73,33	31,22	3,33-53,33
	2	1	1	25,31	6,00-44,67	3,04	0-18,75	25,31	0-12,50
			2	40,40	29,33-50,67	13,91	0-50,00	4,15	0-35,00
2014	2	1	1	6,46	2,33-18,33	8,15	0-23,08	4,99	0-19,23
			2	5,30	2,33-14,33	1,11	0-9,38	0,31	0-3,13
	2	1	3	7,33	2,33-12,33	17,33	0-34,37	13,66	0-31,25
			4	6,02	0,33-33,33	33,81	12,50-55,26	20,97	2,50-42,10

Обозначения: ДПЗ – процентное содержание дефектных пылевых зерен в пыльнике, ДП – число дефектных пыльников в цветке (% от общего числа пыльников), СП – число полностью стерильных пыльников в цветке (% от общего числа пыльников), М – среднее значение показателя, lim – предельные значения.

Таблица 2

Показатели, характеризующие степень развития гниенца в цветках *S. salicifolia*

Год	Образец	Куст	Соцветие	Длина завязи	Ширина завязи	Длина стилодия	Ширина рыльца	Число семязпек	Длина семязпочки	Ширина семязпочки	
2013	1	1	1	1,18±0,01	0,50±0,005	1,38±0,01	0,19±0,002	5,88±0,13			
			2	0,80-1,50	(0,20) 0,35-0,60	(0,95-1,00) 1,10-1,60	0,09-0,24	(0-1) 2-9	0,16-0,56	0,09-0,13	
			<i>M±m</i> куста lim куста	1	1,39±0,01	0,57±0,006	1,86±0,01	0,23±0,002	6,06±0,10		
				2	1,25-1,50	0,50-0,65	1,40-2,05	0,20-0,27	5-7	0,22-0,67	0,09-0,18
			<i>M±m</i> куста lim куста	1	1,22±0,01	0,51±0,005	1,50±0,02	0,20±0,002	5,92±0,10		
				2	0,80-1,50	(0,20) 0,35-0,65	(0,95-1,00) 1,10-2,05	0,09-0,27	(0-1) 2-9	0,16-0,67	0,09-0,18
		2	1	1	1,40±0,008	0,57±0,005	1,59±0,007	0,22±0,001	6,62±0,07		
				2	1,20-1,60	0,45-0,70	1,45-1,80	0,16-0,29	5-8	0,20-0,82	0,09-0,13
			1	1	1,38±0,008	0,57±0,004	1,59±0,007	0,21±0,001	7,18±0,07		
				2	1,25-1,85	0,50-0,70	1,45-1,75	0,18-0,27	6-9	0,22-0,64	0,11-0,13
		2	1	3	1,41±0,01	0,59±0,006	1,47±0,01	0,22±0,002	7,19±0,11		
				4	1,25-1,60	0,50-0,70	1,25-1,70	0,16-0,27	3-9	0,22-0,73	0,11-0,13
			1	1	1,36±0,01	0,56±0,006	1,49±0,01	0,22±0,002	6,94±0,13		
				2	0,95-1,75	(0,25) 0,40-0,65	1,15-1,75	0,16-0,27	(0-1) 3-9	0,27-0,67	0,09-0,16
		1	<i>M±m</i> куста lim куста	1,39±0,005	0,57±0,003	1,55±0,005	0,22±0,001	6,96±0,10			
			2	0,95-1,85	(0,25) 0,40-0,70	1,15-1,80	0,16-0,29	(0-1) 3-9	0,20-0,82	0,09-0,16	
2014		1	1	1,36±0,01	0,58±0,003	1,39±0,17	0,18±0,003	6,52±0,08			
			2	1,05-1,55	0,45-0,65	(0,75) 0,90-1,60	0,09-0,22	4-8	0,22-0,62	0,11-0,15	
		1	1	1,41±0,03	0,58±0,008	1,50±0,02	0,18±0,003	6,44±0,10			
			2	1,10-1,65	0,50-0,65	1,25-1,75	0,15-0,22	6-7	0,18-0,73	0,11-0,13	
		1	1	1,30±0,01	0,58±0,004	1,57±0,01	0,17±0,002	7,25±0,08			
			2	1,20-1,45	0,50-0,65	1,40-1,75	0,15-0,20	6-9	0,18-0,55	0,11-0,15	
			<i>M±m</i> куста lim куста	1	1,33±0,01	0,58±0,003	1,55±0,01	0,17±0,002	7,05±0,07		
				2	1,10-1,65	0,50-0,65	1,25-1,75	0,15-0,22	6-9	0,18-0,73	0,11-0,15
			<i>M±m</i> образца lim образца	1	1,34±0,01	0,58±0,002	1,48±0,01	0,18±0,002	6,80±0,06		
				2	1,05-1,65	0,45-0,65	(0,75) 0,90-1,75	0,09-0,22	4-9	0,18-0,73	0,11-0,15
		1	1	1	1,62±0,02	0,56±0,006	1,49±0,01	0,20±0,002	6,41±0,12		
				2	1,15-1,90	0,40-0,65	1,20-1,75	0,13-0,29	(0) 3-8	0,22-0,77	0,11-0,15
			1	1	1,55±0,01	0,57±0,003	1,56±0,01	0,21±0,001	7,08±0,07		
				2	1,30-1,85	0,50-0,65	1,30-1,80	0,18-0,24	5-8	0,22-0,66	0,11-0,13
	2	1	3	1,54±0,01	0,58±0,003	1,51±0,01	0,21±0,001	7,30±0,07			
			4	1,25-1,75	0,50-0,65	1,30-1,75	0,15-0,24	5-8	0,22-0,77	0,11-0,13	
		<i>M±m</i> куста lim куста	1	1,52±0,01	0,58±0,003	1,51±0,01	0,22±0,002	7,22±0,08			
			2	1,30-1,75	0,50-0,65	1,30-1,75	0,18-0,26	5-8	0,24-0,66	0,11-0,15	
		1	1	1,56±0,007	0,57±0,002	1,52±0,006	0,21±0,001	7,02±0,04			
			2	1,15-1,90	0,40-0,65	1,201,80	0,13-0,29	(0) 3-8	0,22-0,77	0,11-0,15	

ной пыльцы, частично или полностью стерильные пыльники) или оба этих нарушения одновременно. Цветки, резко отличавшиеся от соседних по наличию или отсутствию того или иного нарушения, чаще всего были единичны.

В цветках соцветий 1 и 2 (образец 1, куст 1, 2013 г.), а также соцветия 2 (образец 2, куст 1, 2014 г.) нарушения развития мужской генеративной сферы оказались минимальными: содержание дефектной пыльцы было невелико, стерильные пыльники полностью или практически отсутствовали (табл. 1). В соцветиях 1 и 2 (образец 2, куст 1, 2013 г.), 1, 3 и 4 (те же образец и куст, 2014 г.) основным нарушением являлось наличие дефектных пыльников. В цветках всех трех изученных соцветий образца 1 (2014 г.) и соцветий 3 и 4 (образец 2, куст 1, 2013 г.) были отмечены как повышенное содержание дефектной пыльцы, так и стерильные пыльники (табл. 1). Таким образом, именно в этих соцветиях нарушения в мужской генеративной сфере, являющиеся признаками редукции андрогенеза, можно считать наиболее сильными.

Женская генеративная сфера. У *S. salicifolia* не было выявлено массовой редукции элементов гинецея (плодолистиков) или их отдельных частей (завязей, стилодиев, рылец), проявляющейся, по данным В.Н. Година и Е.А. Басаргина (2007), как резкое уменьшение их размеров. Так, известно, что у *Potentilla bifurca* (*Rosaceae*), характеризующейся половым полиморфизмом, рыльца, стилодии и завязи редуцированных плодолистиков в тычиночных цветках в 2 раза меньше, чем в пестичных (Годин, Басаргин, 2007). У исследованных нами цветков *S. salicifolia* длина и ширина завязи, а также длина стилодия (как в пределах соцветия, так и в пределах куста и даже образца) различались значительно меньше (табл. 2). В то же время ширина рыльца *S. salicifolia* варьировала в сравнительно широких пределах (табл. 2). Более чем двукратные различия между минимальным и максимальным значениями данного показателя были отмечены не только в пределах соцветия, куста и образца, но и у плодолистиков одного цветка (например, от 0,09 до 0,20 мм). Однако эти различия, скорее всего, объясняются не редукцией, а сравнительно поздним созреванием некоторых рылец. Действительно, их краевые части были нередко приподняты кверху и прикрывали собой середину, что, по нашим наблюдениям, типично для рылец более молодых цветков, тогда как в цветках зрелого возраста ширина рылец обычно увеличена за счет того, что их края отогнуты в сторону.

В завязях плодолистиков исследованных цветков *S. salicifolia*, как правило, содержатся несколь-

ко семянчиков. В некоторых случаях (2013 г., образец 1, соцветие 1; образец 2, соцветие 3; 2014 г., образец 2, соцветие 1) их число варьировало в сравнительно широких пределах (табл. 2). При этом даже в плодолистиках одного цветка оно колебалось, например от 2 до 7 или от 3 до 8. В то же время в других соцветиях тех же кустов значения данного показателя варьировали относительно слабо (табл. 2).

Минимальная длина семянчиков в несколько раз отличалась от максимальной в пределах всех исследованных соцветий и кустов, а также в пределах образца (образец 1, данные 2014 г.; табл. 2). Длина семянчиков сильно варьировала даже в пределах одной и той же завязи. Минимальная длина семянчика нередко оказывалась меньше максимальной более чем в два раза (например, 0,24 и 0,67 мм). Можно предположить, что вариация этого показателя в значительной степени определяется неодновременным развитием семянчиков. Ширина семянчиков, в отличие от длины, обычно варьировала в относительно небольших пределах (табл. 2).

Вариация показателей, характеризующих степень развития элементов гинецея (длины и ширины завязи, длины стилодия, ширины рыльца), а также числа семянчиков в завязи, их минимальной и максимальной длины и ширины в цветках *S. salicifolia* не зависит от степени нарушения мужской генеративной сферы (содержания дефектной пыльцы в пыльнике, общего числа дефектных пыльников, числа стерильных пыльников). Действительно, значения коэффициентов корреляции между ними, не достигающие 0,7, указывают (Ивантер, Коросов, 1992) на отсутствие тесной связи (прямой или обратной) между ними (табл. 3).

