

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 121, вып. 5 2016 Сентябрь – Октябрь
Выходит 6 раз в год

BULLETIN
OF MOSCOW SOCIETY
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 121, part 5 2016 September – October
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С О Д Е Р Ж А Н И Е

<i>Колесниченко К.А.</i> К вопросу о распространении шашечницы <i>Melitaea turkmanica</i> Higgins, 1940 (Lepidoptera, Nymphalidae) в Иране и о восточных границах ее ареала	3
<i>Бессонова И.Д., Галинская Т.В.</i> К распространению и систематике рода <i>Sicus</i> Scopoli, 1763 (Diptera: Conopidae) России	7
<i>Иззатуллаев З.И., Боймуродов Х.Т.</i> Результаты выращивания жемчуга двустворчатых пресноводных моллюсков (Bivalvia: Unionidae, Anadontinae) Узбекистана	16
<i>Орлова М.В., Казаков Д.В., Гашиев С.Н.</i> Новые данные по эктопаразитам (Acarina; Insecta) рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) Байкальской Сибири	20
<i>Адаев М.Б., Гринченко В.Д., Груздев Г.А., Лапшин Д.Н.</i> Исследование реакций роящихся хирономид <i>Cladotanytarsus</i> sp. (Chironomidae, Diptera) на акустические стимулы	26
<i>Негробов О.П., Селиванова О.В., Маслова О.О.</i> Новый вид из рода <i>Dolichopus</i> Latr. (Diptera, Dolichopodidae) с Сахалина и Курильских островов	33
<i>Лазарева Н.С., Полевова С.В., Леунова В.М.</i> Морфология и ультраскульптура спор хвощей (<i>Equisetum</i>)	37
<i>Благовецкая Н.В.</i> Особенности интерпретации субфосильных спорово-пыльцевых спектров Приволжской возвышенности (в целях палеоботанических реконструкций)	48
<i>Ежов О.Н., Змитрович И.В., Еришов Р.В.</i> Новые данные о макромицетах архипелага Земля Франца-Иосифа	64
<i>Безделева Т.А.</i> Жизненные формы и онтоморфогенез <i>Plagiorhegma dubia</i> Maxim. в разных условиях обитания	72
<i>Северова Е.Э., Нилова М.В., Девятков А.Г., Волкова О.А., Полевова С.В., Платонова А.Г., Рудько А.И., Филин В.Р., Фырнин Д.М.</i> Открытая информационная система по анатомии и морфологии растений для идентификации объектов растительного происхождения	81

УДК 595.789

К ВОПРОСУ О РАСПРОСТРАНЕНИИ ШАШЕЧНИЦЫ *MELITAEA TURKMANICA* HIGGINS, 1940 (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE) В ИРАНЕ И О ВОСТОЧНЫХ ГРАНИЦАХ ЕЕ АРЕАЛА

К.А. Колесниченко¹

На основании собственных сборов и литературных указаний приведены данные по распространению шашечницы *Melitaea turkmanica* Higgins, 1940 (Lepidoptera, Rhopalocera) в Иране. Обсуждается таксономический статус популяции из восточного предела распространения этого вида (хребет Кухе-Джаме-Шехан).

Ключевые слова: *Melitaea turkmanica*, распространение, Иран, статус восточной популяции.

Melitaea turkmanica Higgins, 1940 является одним из наиболее редких и интересных представителей шашечниц, однако их ареал изучен недостаточно. Предполагается, что западные границы ареала более или менее известны, они охватывают закаспийские области северного Ирана и Западный Копетдаг в Туркменистане (Девяткин, 1987; Tshikolovets, 1998; Tshikolovets et al., 2014). Восточные границы распространения *M. turkmanica* до сих пор были мало изучены.

M. turkmanica описан Л.Д. Хиггинсом (Higgins, 1940) по трем самцам с этикеткой «Askhabad». Автор справедливо полагал, что название «Askhabad» могло быть использовано для обозначения базы, с которой предпринимались экскурсии (Higgins, 1941). Основные сборы *M. turkmanica* в Западном Копетдаге (Туркменистан) сделаны на хребте Монжуклы (Сумбар-Чандырский водораздел) (Девяткин, 1987; Tuzov et al., 2000; наши сборы). Для Туркменистана вид указан и из Центрального Копетдага (Tshikolovets, 1998) с локалитетами «Gaudan» и «Mirzadagh». Разные авторы приводили *M. turkmanica* для сопредельных с Туркменистаном территорий Ирана. Так, для северо-западной части провинции Хорасан² (рис. 1) этот вид указан для Golestan Park Dasht (van Oorschot, van der Brink, 1994; Tshikolovets et al., 2014; наши сборы). Экземпляры вида *M. turkmanica* были пойманы нами на сопредельной с Западным Копетдагом территории в районе г. Мераветепе. Для

Центральной части Туркмено-Хорасанских гор *M. turkmanica* приведен для нагорий бассейна р. Атрек между городами Божнурд и Кучан (Quchan) (Leestmans, 2001) и Кучан-Мешхедской долины. Помимо хребта Копетдаг (Allahakbar pass, севернее г. Кучан, национальный парк Тендуре) ареал вида охватывает хребты Алладаг (Chaman Bid, 60 км восточнее г. Боджнурд, 135 км западнее г. Боджнурд, Gerivan) и Кух-е-Биналуд (Ferizi, Abdollâh Giv) – орографически обособленный горный хребет (Nazari, 2003; Tshikolovets et al., 2014; наши данные). В качестве известной по литературным данным (Tshikolovets et al., 2014; van Oorschot, Coutsis, 2014) восточной гра-

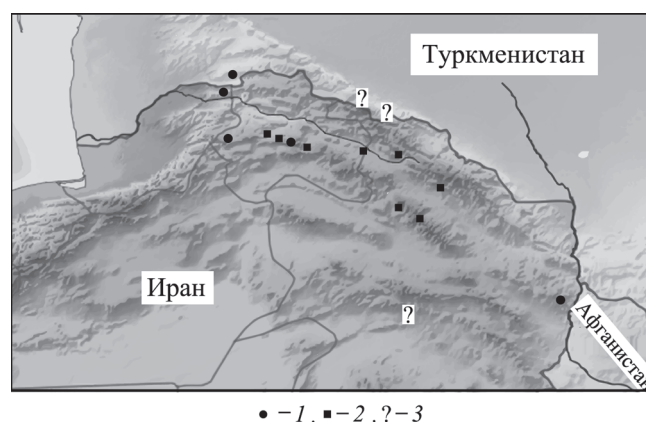


Рис. 1. Географическое распространение *M. turkmanica* Higgins, 1940: 1 – наши сборы; 2 – литературные данные; 3 – сомнительные локалитеты (из литературных данных)

¹ Колесниченко Кирилл Анатольевич – науч. сотр. кафедры энтомологии биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (kkolesnichenko@gmail.com).

² Написания географических названий на русском языке даны в соответствии со справочной картой Иран..., 1986 и физико-географическим очерком Ирана (Петров, 1955). Написания географических названий на латинице даны в соответствии с General Map of Iran, 2005.

ницы распространения *M. turkmanica* (рис. 1) указан хребт Кух-е-Биналуд. Все перечисленные локалитеты относятся к системе Туркмено-Хорасанских гор, которые по геоморфологической классификации М.П. Петрова (1955) отнесены к Северо-Иранской горной области.

Во время экспедиции 2005 г. этот редкий вид пойман в Северо-Восточном Иране недалеко от границы с Афганистаном в относительно невысоких горах 150 км юго-восточнее г. Мешхед и северо-восточнее г. Торбете-Джам. На карте физико-географических районов Ирана (Петров, 1955) эти горы носят название Кухе-Джаме-Шехан и входят в состав Джамских гор. В свою очередь, Джамские горы представляют собой северный форпост горных систем, относящихся уже к Восточно-Иранской горной области (Петров, 1955).

Материал. 17 самцов. Провинция Хорасан, 150 км юго-восточнее Мешхеда, окрестности Чах-Мазар (Châh-Mazâr), N 35° 48', E 60° 40', 1030 м, 24.V 2005.