Очень редко наблюдались отклонения от нормального строения плодолистиков, проявлявшиеся как резкое уменьшение размеров завязей и стилодиев. Так, уменьшенная ширина завязи (более чем в 2 раза отличающаяся от максимальной для соответствующих соцветий) наблюдалась у отдельных плодолистиков единичных цветков в 2013 г. (образец 1, куст 1, соцветие 1, а также образец 2, куст 1, соцветие 4; табл. 2).

В 2014 г. в одном из цветков образца 1 (куст 1, соцветие 1) была отмечена минимальная для соцветия длина стилодия, более чем в два раза отличавшаяся от максимальной (табл. 2). Остальные стилодии в этом цветке также были сравнительно короткими: их средняя длина составляла 0,91 мм (что гораздо меньше, чем для соцветия в целом), а максимальная – всего 1,00 мм. Иногда

Т а б л и ц а 3

Значения коэффициентов корреляции между показателями, характеризующими степень развития гинецея, и показателями, характеризующими степень нарушений в мужской генеративной сфере, в цветках *S. salicifolia*

R	Год	
	2013	2014
ДПЗ–Д _{завязи}	0,16	–0,66
ДПЗ–Ш _{завязи}	0,21	0,03
ДПЗ–Д _{стилодия}	–0,03	–0,04
ДПЗ–Ш _{рыльца}	0,26	–0,63
ДПЗ–число семян	0,07	0,02
ДПЗ–Д _{семян} (мин.)	0,16	–0,44
ДПЗ–Д _{семян} (макс.)	0,23	–0,58
ДПЗ–Ш _{семян} (мин.)	–0,02	0,22
ДПЗ–Ш _{семян} (макс.)	0,02	0,25
ДП–Д _{завязи}	0,18	–0,02
ДП–Ш _{завязи}	0,14	0
ДП–Д _{стилодия}	–0,13	–0,01
ДП–Ш _{рыльца}	0,22	0,16
ДП–число семян	0,29	0,18
ДП– Д _{семян} (мин.)	0,24	–0,03
ДП–Д _{семян} (макс.)	0,30	0
ДП –Ш _{семян} (мин.)	–0,15	–0,16
ДП–Ш _{семян} (макс.)	0,01	0,20
СП–Д _{завязи}	–0,26	0,04
СП–Ш _{завязи}	–0,23	0
СП–Д _{стилодия}	–0,34	–0,07
СП–Ш _{рыльца}	0	0,22
СП–число семян	0	0,17
СП– Д _{семян} (мин.)	0,07	0,05
СП–Д _{семян} (макс.)	–0,06	0,08
СП–Ш _{семян} (мин.)	–0,04	–0,13
СП–Ш _{семян} (макс.)	0,39	–0,21

ДПЗ – содержание дефектных пыльцевых зерен в пыльнике (%), ДП – число дефектных пыльников в цветке (% от общего числа пыльников), СП – число полностью стерильных пыльников в цветке (% от общего числа пыльников), Д_{завязи} – длина завязи; Ш_{завязи} – ширина завязи, Д_{стилодия} – длина стилодия, Ш_{рыльца} – ширина рыльца; Д_{семян} (мин.) – минимальная длина семян, Д_{семян} (макс.) – максимальная длина семян; Ш_{семян} (мин.) – минимальная ширина семян; Ш_{семян} (макс.) – максимальная ширина семян; R – значение коэффициента корреляции.

(например, образец 1, куст 1, соцветие 1, 2013 г.) укороченными оказывались не все стилодии в цветке, а лишь один или два. Поскольку эти отклонения от нормального строения гинецея являются довольно редкими, установить их связь со степенью нарушений в мужской генеративной сфере не удалось.

Немногочисленными были также случаи полного отсутствия семян в завязи или уменьшения их числа до одной. Данное отклонение от нормы было выявлено в 2013 г. у образца 1 (в двух цветках из соцветия 1), в том же году – у образца 2 (в двух цветках из соцветия 4), в 2014 г. – у образца 2 (в одном цветке из соцветия 1) (табл. 2). При этом цветки из соцветия 1 (образец 1, 2013 г.) практически не имели нарушений в мужской генеративной сфере; цветки из соцветия 4 (образец 2, 2013 г.) содержали стерильные пыльники, а один из них – увеличенное количество дефектной пыльцы. Цветок из соцветия 1 (образец 2, 2014 г.) также имел стерильные пыльники. Таким образом, между полной (или практически полной) редукцией семян и степенью нарушений в мужской генеративной сфере также не удалось установить четкой связи.

К отклонениям от нормального строения гинецея следует отнести увеличение числа плодолистиков в цветке. Больше всего цветков с этим отклонением (60% от общего числа исследованных) было отмечено в соцветии 1 (образец 1, куст 1, 2013 г.). Число плодолистиков в этих цветках колебалось от 6 до 10. Кроме того, данное отклонение наблюдалось у некоторых цветков из соцветия 3 (образец 2, куст 1, 2013 г.), у одного цветка в соцветии 2 (образец 2, куст 1, 2013 г.) и у одного – в соцветии 1 (образец 1, куст 1, 2014 г.); в этих цветках число плодолистиков равнялось 6. Именно у этих цветков в соцветии 1 (образец 1, куст 1, 2013 г.) было выявлено уменьшение ширины завязи некоторых плодолистиков, а также полная редукция семян и сокращение их числа до 1. Однако в остальных цветках с увеличенным числом плодолистиков таких нарушений не наблюдалось.

Степень нарушения мужской генеративной сферы в цветках с увеличенным числом плодолистиков была различной. Так, у цветков из соцветия 1 (образец 1, куст 1, 2013 г.) эти нарушения практически отсутствовали. В то же время остальные цветки с указанным отклонением имели как стерильные (полностью или частично) пыльники, так и повышенное содержание дефектной пыльцы в пыльнике.

Таким образом, отклонения от нормального строения гинецея в цветках *S. salicifolia*, вероятно, не связаны прямой или обратной связью друг с другом, а также со степенью нарушений в мужской генеративной сфере.

Выводы

1. Проявления редукции андроеца характерны для большинства исследованных цветков *S. salicifolia*.

2. Редукция гинецея, проявляющаяся как существенное уменьшение размеров плодolistиков

или их отдельных частей, а также полная редукция семязпочек или резкое сокращение их числа, у *S. salicifolia* практически отсутствует.

3. Вариация признаков, характеризующих степень развития элементов гинецея в цветке *S. salicifolia*, не связана с вариацией признаков, характеризующих степень нарушений в мужской генеративной сфере.

4. Редко встречающиеся отклонения от нормального строения гинецея в цветках *S. salicifolia* не связаны между собой, а также со степенью нарушений в мужской генеративной сфере.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Годин В.Н. Половой полиморфизм как фактор адаптации *Pentaphylloides fruticosus* (L.) O. Schwarz в Алтае-Саянской горной области. Дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск, 2009. 447 с. [Godin V.N. Polovoi polimorfizm kak faktor adaptatsii *Pentaphylloides fruticosus* (L.) O. Schwarz v Altae-Sayanskoi gornoi oblasti. Dis. ... dokt. biol. nauk. Novosibirsk, 2009. 447 s.]
- Годин В.Н., Басаргин Е.А. Морфология цветков *Potentilla bifurca* (Rosaceae) в связи с половой дифференциацией. // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 10. С. 1508–1515 [Godin V.N., Basargin E.A. Morfologiya tsvetkov *Potentilla bifurca* (Rosaceae) v svyazi s polovoi differentsiatsiei. // Bot. zhurn. 2007. T. 92. № 10. S. 1508–1515].
- Демьянова Е.И. Половой полиморфизм цветковых растений. Дис. ... докт. биол. наук. Пермь, 1990. 347 с. [Dem'yanova E.I. Polovoi polimorfizm tsvetkovykh rastenii. Dis. ... dokt. biol. nauk. Perm', 1990. 347 s.]
- Демьянова Е.И. Гинодиэция. // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 2000. Т. 3. С. 78–82. [Dem'yanova E.I. Ginodietsiya. // Embriologiya tsvetkovykh rastenii. Terminologiya i kontseptsii. SPb, 2000. T. 3. S. 78–82].
- Демьянова Е.И., Клименко Е.В. О половом полиморфизме *Filipendula vulgaris* F. ulmaria (Rosaceae) в Приуралье // Вестн. Пермского ун-та. Сер. биол. 2011. Вып. 1. С. 4–13 [Dem'yanova E.I., Klimenko E.V. O polovom polimorfizme *Filipendula vulgaris* F. ulmaria (Rosaceae) v Priural'e. // Vestn. Permskogo un-ta. Ser. biol. 2011. Vyp. 1. S. 4–13].
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Основы биометрии. Петрозаводск, 1992. 164 с. [Ivanter E.V., Korosov A.V. Osnovy biometrii. Petrozavodsk, 1992. 164 s.]
- Левицкая И.В., Самошкин Е.Н. Жизнеспособность пыльцы спиреи иволжистой и спиреи японской из различных экологических условий. // ИВУЗ. Лесной журнал. 2009. № 2. С. 131–133 [Levitskaya I.V., Samoshkin E.N. Zhiznesposobnost' pyl'tsy spirei ivolistnoi i spirei yaponskoi iz razlichnykh ekologicheskikh uslovii. // IVUZ. Lesnoi zhurnal. 2009. № 2. S. 131–133].
- Немова Е.М., Широкова Н.Г. Особенности опыления и завязывания плодов у *Spiraea media* Schmidt и *S. x arguta* Zabel в ГБС РАН // Древесные растения: фундаментальные и прикладные исследования. М., 2011. Вып. 1. С. 82–89 [Nemova E.M., Shirokova N.G. Osobennosti opyleniya i zavvazyvaniya plodov u *Spiraea media* Schmidt i *S. x arguta* Zabel v GBS RAN // Drevesnye rasteniya: fundamental'nye i prikladnye issledovaniya. M., 2011. Vyp. 1. S. 82–89].
- Пономарев А.Н. Цветение и опыление злаков // Уч. записки Пермского гос. ун-та им. А. М. Горького. 1964. Т. 114. Биол. С. 115–178 [Ponomarev A.N. Tsveteniye i opyleniye zlakov // Uch. zapiski Permskogo gos. un-ta im. A.M. Gor'kogo. 1964. T. 114. Biol. S. 115–178].
- Попович Г.Б. Ембріологічні особливості насінної репродукції деяких видів Spiraeoideae, Rosoideae (Rosaceae) із флори Українських Карпат. Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2010. 20 с.
- Хохлов С.С., Зайцева М.И. Программа и методика выявления апомиктичных форм во флоре СССР // Бот. журнал. 1971. Т. 56. № 3. С. 369–377 [Khokhlov S.S., Zaitseva M.I. Programma i metodika vyyavleniya apomiktichnykh form vo flore SSSR. // Bot. zhurnal. 1971. T. 56. № 3. S. 369–377].
- Хохлов С.С., Зайцева М.И. Исследование гинодиэции и возможности апомиксиса у некоторых видов семейства губоцветных. // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов, 1975. Вып. 3. С. 3–16 [Khokhlov S.S., Zaitseva M.I. Issledovanie ginodietsii i vozmozhnosti apomiksisa u nekotorykh vidov semeistva gubotsvetnykh. // Apomiksisis i tsitoembriologiya rastenii. Saratov, 1975. Vyp. 3. S. 3–16].
- Широкова Н.Г. Особенности репродуктивной биологии некоторых гибридов рода *Spiraea* (Rosaceae) в условиях ГБС РАН // Карпология и репродуктивная биология растений. Материалы Всероссийской научной конференции. М., 2011. С. 254–257 [Shirokova N.G. Osobennosti reproductivnoi biologii nekotorykh gibridov roda *Spiraea* (Rosaceae) v usloviyakh GBS RAN // Karpologiya i reproductivnaya biologiya rastenii. Materialy Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii. M., 2011. S. 254–257].
- Широкова Н.Г. Исследование мужской генеративной сферы у *Spiraea salicifolia* L. (Spiraeoideae; Rosaceae) в связи с возможными проявлениями полового полиморфизма // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2015. Т. 120. Вып. 1. С. 80–86 [Shirokova N.G. Issledovanie muzhskoi generativnoi sfery u *Spiraea salicifolia* L. (Spiraeoideae; Rosaceae) v svyazi s vozmozhnymi proyavleniyami polovogo polimorfizma. // Byul. MOIP. Otd. biol. 2015. T. 120. Vyp. 1. S. 80–86].
- Шульгина В.В. Таволга – *Spiraea* L. // Деревья и