Описание (о б о з н а ч е н и я: ВСК – верхняя сторона крыльев, ВСПК – верхняя сторона передних крыльев, ВСЗК – верхняя сторона задних крыльев, НСК – нижняя сторона крыльев). Самцы найденной нами популяции (рис. 2, А–Б) с хорошо выраженными на ВСК субмаргинальными, а также постдискальными рядами, состоящими из черных лунок. Костальный край ВСПК затемнен черными чешуйками от базиса крыла до

пятен дискального ряда. Анальная область ВСЗК затемнена вдоль всего края. В нашем распоряжении имеется значительная серия *M. turkmanica* из окрестностей пос. Дешт (Dasht: Tonel-e-Golestan) в Иране (15 самцов, 8 самок), окрестностей пос. Мераветепе (5 самцов 4 самки) и с хребта Монжуклы в Туркменистане (10 самцов, 5 самок). Все экземпляры, исследованные нами, по внешним признакам практически идентичны бабочкам с восточного Хорасана (рис. 2, В–Г). Незначительное отличие заключается в наличии слабовыраженного постдискального ряда у особей с Чах-Мазара.

В целом, гениталии самцов изученных экземпляров (рис. 3, А–Б) и самцов из западных областей (рис. 3, В–Г) сходны между собой. Небольшое своеобразие заключается в том, что вентральный и дорзальный выросты вальвы, расположенные в дистальной ее части, утолщены и часто имеют дополнительные шипы.

Как показано на рис. 3, гениталии *M. turkmanica* из локалитета Firuzi (van Oorschot, Coustis, 2014), который расположен в горах Кухе-Биналуд, соответствуют таковым наших экземпляров.

Популяцию *M. turkmanica* с горного массива Кухе-Джаме-Шехан, исследованную нами таксономически, следует отнести к номинативному подвиду на основании как внешних признаков, так и строения генитального аппарата. Проникновение

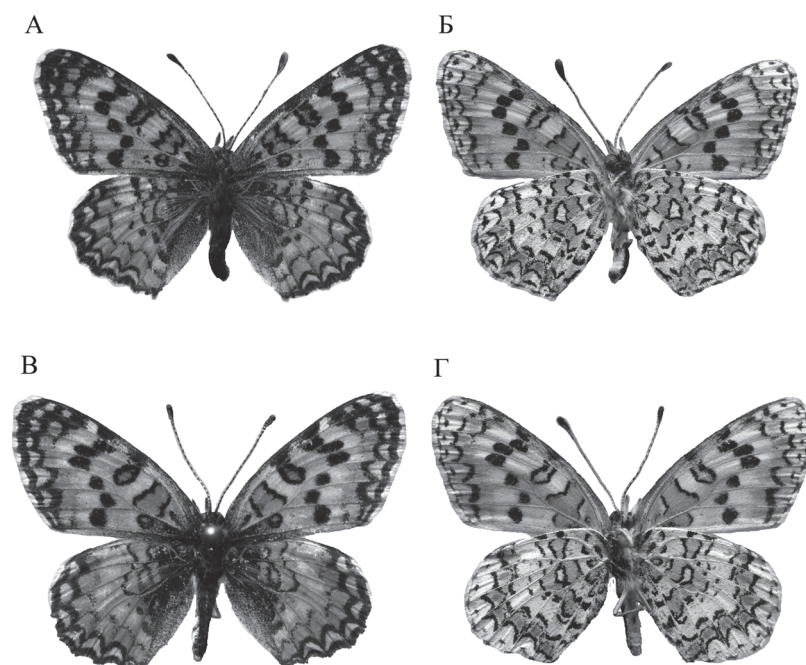


Рис. 2. *Melitaea turkmanica* Higgins, 1940. Общий вид самцов. А–Б: Восточный Хорасан, окрестности пос. Чах-Мазар, 1030 м (А – ВСК, Б – НСК); В–Г: Северо-Западный Хорасан, окрестности пос. Дешт, 1000 м (А – ВСК, Б – НСК)

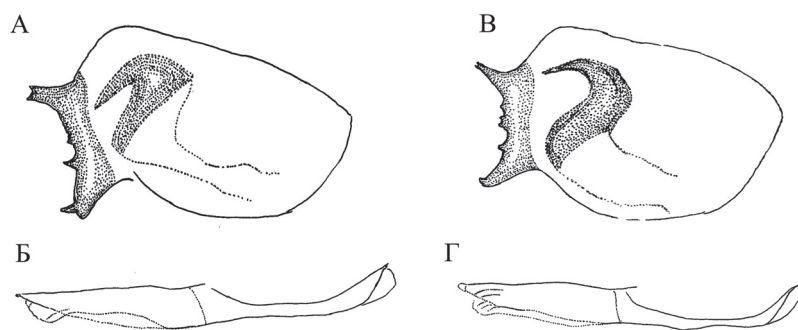


Рис. 3. *Melitaea turkmanica* Higgins, 1940. Гениталии самцов. А–Б: Восточный Хорасан, окрестности пос. Чах-Мазар, 1030 м (А – вальва, вид сбоку; Б – эдеагус, вид сбоку); В–Г: Северо-Западный Хорасан, окрестности пос. Дешт, 1000 м (В – вальва, вид сбоку; Г – эдеагус, вид сбоку)

M. turkmanica так далеко на восток и распространение его в северной части Восточно-Иранской горной области вызывает удивление. Известно, что Восточно-Иранская горная область относится к наиболее засушливым районам Ирана с осадками менее 100 мм в год при высоких летних температурах (Петров, 1955), в то время как экологически вид связан с биотопами, характеризующимися пышной и разно-образной по видовому составу кустарниковой и травянистой растительностью (Девяткин, 1987; наши наблюдения). Необходимо отметить, что хребет Кухе-Джаме-Шехан со своими микроклиматическими особенностями представляет собой хорошо обособленный массив в составе северной части Джамских гор. На вершине хребта имеются значительные насаждения арчи, а местами попадаются фисташники. По нашим наблюдениям, вид *M. turkmanica* приурочен здесь к среднегорной части хребта, для которой характерны пышная травянистая эфемероидная растительность в понижениях, развивающаяся благодаря обильным весенним осадкам, и развитая фриганоидная растительность по склонам. Лёт бабочек, вероятно, приходится на май. В указанные нами сроки пойманы были только самцы. Распространение *M. turkmanica* восточнее хребта Кухе-Джаме-Шехан ограничено окраинными пустынями и полупустынями западного Афганистана.

Для ареала *M. turkmanica* упомянута точка в 35 км севернее г. Кашмер в западной части хребта Кух-е-Сорх (Tshikolovets et al., 2014), входящего в систему Джамских гор. Однако на карте распространения автор не указал этот локалитет, предполагая, вероятно, ошибку в этикетировании (сборы принадлежат иранскому энтомологу А.Р. Надери). Тем не менее, обитание этого вида

в южном подножье хребта Кух-е-Сорх нельзя исключить. По нашим данным, через Джамские горы происходит взаимный обмен видами, распространенными как в северном Иране, так и в Восточно-Иранской горной области. Например, *Colias aurorina* Herrich-Schäffer, [1850], населяющая горные области от Закавказья до гор Туркмено-Хорасанской возвышенности, найдена нами в высокой части хребта Кух-е-Сорх. В свою очередь, такие виды как *M. tangigharuensis* de Freina, 1980, основной ареал которого в Иране расположен южнее системы Каенских гор, проникают севернее и даже западнее, вплоть до хребта Шах-Кух (Eckweiler, 2008; Колесниченко, 2011).

Таким образом, известный ареал *M. turkmanica* охватывает Туркмено-Хорасанскую горную систему (Копетдаг, Алладаг, орографически обособленный хребет Кухе-Биналуд и восточную оконечность Джамских гор), а также хребет Кухе-Джаме-Шехан. Интересно нахождение этого вида в северо-западной части провинции Хорасан (Golestan Park Dasht), в месте, где Копетдаг орографически тесно без географических барьеров соединяется с горной системой Эльбурса. В этом отношении вполне ожидаемо нахождение *M. turkmanica* в восточной или центральной частях хребта Эльбурс.