- кустарники СССР. М.-Л., 1954. Т. 3. С. 269–332 [Shul'gina V.V. Tavolga – *Spiraea* L. // Derev'ya i kustarniki SSSR. М.-Л., 1954. Т. 3. С. 269–332].
- Юрцева Н.С., Филоsofova Т.П. Особенности проявления пестичной стерильности в цветках садовой земляники. // С.-х. биология. 1969. Т. IV. № 5. С. 745–752 [Yurtseva N.S., Filosofova T.P. Osobennosti proyavleniya pestichnoi steril'nosti v tsvetkakh sadovoi zemlyaniki // S.-kh. biologiya. 1969. Т. IV. № 5. С. 745–752].
- Dufay M., Lahiani E., Brachi B. Gender variation and inbreeding depression in gynodioecious-gynomonoecious *Silene nutans* (Caryophyllaceae) // Int. J. of Plant Sciences. 2010. V. 171. N 1. P. 53–62.
- Garraud C., Brachi B., Dufay M., Touzet P., Shykoff J.A. Genetical determination of male sterility in gynodioecious *Silene nutans* // Heredity. 2011. Vol. 106. N 5. P. 757–764.
- Koelewijn H.P., van Damme J.M.M. Gender variation, partial male sterility and labile sex expression in gynodioecious *Plantago coronopus* // New Phytologist. 1996. Vol. 132. N 1. P. 67–76.
- Stout A.B. Intersexes in *Plantago lanceolata* // Bot. Gaz. 1919. Vol. 68. N 2. P. 109–133.
- Sun B.Y., Kim T.-J., Kim C.H. A biosystematical study on polyploidy populations of the genus *Spiraea* (Rosaceae) in Korea // J. Plant Biol. 1997. Vol. 40. N 4. P. 291–297.

Поступила в редакцию / Received 08.09.2015
Принята к публикации / Accepted 14.03.2016

**COMBINED INVESTIGATION OF THE MALE AND FEMALE
GENERATIVE ORGANS IN FLOWERS OF *SPIRAEA SALICIFOLIA* L.
(ROSACEAE, SPIRAEOIDEAE) IN CONNECTION WITH
THE MANIFESTATIONS OF SEXUAL POLYMORPHISM**

N.G. Shirokova¹

The purpose of the combined investigation of the male and female generative organs of *Spiraea salicifolia* L. was to reveal possible manifestations of gynoecium reduction and their connection with the manifestations of the reduction of androecium. Most of the studied flowers of *S. salicifolia* were found to have distinct abnormalities of the male generative organs which were considered to be the manifestations of the androecium reduction. Oppositely, the manifestations of the gynoecium reduction were practically absent. Variation of the characteristics of the degree of gynoecium development was not found to correlate strictly or reversely with the characteristics of androecium destruction. Rare abnormalities of the gynoecium structure seemed not to be connected with each other and with the manifestations of the androecium reduction.

Key words: sexual polymorphism; androecium; gynoecium; Spiraeoideae.

¹ Shirokova Nina Gleryevna, Department of the Biological Evolution, Biological Faculty, MSU (ngs9346@gmail.com).

ЮБИЛЕИ
JUBILEEЮБИЛЕЙ УЧЕНОГО-ЭНТОМОЛОГА
(К 70-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ
АНДРЕЯ ВАЛЕНТИНОВИЧА СВИРИДОВА)JUBILEE OF THE SCIENTIST-ENTOMOLOGIST
TO THE 70th ANNIVERSARY
OF ANDREI VALENTINOVICH SVIRIDOV

22 декабря 2016 г. исполняется 70 лет старшему научному сотруднику Научно-исследовательского зоологического музея Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Заслуженному научному сотруднику МГУ, кандидату биологических наук Андрею Валентиновичу Свиридову. Его 60-летнему юбилею была посвящена моя статья в настоящем журнале (Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112, вып. 1). Какими главными делами и исследовательскими заботами для Андрея Валентиновича было отмечено следующее десятилетие?

А.В. Свиридов – известный в России и за ее пределами специалист по систематике, зоогеографии, фаунистике и экологии чешуекрылых насекомых (бабочек), в первую очередь одного из

самых крупных семейств царства животных – совок (Noctuidae). Насущной исследовательской задачей по этому семейству является достаточно полное выяснение распространения его видов в России. В то же время даже определение совок – непростая задача, и ею на современном уровне занимаются всего несколько специалистов.

С 1970-х годов к своему 60-летию А.В. Свиридов обработал огромный музейный и привозимый энтомологами (региональными фаунистами) материал. При этом он (с учетом вклада партнеров при разных формах сотрудничества) опубликовал базовые сводки по множеству субъектов Российской Федерации, создающие относительно полное представление об их фауне. Эти материалы представлены в виде специальных статей, научных книг по фауне заповедников, Красных книг, подробно освещающих состав редких видов в регионах, и т.д. Эта работа продолжалась и в последующее десятилетие. Опубликованы базовые работы по Мордовии, Республике Коми, Кроноцкому заповеднику (Камчатка), парку «Мещера» (совместно с аспирантом Свиридова М.В. Усковым), по окрестностям Беломорской биологической станции МГУ, монография по Зейскому заповеднику (к работе над ней по различным группам чешуекрылых были привлечены специалисты из академических и других учреждений). Особо следует отметить статью по чешуекрылым полярных пустынь, посвященную памяти академика Ю.И. Чернова и написанную совместно с большим энтузиастом изучения фауны самых северных территорий планеты О.Л. Макаровой и микролепидоптерологом М.А. Клепиковым. В статье приведены самые северные находки видов совок и пядениц в Палеарктике, пересмотрены данные видовой идентификации полярной группы пядениц, ранее опубликованные для различных частей Евразийской Арктики. А.В. Свиридовым при этом проанализирован и определен

уникальный материал из труднодоступных регионов Арктики. Большое значение имеет продолжение исследований А.В. Свиридова (совместно с энтомологами-фаунистами из этих регионов) в рамках проекта «Виды совок, новые для регионов России», дополняющих базовые сводки. Таких дополнений выпущено уже три, четвертое – в печати. В них приведены впервые 532 вида совок для 26 субъектов РФ. Большим достижением в изучении фауны насекомых России стал выход в свет «Каталога чешуекрылых России» под редакцией доктора биологических наук С.Ю. Синева (2008), где А.В. Свиридов был соавтором по совкам. Заметим, что, если бы не выход ранее (2003, при авторстве А.В. Свиридова по 6 подсемействам) тома по совкам в многотомном «Определителе насекомых Дальнего Востока России» и специальной его работы над сводкой по Республике Коми, такой Каталог вряд ли бы смог увидеть свет. Это был эпохальный научный прорыв. До этого существовал лишь давно устаревший каталог Н.Г. Ершова и Г.А. Фильда (1870), которым уже нельзя было пользоваться. Новый каталог завершает собой целый период изучения чешуекрылых России и открывает перспективы движения вперед.

В истекшее десятилетие, после создания основ, заложенных ранее выходом Красных книг СССР и РСФСР, в создании которых А.В. Свиридов принимал самое активное участие по чешуекрылым, очень большое внимание уделялось охране насекомых. Этой широко обсуждающейся теме А.В. Свиридов посвятил много сил и времени. При его участии появилась книга «Красный список особо охраняемых животных и растений. Беспозвоночные животные» (под ред. В.Е. Присяжнюка, 2008). В этом энциклопедическом, по сути, издании (под эгидой ВНИИ Природы) обобщен опыт всех Красных книг территории России.

В 2010 и 2011 гг. при активном участии А.В. Свиридова (отбор видов, определение их статуса как охраняемых объектов, авторство и соавторство по многим очеркам чешуекрылых, редактирование) вышли два (включая пробное малотиражное) издания Красной книги Москвы.

А.В. Свиридовым были подготовлены также списки чешуекрылых для следующего издания Красной книги Российской Федерации. К сожалению, объективные и субъективные внутри- и межведомственные неурядицы сильно тормозили дело. Позиция А.В. Свиридова была однозначной – следовало строго придерживаться одного из двух принципов: либо перейти (как якобы требуется) на принципы отбора видов,

принятые в МСОП – тогда надо в соответствии с отечественным законодательством составить помимо основного дополнительный список редких видов и придать ему иной статус (при этом следовало бы воздержаться от деклараций типа «вид исключается из Красной книги РФ»); либо при составлении списка Красной книги основываться на принципах, разработанных ранее отечественным краснокнижным движением, и прилагать оценки в соответствии с критериями МСОП.

А.В. Свиридов принимал активное участие в подготовке к изданию Красной книги Московской обл. (2008), написал 17 очерков для Красной книги Тульской обл., в изучение фауны которой он внес значительный вклад. Всего за последнее десятилетие им написано 195 очерков по чешуекрылым.

Значительный теоретический и практический интерес представляет большая итоговая статья А.В. Свиридова «Принципы охраны насекомых (на примере чешуекрылых) – история и перспективы» (2011).

Как систематик А.В. Свиридов давно занимается большим родом совок – орденскими лентами – в объеме Палеарктики. В прошедшее десятилетие он подготовил и издал каталог по палеарктическим орденским лентам. Это свод распространения видов рода по административным выделам России и другим странам. Интерес вызвала публикация А.В. Свиридова (2008), обнаружившего в прибывших на определение материалах из Крыма ореховую никтеолину, считавшуюся до этого объектом внешнего карантина для Европы (вредитель грецкого ореха).

В настоящее время вызывают большой интерес история науки, биографии тех, кто внес большой вклад в копилку информационного богатства человечества. Эта тематика не оставила равнодушным и биолога А.В. Свиридова. За последнее десятилетие им собраны и опубликованы биографические данные многих интересных ученых. Это в первую очередь энтомологи, сыгравшие значительную роль в пополнении и обработке фондов чешуекрылых Зоологического музея МГУ, о которых мы имели лишь фрагментарные сведения: Л.К. Альбрехт, Н.Г. Ершов, К.-М. Науманн (ФРГ), А.В. Цветаев, В.П. Соляников, Е.М. Антонова, А.В. Крейцберг, Л.К. Селиванов, Н.Ф. Иконников. Ряд биологов и других ученых имеют прямое отношение к истории музея, кругу общения и родственному окружению А.В. Свиридова: зоолог С.Н. Боголюбский; сын известного природоведа Л.П. Сабанеева, зоолог, а также музыковед и композитор Л.Л. Сабанеев, зоогеограф Е.Н. Матюшкин, родоначальник детской

хирургии в России (а также ботаник-любитель и московский краевед) профессор Л.П. Александров, натуралист и путешественник-дальневосточник М.И. Янковский, директор (в довоенные годы) зоологического музея Н.С. Ульянин и многие другие.

Для издания воспоминаний известного энтомолога В.И. Мочульского А.В. Свиридов постарался перевести некоторые стихотворения, написанные письменным готическим шрифтом на немецком языке (они были в тексте воспоминаний В.И. Мочульского). Главное было сохранить стилистику стиха и передать смысл, что Андрею Валентиновичу вполне удалось.

А.В. Свиридов по-прежнему увлекается генеалогией. В его собственной генеалогии немало информации об известных личностях: ученые, педагоги, деятели литературы, искусства, герои давних и недавних войн. В его личном семейном архиве и военная переписка времен Первой мировой войны, и воспоминания о цвете российской интеллигенции, и переписка ученых МГУ. А.В. Свиридов старается многое сохранить для будущих поколений, а для этого существует только один способ – изучение и публикация архивов с подробными комментариями. Время «поджимает», и он готовит к изданию свои основные генеалогические труды, включающие так называемые «рописи» и не одну тысячу биографических очерков.

Помимо научной работы, А.В. Свиридов очень востребован и в других видах деятельности: кури-

рование коллекций по чешуекрылым в музее и их реконструкция, научное руководство аспирантами кафедры энтомологии МГУ, консультирование (в том числе студентов и аспирантов других вузов), подготовка материала для выставок, подготовка популярных статей и отзывов на энтомологические издания и диссертации. Особенно много внимания уделялось научному редактированию биологических журналов и изданий. Он редактирует три журнала: «Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол.» (отв. секретарь раздела «Зоология»), «Русский энтомологический журнал» и «Эверсманния».

За последнее десятилетие им отредактированы девять солидных изданий монографического или популярного характера по разным разделам энтомологии, истории зоологии, проблемам систематики, теории эволюции, таксономической номенклатуры. Среди авторов этих книг широкий круг биологов (от уникальных фотографов-натуралистов до докторов наук), а также известных теоретиков биологической науки. Некоторые из них используются как учебные пособия. В связи с курированием коллекции чешуекрылых Зоологического музея МГУ А.В. Свиридов издал каталог номенклатурных типов музея (вторая часть коллекции) с превосходными цветными фотографиями, выполненными С.К. Корбом).

Пожелаем юбиляру крепкого здоровья и дальнейших творческих успехов во благо развития биологии, истории науки, генеалогии.

С.Ю. Чайка

Список трудов А.В. Свиридова, опубликованных за последнее десятилетие

2006. Виды совок (Lepidoptera: Noctuidae s. l.), новые для различных регионов России. 2 // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. Вып. 7–8. С. 46–68 (соавторы: Трофимова Т.А., Усков М.В., Муханов А.В., Лобкова Л.Е., Щуров В.И., Шутова Е.В., Кузнецов И.В., Ловцова Ю.А., Коржов П.Н., Окулов В.С., Клепиков М.А.).

Научн. ред. // Усков М.В. Бабочки Национального парка «Мещера». Владимир, Изд-во ЗАО «Калейдоскоп». 36 с. (соредактор Большаков Л.В.).

Рецензия: К.А. Efetov. Forester and Burnet Moths (Lepidoptera: Zygaenidae). The genera *Theresimima* Strand, 1917, *Rhagades* Wallengren, 1863, *Zygaenoprocris* Hampson, 1900, *Adscita* Retzius, 1783, *Jordanita* Verity, 1946 (Procridinae), and

Zygaena Fabricius, 1775 (Zygaeninae). Simferopol: Crimean State Medical University Press, 2004. 272 p. // Russian Entomological Journal. Vol. 15. (2006 г.). N 4. P. 455–456.

2007. Александров Леонтий Петрович (М., 1858, М., 1929) [медик, биолог, московский краевед] // Московская энциклопедия. Т. I. Лица Москвы / Главн. Ред. С.О. Шмидт. Кн. 1. А–З. М.: Издат. центр «Московведение». С. 39–40 (соавтор Насимович Ю.А.).

Альбрехт Людвиг Карлович (1844, СПб. – после 1898) [энтомолог] // Там же. С. 53.

Боголюбовский Сергей Николаевич (Самара, 1885; М., 1976) [зоолог] // Там же. С. 196.

Горностаев Герман (по паспорту Георгий) Николаевич (М., 1936; М., 1999) [энтомолог] // Там же. С. 424.

Памяти Виктора Павловича Соляникова (1921–2006) // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биол. Т. 112. Вып. 6. С. 84–86 (соавтор Ловцова Ю.А.).

2008. Красный список особо охраняемых редких и находящихся под угрозой исчезновения животных и растений. (2-й выпуск). Ч. 2. Беспозвоночные животные. Лаборатория Красной книги Всероссийского научно-исследовательского института охраны природы. Отв. ред. В.Е. Присяжнюк. М., The World Conservation Union. 512 с. (Бюллетень Красной книги, 2, 2004 (2008).) [Отряд Чешуекрылые, или Бабочки. С. 291–407] (соавторы: Присяжнюк В.Е., Ахундов А.Г., Никитский Н.Б., Антропов А.В.).

Список видов чешуекрылых (Hexapoda: Lepidoptera) города Тулы и его ближайших окрестностей // Биологическое разнообразие Тульского края на рубеже веков. Отдельный вып. 1. Тула, Русское энтомологическое общество: Тульское отделение. С. 5–52 (соавторы: Большаков Л.В., Свиридов А.В., Антонова Е.М., Аникин В.В., Пискунов В.И., Шмытова И.В., Барышников С.В., Горбунов О.Г., Клепиков М.А.).

Вид совки, новый для фауны Европы и Украины, – ореховая никтеолина (*Erschoviella musculana* Erschov) (Lepidoptera: Noctuidae) // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы: Отдел биологический. Т. 113. Вып. 1. С. 60–62.

Яркая жизнь энтомолога: Памяти Елены Михайловны Антоновой (1936–2007) // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы: Отдел биологический. Т. 113. Вып. 1. С. 76–82.

Научн. ред. // Никитский Н.Б., Бибин А.Р., Долгин М.М. Ксилофильные жесткокрылые (Coleoptera) Кавказского государственного природного биосферного заповедника и сопредельных территорий. Сыктывкар, 452 с. (Ин-т биологии Коми научного центра УрО РАН).

Семейство Noctuidae // Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России / Под ред. С.Ю. Синёва. СПб., М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 239–296, 341–347, 350 (соавторы: Матов А.Ю., Кононенко В.С.).

Каталог орденских лент (Lepidoptera, Erebidae, *Catocala*) Палеарктики // Зоологические исследования / Под ред. И.Я. Павлинова, М.В. Калякина. М.: Изд-во МГУ. С. 70–100 (Сб. тр. Зоологического музея МГУ. Т. 49 [К 80-летию О.Л. Россолимо]).

Отряд Lepidoptera Linnaeus 1758, чешуекрылые, или бабочки // Каталог биоты Беломорской биологической станции МГУ / Под ред. А.В. Чесунова, Н.М. Калякиной, Е.Н. Бубновой. М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 306–313, 373–383.

Елена Михайловна Антонова [некролог] // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. Сб. научных трудов. Вып. 6 / Под ред. В.В. Аникина. Саратов, Изд-во Саратовского ун-та. С. 146–147 (с портретом).

Аконтия светлая – *Acontia lucida* (Hufnagel, 1766) // Красная книга Московской области. Изд. 2-е, переработанное и дополненное. М., Товарищество научных изданий КМК. С. 415, литература: с. 462–480.

Анарта черничная – *Anarta myrtilli* (Linnaeus, 1761) // Там же. С. 443, литература: с. 462–480.

Апамея единодушная – *Apamea unanimitis* (Hübner, 1813) // Там же. С. 429, литература: с. 462–480.

Апамея иллирийская – *Apamea illyria* Freyer, 1846 // Там же. С. 430, литература: с. 462–480.

Апамея толстая – *Apamea scolopacina* (Esper, 1788) // Там же. С. 431, литература: с. 462–480.

Ареностола тростниковая, или полуседа – *Arenostola phragmitidis* (Hübner, 1803) // Там же. С. 436, литература: с. 462–480.

Аутографа-мандаринка – *Autographa mandarina* (Freyer, 1845) // Там же. С. 413, литература: с. 462–480.

Бабочка-мокрица – *Apoda avellana* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 265, литература: с. 462–480.

Бражник слепой – *Smerinthus caecus* Ménétriès, 1857 // Там же. С. 377, литература: с. 462–480.

Бражник амурский, или осиновый – *Laothoe amurensis* (Staudinger, 1892) // Там же. С. 378, литература: с. 462–480.

Вилохвост буковый – *Stauropus fagi* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 385, литература: с. 462–480.

Гарпия Мильхаузера – *Harpyia milhauseri* (Fabricius, 1775) // Там же. С. 384, литература: с. 462–480.

Дицикла оо – *Dicycla oo* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 428, литература: с. 462–480.

Калиптра василистниковая [в тексте вопреки автору ошибочно изменено на «василистниковая» – Sic! – А.С.] – *Calyptra thalictri* (Borkhausen, 1790) // Там же. С. 401, литература: с. 462–480.

Катефия алхимическая – *Catephia alchymista* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 403, литература: с. 462–480.

Коконопряд молочайный – *Malacosoma castrensis* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 373, литература: с. 462–480.

Космия схожая – *Cosmia affinis* (Linnaeus, 1767) // Там же. С. 427, литература: с. 462–480.

Краснохвост пихтовый, или волнянка хвойная – *Calliteara abietis* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 398, литература: с. 462–480.

Лемония терновниковая, или осенний шелкопряд салатный – *Lemonia dumi* (Linnaeus, 1761) // Там же. С. 376, литература: с. 462–480.

Лигефила мышиногорошковая – *Lygephila cracca* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 402, литература: с. 462–480.

Ликофотия порфировая – *Lycophotia porphyrea* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 451, литература: с. 462–480.

Лишайница мышинная – *Pelosia muscerda* (Hufnagel, 1766) // Там же. С. 388, литература: с. 462–480.

Лишайница плоская, или неясная – *Eilema depressa* (Esper, 1787) // Там же. С. 390, литература: с. 462–480.

Лишайница-сестрица – *Eilema sororcula* (Hufnagel, 1766) // Там же. С. 391, литература: с. 462–480.

Лишайница четырехпятнистая – *Lithosia quadra* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 389, литература: с. 462–480.

Малый ночной павлиний глаз – *Eudia pavonia* (Linnaeus, 1753) // Там же. С. 374, литература: с. 462–480.

Медведица-госпожа – *Callimorpha dominula* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 395, литература: с. 462–480.

Медведица крестовниковая – *Tyria jacobaeae* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 396, литература: с. 462–480.

Медведица-матрона – *Pericallia matronula* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 394, литература: с. 462–480.

Медведица придворная – *Hypophora aulica* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 393, литература: с. 462–480.

Медведица цесарская, или великолепная – *Epatolmis luctifera* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 392, литература: с. 462–480.

Миңуция лунная – *Minucia lunaris* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 404, литература: с. 462–480.

Митимна белоточечная – *Mythimna albipuncta* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 448, литература: с. 462–480.

Митимна румяная – *Mythimna pudorina* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 447, литература: с. 462–480.

Мома альпийская – *Moma alpium* (Osbeck, 1788) // Там же. С. 417, литература: с. 462–480.

Орденская лента избранная – *Catocala electa* (Vieweg, 1790) // Там же. С. 409, литература: с. 462–480.

Орденская лента малая красная – *Catocala promissa* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 408, литература: с. 462–480.

Орденская лента малиновая – *Catocala sponsa* (Linnaeus, 1767) // Там же. С. 407, литература: с. 462–480.

Орденская лента неверная – *Catocala adultera* Ménétrière, 1856 // Там же. С. 405, литература: с. 462–480.

Орденская лента розовая – *Catocala pacta* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 410, литература: с. 462–480.

Орденская лента тополевая – *Catocala elocata* (Esper, 1787) // Там же. С. 406, литература: с. 462–480.

Ортозия пышная – *Orthosia opima* (Hübner, 1809) // Там же. С. 441, литература: с. 462–480.

Панемерия темная – *Panemeria tenebrata* (Scopoli, 1763) // Там же. С. 420, литература: с. 462–480.

Плюзидия лакфиолевая – *Plusidia cheiranthi* (Tauscher, 1809) // Там же. С. 412, литература: с. 462–480.

Прозерпина – *Proserpinus proserpina* (Pallas, 1772) // Там же. С. 382, литература: с. 462–480.

Симира беложильная – *Simyra albovenosa* (Goeze, 1781) // Там же. С. 416, литература: с. 462–480.

Синграфа вопросительная – *Syngrapha interrogationis* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 414, литература: с. 462–480.

Совка болотная – *Hydrillula pallustris* (Hübner, 1808) // Там же. С. 426, литература: с. 462–480.

Совка вечерняя – *Laterologia ophiogramma* (Esper, 1794) // Там же. С. 432, литература: с. 462–480.

Совка воднотравяная – *Capsula algae* (Esper, 1789) // Там же. С. 435, литература: с. 462–480.

Совка вялая – *Lasionycta imbecilla* (Fabricius, 1794) // Там же. С. 450, литература: с. 462–480.

Совка двупочечная – *Papestra biren* (Goeze, 1781) // Там же. С. 445, литература: с. 462–480.

Совка заметная – *Egira conspiciellaris* (Linnaeus, 1761) // Там же. С. 442, литература: с. 462–480.

Совка медная – *Chersotis cuprea* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 453, литература: с. 462–480.

Совка медуницева – *Atypha pulmonaris* (Esper, 1790) // Там же. С. 437, литература: с. 462–480.

Совка рыжая – *Conistra rubiginosa* (Scopoli, 1763) // Там же. С. 439, литература: с. 462–480.

Совка ювентина – *Callopietria juvenina* (Stoll, 1782) // Там же. С. 424, литература: с. 462–480.

Серпокрылка крюковидная – *Sabra harpagula* (Esper, 1786) // Там же. С. 327, литература: с. 462–480.

Стрельчатка молочайная – *Acronicta euphorbiae* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 419, литература: с. 462–480.

Стрельчатка трилистниковая – *Acronicta menyanthidis* (Esper, 1789) // Там же. С. 418, литература: с. 462–480.

Тонкопряд волчий – *Korscheltellus lupulinus* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 261, литература: с. 462–480.

Тонкопряд папоротниковый, или мрачный – *Pharmacis fusconebulosus* (De Geer, 1778) // Там же. С. 263, литература: с. 462–480.

Тумата поздняя – *Thumatha senex* (Hübner, 1808) // Там же. С. 387, литература: с. 462–480.

Усатка утолщеннолинейная – *Hypena crassalis* (Fabricius, 1787) // Там же. С. 400, литература: с. 462–480.

Хохлатка дубовая – *Drymonia ruficornis* (Hufnagel, 1766) // Там же. С. 383, литература: с. 462–480.

Целена Хаворта – *Celena haworthii* (Curtis, 1829) // Там же. С. 434, литература: с. 462–480.

Ценофила розоватая – *Coenophila subrosea* (Stephens, 1829) // Там же. С. 454, литература: с. 462–480.

Циррия янтарная – *Cirrhia gilvago* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 438, литература: с. 462–480.

Челночница зеленая – *Earias clorana* (Linnaeus, 1761) // Там же. С. 386, литература: с. 462–480.

Элафрия хорошенькая – *Elaphria venustula* (Hübner, 1790) // Там же. С. 425, литература: с. 462–480.

Языкан обыкновенный – *Macroglossum stellatarum* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 381, литература: с. 462–480.

Пестрянка лядвенцевая – *Zygaena loti* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 266, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б.).

Пестрянка-эфиальт – *Zygaena ephialtes* (Linnaeus, 1767) // Там же. С. 267, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б.).

Большая пяденица болотная, или голубичная – *Arichanna melanaria* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 366, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Дымчатая пяденица дубравная – *Parectropis similiana* (Hufnagel, 1767) // Там же. С. 372, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Зеленоватая пяденица зубчатая – *Chloroclystis vata* (Haworth, 1809) // Там же. С. 364, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Кольчатая пяденица буро-желтая – *Cyclophora porata* (Fabricius, 1775) // Там же. С. 333, литература:

с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Кольчатая пяденица дубовая – *Cyclophora quercimontaria* (Bastelberger, 1897) // Там же. С. 332, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Кольчатая пяденица кленовая – *Cyclophora annularia* (Fabricius, 1775) // Там же. С. 331, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Ларенция августовская – *Larentia clavaria* (Haworth, 1809) // Там же. С. 341, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Лопастная пяденица жимолостная – *Trichopteryx polycommata* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 344, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Лопастная пяденица зеленоватая – *Acasis viretata* (Hübner, 1799) // Там же. С. 343, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Малая пяденица красноватая – *Idaea muricata* (Hufnagel, 1767) // Там же. С. 337, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Малая пяденица лесная – *Idaea sylvestraria* (Hübner, 1799) // Там же. С. 338, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Малая пяденица скромная – *Idaea humiliata* (Hufnagel, 1767) // Там же. С. 339, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Малая пяденица темная – *Idaea descitaria* (Christoph, 1893) // Там же. С. 340, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Ольховая пяденица грязно-белая – *Hydrelia sylvata* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 357, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Осиновая пяденица желтая – *Stegania cararia* (Hübner, 1790) // Там же. С. 367, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Пяденица бело-бурая – *Catarhoe cuculata* (Hufnagel, 1767) // Там же. С. 348, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Пяденица болотная – *Carsia sororiata* (Hübner, 1808) // Там же. С. 342, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Пяденица василистниковая [вопреки автору в тексте ошибочно изменено на «василисниковая»

– Sic! – А.С.] – *Gagitodes sagittata* (Fabricius, 1787) // Там же. С. 359, литература: с. 462–480. (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Пяденица вязовая – *Venusia blomeri* (Curtis, 1839) // Там же. С. 356, литература: с. 462–480. (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Пяденица голарктическая – *Itame loricaria* (Eversmann, 1837) // Там же. С. 370 литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Пяденица головастая – *Eclictopera capitata* (Herrich-Schäffer, 1839) // Там же. С. 350, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Пяденица каемчатая – *Comibaena bajularia* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 329, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Пяденица кипрейная – *Eclictopera silaceata* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 351, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Пяденица красноватая – *Catarhoe rubidata* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 349, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Пяденица краснополосая – *Rhodostrophia vibicaria* (Clerck, 1759) // Там же. С. 330, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Пяденица луговая – *Perizoma hydrata* (Treitschke, 1829) // Там же. С. 358, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Пяденица лунчатая – *Selenia lunularia* (Hübner, 1788) // Там же. С. 368, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Пяденица опушечная – *Euphyia biangulata* (Haworth, 1809) // Там же. С. 355, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Пяденица папоротниковая – *Lithina chlorosata* (Scopoli, 1763) // Там же. С. 369, литература: с. 462–480. (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Пяденица северная – *Malacodea regelaria* Tengström, 1869 // Там же. С. 345, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Пяденица сетчатая – *Eustroma reticulata* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 347, литература: с. 462–480. (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Пяденица тенелюбивая – *Epirrhoe rivata* (Hübner, 1813) // Там же. С. 353, литература: с. 462–480. (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Ракитниковый комплекс пядениц – Пяденица раkitниковая – *Pseudoterpna pruinata* (Hufnagel, 1767), Линейчатая пяденица серая – *Scotopteryx micronata* (Scopoli, 1763), Линейчатая пяденица серо-бурая – *Scotopteryx moeniata* (Scopoli, 1763), Пяденица лесостепная – *Synipsia sociaria* (Hübner, 1799) // Там же. С. 328, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Ревмаптера копыеносная, или копыеносная пяденица малая – *Rheumaptera subhastata* (Nolcken, 1870) // Там же. С. 352, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б.).

Серая пяденица розанная, или крушинная – *Philereme vetulata* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 346, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б.).

Скопуля девичья – *Scopula virgulata* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 335, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Скопуля торфяная – *Scopula corrivalaria* (Kretschmar, 1862) // Там же. С. 334, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Скопуля украшенная – *Scopula ornata* (Scopoli, 1763) // Там же. С. 336, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Степная пяденица темная – *Tephrina murinaria* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 371, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Струйчатая пяденица грязно-бурая – *Horismetersata* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 365, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Тера можжевельниковая – *Thera juniperata* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 354, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Цветочная пяденица вересковая – *Eupithecia panata* (Hübner, 1813) // Там же. С. 362, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Цветочная пяденица колокольчиковая – *Eupithecia denotata* (Hübner, 1813) // Там же. С. 363, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

Цветочная пяденица северная – *Eupithecia gelidata* Möschler, 1860 // Там же. С. 361, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).

- Цветочная пяденица ясколковая – *Eupithecia rugmaeata* (Hübner, 1799) // Там же. С. 360, литература: с. 462–480 (соавторы: Антонова Е.М., Волкова Л.Б., Соболев Н.А.).
- Тонкопряд украшенный – *Gazoryctra ganna* (Hübner, 1804) // Там же. С. 262, литература: с. 462–480 (соавтор Кузнецов И.В.).
- Апорофила туманная – *Aporophyla lutulenta* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 440, литература: с. 462–480 (соавтор Соболев Н.А.).
- Гиссия выемчатая – *Hyssia cavernosa* (Eversmann, 1842) // Там же. С. 446, литература: с. 462–480. (соавтор Соболев Н.А.).
- Лаканобия переданная – *Lacanobia aliena* (Hübner, 1809) // Там же. С. 444, литература: с. 462–480 (соавтор Соболев Н.А.).
- Лемония одуванчиковая, или осенний шелкопряд одуванчиковый – *Lemonia taraxaci* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 375, литература: с. 462–480 (соавтор Соболев Н.А.).
- Леукания запачканная – *Leucania obsoleta* (Hübner, 1803) // Там же. С. 449, литература: с. 462–480 (соавтор Соболев Н.А.).
- Ложная пестрянга черноусая – *Amata nigricornis* Alpheraku, 1883 // Там же. С. 397, литература: с. 462–480 (соавтор Соболев Н.А.).
- Пиррия вооруженная – *Pyrrhia exprimens* (Walker, 1857) // Там же. С. 423, литература: с. 462–480 (соавтор Соболев Н.А.).
- Протолампра-кузина – *Protolampra sobrina* (Duponchel, 1843) // Там же. С. 455, литература: с. 462–480 (соавтор Соболев Н.А.).
- Риация подражающая – *Rhyacia simulans* (Hufnagel, 1766) // Там же. С. 452, литература: с. 462–480 (соавтор Соболев Н.А.).
- Совка-луночка – *Calophasia lunula* (Hufnagel, 1766) // Там же. С. 421, литература: с. 462–480 (соавтор Соболев Н.А.).
- Совка приморская – *Chilodes maritima* (Tauscher, 1806) // Там же. С. 422, литература: с. 462–480. (соавтор Соболев Н.А.).
- Совка ситчатая – *Macrochilo cribrumalis* (Hübner, 1793) // Там же. С. 399, литература: с. 462–480 (соавтор Соболев Н.А.).
- Хортодес крайняя – *Chortodes extrema* (Hübner, 1809) // Там же. С. 433, литература: с. 462–480 (соавтор Соболев Н.А.).
- Эухальция скромновидная – *Euchalcia modestoides* Poole, 1989 // Там же. С. 411, литература: с. 462–480 (соавтор Соболев Н.А.).
- Шмелевидка жимолостная – *Hemaris fuciformis* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 380, литература: с. 462–480 (соавтор Щелоков В.К.).
- Шмелевидка скабиозовая – *Hemaris tityus* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 379, литература: с. 462–480 (соавтор Щелоков В.К.).
- Член редколлегии с др. // Красная книга Московской области. Изд. 2-е, переработанное и дополненное / Качан А.С., председатель редколлегии. М., Т-во научн. изд. КМК. 4 + 828 с., илл.
- 2009.** Виды совок (Lepidoptera: Noctuidae s. l.), новые для различных регионов России. 3 // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. Вып. 17–18. С. 81–99 (соавторы: Усков М.В., Лобкова Л.Е., Решетников С.П., Проклов В.В., Татаренко Д.Е., Шутова Е.В., Мосягина А.Р., Муханов А.В., Полумординов О.А., Шибаев С.В., Кузнецов И.В., Блинушов А.Е., Буртнев В.А., Ишин Р.Н., Большаков Л.В., Рябов С.А., Окулов В.С.).
- Член редколлегии с др.; составитель указателя имен. С. 727–743 // История Зоологического музея МГУ: Идеи, люди, структуры / Г.Ю. Любарский. М.: Т-во научн. изд. КМК. 744 с.
- Базилевский Георгий Петрович (1887– ?) // Там же. С. 477 [колеоптеролог] (соавтор Любарский Г.Ю.).
- Боголюбский Сергей Николаевич // Там же. С. 491 [зоолог, профессор] (соавтор Любарский Г.Ю.).
- Золотарев Евгений Хрисанфович (1912–1980) // Там же. С. 537 [энтомолог, профессор] (соавтор Любарский Г.Ю.).
- Пиотровский Игнатий Владимирович (1891– ?) // Там же. С. 602–603 [заведующий библиотекой Зоол. Музея МГУ] (соавтор Любарский Г.Ю.).
- Ульянин Николай Семенович (1903–1941/42) // Там же. С. 632 [директор Зоологического музея МГУ, орнитолог] (соавтор Любарский Г.Ю.).
- Цветаев Анатолий Васильевич (1903–1980) // Там же. С. 667–668 [крупнейший коллекционер бабочек, даритель музею] (соавтор Любарский Г.Ю.).
- Баньковский Леонид Брониславович (1894–1918) // Там же. С. 478 [орнитолог].
- Ершов Николай Григорьевич (1837–1896) // Там же. С. 525 [лепидоптеролог].
- Крейцберг Александр Вольдемарович (1956) // Там же. С. 556 [энтомолог].
- Науманн цу Кенигсбрюк Клас-Михель (Naumann zu Königsbrück Clas-Michael) (1939–2004) // Там же. С. 588 [лепидоптеролог].
- Научная библиотека // Там же. С. 129–133.
- Селиванов Леональд Константинович (1937) // Там же. С. 629 [коллекционер бабочек, даритель музею].

Иконников Николай Флегонтович (1885–1979) // Там же. С. 538–539 [энтомолог, генеалог, эмигрант] (соавтор Дунаев Е.А.).

Сабанеев Леонид Леонидович (1881–1968) // Там же. С. 621 [герпетолог, музыковед, композитор, эмигрант, коллекционер бабочек] (соавтор Дунаев Е.А.).

Научн. ред.; расшифровка, комментарии – совм. с М.В. Усковым) // Янковский М.И. Список бабочек, собранных для Хабаровского музея в 1893 и 1894 гг. Александром и Юрием Янковскими / сост., предисловие, указатели, оформление – Усков М.В., ред. Ковзун А.А., «История сборов...», подписи к рис. – Янковский В.Ю. Владимир, Владимирская обл. универсальная научн. б-ка им. М. Горького. 23 с.

Ред., предисловие. С. 7–12) // Эволюция и систематика: Ламарк и Дарвин в современных исследованиях. М.: Т-во научн. изд. КМК. 366 с. (Сб. трудов Зоологического музея МГУ / гл. ред. Калякин М.В. Т. 50) (соредактор Шаталкин А.И.).

Немного об Ученом, Редакторе, Человеке // Воспоминания о Евгении Николаевиче Матюшкине. М., Т-во научн. изд. КМК. С. 53–56.

2010. Иллюстрированный каталог номенклатурных типов чешуекрылых (Lepidoptera) коллекции Зоологического музея МГУ, описанных во второй половине XX в. // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. Вып. 21–22. С. 6–27, цв. вкладки 1–4 (соавтор Корб С.К.).

Научн. ред. // Красная книга города Москвы. Изд. 2-е, переработанное и дополненное /ответств. редакторы: Б.Л. Самойлов, Г.В. Морозова. М., Изд. Департамента природопользования и охраны окружающей среды города Москвы, Комиссии по редким и находящимся под угрозой исчезновения в условиях города Москвы видам животных и растений, Экологический фонд развития городской среды «Экогород» [Пробный малотиражный выпуск]. 908 с., илл. (научные соредакторы части 1-й – Животные: Волкова Л.Б., Морозова Г.В., Никитский Н.Б., Самойлов Б.Л., Соболев Н.А.; соредакторы раздела 5 – Беспозвоночные: (с. 315–597): Волкова Л.Б., Никитский Н.Б., Соболев Н.А.).

Пяденица головастая – *Ecliptopera capitata* (Herrich-Schäffer [sic! – Herrich-Schäffer], 1839) // Там же. С. 539–540 (соавтор Соболев Н.А.).

Пяденица кипрейная – *Ecliptopera silaceata* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 540–542 (соавтор Соболев Н.А.).

Осиновая пяденица желтая – *Stegania cararia* (Hübner, 1790) // Там же. С. 542–543 (соавтор Соболев Н.А.).

Лемония терновниковая, или Осенний шелкопряд салатный – *Lemonia dumi* (Linnaeus, 1761) // Там же. С. 545–547.

Хохлатка Сиверса – *Odontotia sieversii* (Ménétrières, 1856) // Там же. С. 548–549.

Шмелевидка скабиозовая – *Hemaris tityus* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 549–551 (соавтор Волкова Л. Б.).

Шмелевидка жимолостная – *Hemaris fuciformis* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 551–552 (соавтор Волкова Л. Б.).

Прозерпина – *Proserpinus proserpina* (Pallas, 1772) // Там же. С. 552–554.

Медведица-госпожа – *Callimorpha dominula* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 556–557.

Орденская лента малая красная – *Catocala promissa* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 558–559.

Орденская лента тополевая – *Catocala elocata* (Esper, 1787) // Там же. С. 560–561.

Орденская лента голубая – *Catocala fraxini* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 561–562 (соавтор Бейко В.Б.).

Орденская лента малиновая – *Catocala sponsa* (Linnaeus, 1767) // Там же. С. 562–563 (соавтор Щелоков В.К.).

Орденская лента розовая – *Catocala pacta* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 563–564 (соавтор Бейко В.Б.).

Капюшонница серебряная – *Cucullia argentea* (Hufnagel, 1766) // Там же. С. 565–566.

Совка [ксантия] лимонная – *Tiliacea citrigo* (Linnaeus, 1758) [*Xanthia citrigo* (Linnaeus, 1758)] // Там же. С. 566.

Мома альпийская – *Moma alpium* (Osbeck, 1788) // Там же. С. 566–567.

Никтеола ложная – *Nycteola degenerana* (Hübner, 1799) // Там же. С. 568.

Совка [олигия] вечерняя – *Lateroligia ophiogramma* (Esper, 1794) [*Oligia ophiogramma* (Esper, 1794)] // Там же. С. 569–570.

Панемерия темная – *Panemeria tenebrata* (Scopoli, 1763) С. 570–571 (соавтор Соболев Н.А.).

Совка Хаворта – *Celaena haworthii* (Curtis, 1829) // Там же. С. 571–572.

Научн. ред. // Дианин А.С. Энтомологический дневник школьника / Сост. М.В. Усков, ред. А.А. Ковзун. Владимир, Обл. универс. научн. биб-ка им. М. Горького. (Лепидоптерофауна Владимирской области, вып. 8) (соредактор Большаков Л.В.).

2011. (Ред.) // Павлинов И.Я., Любарский Г.Ю. Биологическая систематика: Эволюция идей. М., Т-во научн. изд. КМК. 667 с., 1 вкл. [Сб. тр. Зооло-

гического музея МГУ / главн. ред. М. В. Калякин. Т. 51] (соредактор А.И. Шаталкин).

Научн. ред. // Красная книга города Москвы. Изд. 2-е, переработанное и дополненное / ответств. редакторы: Б. Л. Самойлов, Г.В. Морозова. М., Изд. Департамента природопользования и охраны окружающей среды города Москвы, Комиссии по редким и находящимся под угрозой исчезновения в условиях города Москвы видам животных и растений, Экологический фонд развития городской среды «Экогород». Ч. 1. С. 1–597, илл. (научные соредакторы 1-й части – Животные: Волкова Л.Б., Морозова Г.В., Никитский Н.Б., Самойлов Б.Л., Соболев Н.А.; соредакторы раздела 5 – Беспозвоночные: с. 315–597: Волкова Л.Б., Никитский Н.Б., Соболев Н.А.).

Пяденица головастая – *Ecliptopera capitata* (Herrich-Schäffer [sic! – Herrich-Schäffer – A.C.], 1839) // Красная книга Москвы, 2-е изд. М., Изд. Департамента природопользования и охраны окружающей среды города Москвы, Комиссии по редким и находящимся под угрозой исчезновения в условиях города Москвы видам животных и растений, Экологический фонд развития городской среды «Экогород». С. 539–540 (соавтор Соболев Н.А.).

Пяденица кипрейная – *Ecliptopera silaceata* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 540–542 (соавтор Соболев Н.А.).

Осиновая пяденица желтая – *Stegania cararia* (Hübner, 1790) // Там же. С. 542–543 (соавтор Соболев Н.А.).

Лемония терновниковая, или Осенний шелкопряд салатный – *Lemonia dumi* (Linnaeus, 1761) // Там же. С. 545–547.

Хохлатка Сиверса – *Odontotia sieversii* (Ménétrières, 1856) // Там же. С. 548–549.

Шмелевидка скабиозовая – *Hemaris tityus* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 549–551 (соавтор Волкова Л.Б.).

Шмелевидка жимолостная – *Hemaris fuciformis* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 551–552 (соавтор Волкова Л.Б.).

Прозерпина – *Proserpinus proserpina* (Pallas, 1772) // Там же. С. 552–554.

Медведица-госпожа – *Callimorpha dominula* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 556–557.

Орденская лента малая красная – *Catocala promissa* (Denis et Schiffermüller, 1775) Красная книга Москвы, 2-е изд. М. С. 558–559.

Орденская лента тополевая – *Catocala elocata* (Esper, 1787). Красная книга Москвы, 2-е изд. М., С. 560–561.

Орденская лента голубая – *Catocala fraxini* (Linnaeus, 1758). Красная книга Москвы, 2-е изд. М., С. 561–562 (соавтор Бейко В.Б.).

Орденская лента малиновая – *Catocala sponsa* (Linnaeus, 1767). Красная книга Москвы, 2-е изд. М., С. 562–563 (соавтор Щелоков В.К.).

Орденская лента розовая – *Catocala pacta* (Linnaeus, 1758). Красная книга Москвы, 2-е изд. М., С. 563–564 (соавтор Бейко В.Б.).

Капюшонница серебряная – *Cucullia argentea* (Hufnagel, 1766). Красная книга Москвы, 2-е изд. М., С. 565–566.

Совка [ксантия] лимонная – *Tiliacea citrago* (Linnaeus, 1758) [*Xanthia citrago* (Linnaeus, 1758)]. Красная книга Москвы, 2-е изд. М., С. 566.

Мома альпийская – *Moma alpium* (Osbeck, 1788). Красная книга Москвы, 2-е изд. М., С. 566–567.

Никтеола ложная – *Nycteola degenerana* (Hübner, 1799). Красная книга Москвы, 2-е изд. М., С. 568.

Совка [олигия] вечерняя – *Lateroligia ophiogramma* (Esper, 1794) [*Oligia ophiogramma* (Esper, 1794)]. Красная книга Москвы, 2-е изд. М., С. 569–570.

Панемерия темная – *Panemeria tenebrata* (Scopoli, 1763). Красная книга Москвы, 2-е изд. М., С. 570–571 (соавтор Соболев Н.А.).

Совка Хаворта – *Celaena haworthii* (Curtis, 1829). Красная книга Москвы, 2-е изд. М., С. 571–572 (соавтор Соболев Н.А.).

Бабочки – мир разнообразия и красоты // Природа. № 10. С. 53–56.

Принципы охраны насекомых (на примере чешуекрылых – Lepidoptera): история и перспективы // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы: Отдел биологический. Т. 116. Вып. 6. С. 3–19.

2012. Знаете ли вы, что такое толковый комpendий? Рецензия на книгу. Павлинов И.Я., Любарский Г.Ю. Биологическая систематика: Эволюция идей. М.: Т-во научных изданий КМК, 2011. 667 с., 1 цв. вкл. (Сб. тр. Зоологического музея МГУ, т. 51) // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. Вып. 29–30. С. 93–94.

Чешуекрылые (Lepidoptera) полярных пустынь // Зоологический журнал, т. 91, N 9, с. 1043–1057 [файл zoo1043.pdf (238 кб)] (соавторы: Макарова О.Л., Клепиков М.А.).

Анатолий Васильевич Цветаев // Энциклопедия г. Москвы: Лица Москвы. Т. 1. Кн. 5. М., ОАО «Московские учебники». С. 228 [крупнейший коллекционер чешуекрылых].

Кривцовы – герои Отечественной войны 1812 г. и Заграничных походов 1813–1814 гг. М., ООО «Галлея-Принт». 31 с. (б. п.) [в том числе биографии братьев декабриста Кривцова: друга Пушкина, почетного члена МОИП Н.И. Кривцова, а также В.И. Кривцова, члена научного Лебедянского о-ва сельского хозяйства, труды которого печата-

лись в Московском университете; все они состояли в очень близком родстве с потомками М.В. Ломоносова].

Проект списка видов насекомых чешуекрылых для включения в Красную книгу Российской Федерации и Приложение к ней. [Рукопись (50 с.): принята и одобрена Секцией беспозвоночных животных Комиссии по Красной книге Российской Федерации].

2013. Совки (Lepidoptera: Noctuidae) Республики Мордовия // Бюллетень Московского общества испытателей природы: Отдел биологический. Т. 118. Вып. 2. С. 27–35 (соавтор Сусарев С.В.).

Ред. // Калуцкий А.Л. О бабочках. М., Изд-во А.Л. Калуцкого. 54 с., илл. (соредактор Пономарев В.Л.).

[Перевод в стихах с нем., письменного готического – два стихотворения] // Кривохатский В.А. (сост.). Приключение жизни Виктора Ивановича Мочульского, описанного им самим. М.; СПб.: Т-во научн. изданий КМК. 261 с., 11 илл., портрет [крупный энтомолог, путешественник, дипломат, офицер генштаба].

[Раздел «Беспозвоночные» (с. 125–414)] // Красная Книга Тульской области: животные: официальное издание / Правительство Тульской области; Министерство экологии и природных ресурсов Тульской области. Воронеж: Кварта. 416 с. илл. [соавторы раздела: Большаков Л.В. (науч. ред.), Андреев С.А., Дорофеев Ю.В., Егоров Л.В., Лакомов А.Ф., Левченко Т.В., Маматкулов А.Л., Рябов С.А., Чувилин А.В.].

Совка василистниковая – *Calyptra thalictri* (Borkhausen, 1790) // Красная Книга Тульской области: животные: официальное издание / Правительство Тульской области; Министерство экологии и природных ресурсов Тульской области. – Воронеж: Кварта. 416 с. илл. С. 312–313 (соавторы: Большаков Л.В., Рябов С.А.).

Совка большая лунная – *Minucia lunaris* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 313–314 (соавторы: Большаков Л.В., Рябов С.А.).

Металловидка скромная – *Euchalcia modestoides* (Poole, 1989) // Там же. С. 314–315 (соавтор Большаков Л.В.).

Металловидка светло-бурая – *Euchalcia cheiranthi* (Tauscher, 1809) // Там же. С. 316–317 (соавторы: Большаков Л.В., Рябов С.А.).

Совка-аконтия чернохвостая – *Acontia melanura* (Tauscher, 1809) // Там же. С. 317–318 (соавтор Большаков Л.В.).

Пантея пятнистая – *Panthea coenobita* (Esper, 1785) // Там же. С. 318–319 (соавторы: Большаков Л.В., Рябов С.А.).

Стрельчатка географическая – *Oxycesta geographica* (Fabricius, 1787) // Там же. С. 319–320 (соавторы: Большаков Л.В., Рябов С.А.).

Совка шпорниковая – *Periphanes delphinii* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 321–322 (соавторы: Большаков Л.В., Рябов С.А.).

Совка мохноногая красноватая – *Calloplistria juvenina* (Stoll, 1782) // Там же. С. 322–323 (соавторы: Большаков Л.В., Рябов С.А.).

Совка о-двойное – *Dicycla oo* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 323–324 (соавторы: Большаков Л.В., Рябов С.А.).

Совка роскошная – *Staurophora celsia* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 325 (соавторы: Большаков Л.В., Рябов С.А.).

Совка Хаворта – *Celaena haworthii* (Curtis, 1829) // Там же. С. 326–327 (соавторы: Большаков Л.В., Рябов С.А.).

Совка охристо-белая – *Eremobia ochroleuca* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. С. 327–328 (соавторы: Большаков Л.В., Рябов С.А.).

Совка лимонная – *Tiliacea citrago* (Linnaeus, 1758) // Там же. С. 328–329 (соавтор Большаков Л.В.).

Плоская совка ржавая – *Conistra rubiginea* (Denis et Schiffermüller, 1775) // Там же. 416 с. илл. С. 330 (соавтор Большаков Л.В.).

Совка печеночная – *Polia hepatica* (Clerck, 1759) // Там же. С. 331–332 (соавтор Большаков Л.В.).

Совка-хадена непостоянная – *Hadena irregularis* (Hufnagel, 1766) // Там же. С. 332–333 (соавтор Большаков Л.В.).

К фауне чешуекрылых (Lepidoptera) Липецкой области. Дополнение 2 // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. Вып. 36. С. 11–35, цв. табл. 2 (соавторы: Большаков Л.В., Мазуров С.Г., Кострикин И.Ю., Цуриков М.Н.).

Дополнения и уточнения к фауне и экологии чешуекрылых (Lepidoptera) Калужской области. 6 // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. Вып. 36. С. 36–41 (соавторы: Большаков Л.В., Алексеев С.К., Синев С.Ю., Аникин В.В.).

Lepidoptera (Insecta) of Polar Deserts // Entomological Review. Vol. 93. N 2. P. 225–239 [Pleiades Publishing, Inc., 2013; DOI: 10.1134/S0013873813020115] (co-authors: Makarova O.L., Klepikov M.A.).

2014. (Ред.) // Павлинов И. Я. Таксономическая номенклатура. Книга 2. От Линнея до первых кодексов. М., Т-во научных изданий КМК. 223 с. (Зоологические исследования, N 15).

Бабочки Macrolepidoptera из Кроноцкого заповедника, новые для Камчатского края // Труды

Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника. Вып. 3. / отв. ред. А.П. Никаноров. Воронеж: ООО «СТП». С. 93–109 (соавтор Лобкова Л.Е.).

Сост. и автор комментариев // Письма с великой войны из шкафа старого москвича. Ч. I. Письма братьев Димы и Коли Граковых матери и друг другу. Часть II. Письма Бориса Сергеевича Кривцова. М., собств. изд. 84 с., 16 л. илл. [в книге информация о ряде известных биологов: Никольский Г.В., Боголюбовский С.Н., Сабанеевы, Огнев С.И., Граков Н.Н., ряде ученых других профессий, представителях московской интеллигенции]

Письма Б.Н. Гракова из скифских экспедиций 1937–1962 гг. // Музейний Вісник (Запоріжжя), 2014. № 14, с. 201–225, включая 3 фото, многочисленные комментарии по памятнику-заповеднику ЮНЕСКО, открытому учеными МГУ (Запорізький обласний краєзнавчий музей, или Запорожский областной краеведческий музей; научно-теоретическое издание).

2015. Сведения по кадастру беспозвоночных животных Красной книги Тульской области (2013) // Тр. Мордовского гос. природного заповедника им. П. Г. Смидовича. Вып. 14. Пушта. С. 3–35. (соавторы: Большаков Л.В., Дорофеев Ю.В., Рябов С.А., Андреев С.А., Лакомов А.Ф., Чувилин А.В., Михайленко А.П., Маматкулов А.Л., Левченко Т.В.).

Ред. // Павлинов И.Я. Таксономическая номенклатура. Книга 3. Современные кодексы. М., Т-во научн. изд. КМК. 57 с. (Зоологические исследования. № 17).

Ред. // Калуцкий А.Л. Бабочки и жуки. М., Изд-во А.Л. Калуцкого. 112 с., илл. (соредактор Пономарев В.Л.).

Чешуекрылые Зейского заповедника / под ред. В.В. Дубатолова. Благовещенск: Изд-во Благовещенского государственного педагогического университета, 2014 [19.06.2015]. 304 с. [сперва вышла электронная версия: 1. зезя_финал_ful_1.pdf, для скачивания до 19.07.2015 файлы хранились по адресу: <<http://files.mail.ru/6143036E4A2D4FFE8D>

2ВЕЕАА37F35A5A] (соавторы: Дубатолов В.В., Стрельцов А.Н., Синев С.Ю., Аникин В.В., Барбарич А.А., Барма А.Ю., Барышникова С.В., Беляев Е.А., Василенко С.В., Ковтунович В.Н., Лантухова И.А., Львовский А.Л., Пономаренко М.Г., Устюжанин П.Я.).

Чешуекрылые Зейского заповедника / под ред. В.В. Дубатолова. Благовещенск: Изд-во Благовещенского государственного педагогического университета, изд. при финансовой поддержке ПАО «РусГидро»: 2014 [19.06.2015]. [презентация – «уникальное событие»: 25.09.2015]. 304 с. (соавторы: Дубатолов В.В., Стрельцов А.Н., Синев С.Ю., Аникин В.В., Барбарич А.А., Барма А.Ю., Барышникова С.В., Беляев Е.А., Василенко С.В., Ковтунович В.Н., Лантухова И.А., Львовский А.Л., Пономаренко М.Г., Устюжанин П.Я.).

XIX век: герб, коллекция насекомых и подарок русскому разведчику // Журнал «В мире науки» (Ежемесячный научно-информационный журнал), 27.08.2015 [сайт на портале «Научная Россия» <http://scientificrussia.ru/articles/gerb-kollektsiyatajna> – журналист Екатерина Головина].

2016. Виды совок (Lepidoptera: Noctuidae), новые для Ивановской области. Серия: Виды совок (Lepidoptera: Noctuidae), новые для различных регионов России // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы: Отдел биологический. Т. 121. Вып. 2. С. 33–35 (соавтор Котов С.А., при участии А.М. Тихомирова).

(Ред.) // Калуцкий А. Л. Бабочки, жуки и мухи. М., Изд-во А.Л. Калуцкого. 137 с., илл.

Рецензия на книгу Александра Леонидовича Калуцкого «Бабочки, жуки и мухи» // Там же. С. 1.

Дополнения и уточнения к фауне чешуекрылых (Lepidoptera) Тульской области. 6 // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. Вып. 45–46. С. 21–25 (соавторы: Большаков Л.В., ван Ньюкеркен Э.Й., Рябов С.А.).

К юбилею политипической концепции одного линнеевского вида // Бюллетень Московского общества испытателей природы: Отдел биологический, т. 121, вып. 4. С. 3–10.

Biological series
Volume 121. Part 4
2016

C O N T E N T S

<i>Sviridov A.V.</i> Commemorating the Anniversary of the Polytypic Conception of one Linnaean Species	3
<i>Pletenev A.A.</i> Mechanisms of the Chromosomal Evolution of Mole Rats Complex <i>Nannospalax ehrenbergi</i> : Research Results and Perspectives	11
<i>Tokarsky V.A., Atemasov A.A., Shakula G.V.</i> Menzbir Marmot (<i>Marmota menzbieri</i>) Population Investigation History and Current Status in Karjantau Range	22
<i>Semenyuk O.V., Vaganova M.A.</i> Characteristics of Vegetative Cover as the Most Important Component of a Comprehensive Soil-Ecological Studies Historical Parks	32
<i>Kazantseva E.S., Onipchenko V.G., Bogatyrev V.A., Kipkeev A.M., Lider E.N.</i> Features of Sexual Reproduction of Alpine Short-Lived Herbaceous Plants and their Comparison with Alpine Long-Lived Plants (North-West Caucasus, Russia)	43
<i>Bondartseva M.A., Zmitrovich I.V.</i> On the Association of <i>Hypocreopsis Lichenoides</i> with <i>Hymenochaete Tabacina</i>	52
<i>Timina O.O., Ionova L.G., Timin O.Yu.</i> Ontogenesis of some Representatives of <i>Tulipa</i> L. in the Embryoculture under the Conditions of the Temperature Stress	58
<i>Shirokova N.G.</i> Combined Investigation of the Male and Female Generative Organs in Flowers of <i>Spiraea salicifolia</i> L. (Rosaceae, Spiraeoideae) in Connection with the Manifestations of Sexual Polymorphism	66
<i>Jubilee</i>	
<i>Chajka Yu.C.</i> Jubilee of the Scientist-Entomologist (to the 70th Anniversary of Andrei Valentinovich Sviridov)	74

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

1. Журнал «Бюллетень МОИП. Отдел биологический» публикует статьи по зоологии, ботанике, общим вопросам охраны природы и истории биологии, а также рецензии на новые биологические публикации, заметки о научных событиях в разделе «Хроника», биографические материалы в разделах «Юбилей» и «Потери науки». К публикации принимаются преимущественно материалы членов Московского общества испытателей природы. Никаких специальных направлений, актов экспертизы, отзывов и рекомендаций к рукописям статей не требуется. Правильно оформленные и подобранные рукописи следует направлять ПРОСТЫМ (НЕ заказным и НЕ ценным) почтовым отправлением по адресу: 125009, Москва, ул. Б. Никитская, 6, комн. 9, редакция «Бюллетеня МОИП. Отдел биологический» или по электронной почте на адрес: moip_secretary@mail.ru. секретарю редколлегии Ниловой Майе Владимировне (ботаника); рукописи по зоологии — куратору зоологии Свиридову Андрею Валентиновичу на адрес редакции. Контактные телефоны: (495)-939-27-21 (Нилова, ботаника), (495)-629-48-73 (Свиридов, зоология), (495)-697-31-28 (ведущий редактор издательства). Звонить в середине дня.

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

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

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

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

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

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

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

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

Толмачев А.И. Материалы для флоры европейских арктических островов // Журн. Русск. бот. об-ва. 1931. Т. 16, вып. 5–6. С. 459–472.

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

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

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

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

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

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

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