Сопоставление ареала *M. turkmanica* с выделенными ранее природными зонами Ближнего Востока (Zohary, 1973) позволяет с уверенностью констатировать, что распространение данного вида полностью совпадает с восточной частью лесостепной зоны Эльбурса и северной частью Центрально-Иранского пустынного нагорья. Причем в последнем случае этот вид занимает наиболее гумидные биотопы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 14-50-00029).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Десяткин А.Л. Шашечница *Melitaea turkmanica* (Lepidoptera, Nymphalidae) в Западном Копетдаге // Вестн. зоологии. 1987. № 5. С. 73–75 [Devyatkin A.L. Shashechnitsa *Melitaea turkmanica* (Lepidoptera, Nymphalidae) v Zapadnom Kopetdage // Vestn. Zool. 1987. N 5. P. 73–75].
- Иран: Справочная карта. М., 1986 [Iran: Spravochnaya karta. M., 1986].
- Колесниченко К.А. Шашечница *Melitaea tangigharuensis* de Freina, 1980 (Lepidoptera, Nymphalidae) в Иране // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116. Вып. 2. С. 65–68 [Kolesnichenko K.A. Shashechnitsa *Melitaea tangigharuensis* (Lepidoptera, Nymphalidae) v Irane // Bul. MOIP. Otd. biol. 2011. Vol. 116. Vyp. 2. S. 65–68].
- Петров М.П. Иран (Физико-географический очерк). М., 1955. С. 1–184 [Petrov M.P. Iran (Fiziko-geograficheskij ocherk). M., 1955. P. 1–184].
- Eckweiler W. *Melitaea tangigharuensis* de Freina, 1980 in Iran (Lepidoptera, Nymphalidae) // Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo. 2008. Bd 29. H 1/2. S. 93–96.
- General map of Iran. Geographical and cartographic institute. Tehran, 2005.
- Higgins L.G. A new species and two new subspecies of *Melitaea* (Lep. Rhopalocera) // Entomologist. 1940. 73. P. 51–53.
- Higgins L.G. An illustrated catalogue of the palearctic *Melitaea* (Lep. Rhopalocera) // Transactions of the Royal entomological Society of London. 1941. Vol. 91. N 7. P. 175–365. Pl. 16.
- Leestmans R. Une nouvelle station de *Melitaea consulis* Wiltshire, 1941 en Iran et considérations sur les espèces affinées (Lepidoptera, Nymphalidae) // Linneana belgica. 2001. Vol. 18. N 2. P. 57–65.
- Nazari W. Butterflies of Iran. Iran. National Museum of Natural History. Tehran, 2003. P. 1–542.
- Tuzov V.K., Bogdanov P.V., Churkin S.V., Dantchenko A.V., Devyatkin A.L., Murzin V.S., Samodurov G.D., Zhdanko A.B. Guide to the butterflies of Russia and adjacent territories (Lepidoptera, Rhopalocera). Vol. 2. Sofia–Moscow, 2000. 580 p.
- Van Oorschot H., van der Brink H. Rhopalocera of Turkey. 12. On the geographical variation of *Melitaea collina* Lederer, 1861 with description of *Melitaea collina lokmani* n. ssp. from South East Turkey (Lepidoptera, Nymphalidae) // Phegea, 1994. Vol. 22. N 2. P. 53–60.
- Van Oorschot H., Coutsis J.G. The genus *Melitaea* Fabricius, 1807 (Lepidoptera: Nymphalidae, Nymphalinae). Taxonomy and systematic with special reference to the male genitalia. Padubice. 2014. P. 360.
- Tshikolovets V.V. The Butterflies of Turkmenistan (Lepidoptera, Rhopalocera). Kyiv–Brno, 1998. P. 237. Pl. I–XXXIV.
- Tshikolovets V., Naderi A., Eckweiler W. The Butterflies of Iran and Iraq. Padubice. 2014. P. 365.
- Zohary M. Geobotanical foundations of the Middle East. Stuttgart–Amsterdam. 1973. Vol. 1–2. P. 739.

Поступила в редакцию / Received 29.12.2015
Принята к публикации / Accepted 11.09.2016

**TO THE DISTRIBUTION OF *MELITAEA TURKMANICA* HIGGINS, 1940
(LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE) IN IRAN AND THE EASTERN AREA
LIMITS OF THIS SPECIES**

*K.A. Kolesnichenko*¹

The distribution area of *Melitaea turkmanica* Higgins, 1940 (Lepidoptera, Rhopalocera) in Iran on the base of literature and our own data is given. The taxonomic status of the population from the eastern limit of the distribution of this species (Kouhe-Jama-Shehan Mts.) is discussed.

Key words: *Melitaea turkmanica*, distribution, Iran, status of the eastern population.

Acknowledgement. The study was supported by the Russian Science Foundation (project № 14-50-00029).

¹ Kolesnichenko Kirill Anatolievich, Scientist of entomological department of MSU.

УДК 595.773.4

К РАСПРОСТРАНЕНИЮ И СИСТЕМАТИКЕ РОДА *SICUS* SCOPOLI, 1763 (DIPTERA: CONOPIDAE) РОССИИ

И.Д. Бессонова¹, Т.В. Галинская²

Представлен обзор рода *Sicus* (Conopidae). Приведен ключ для палеарктических видов рода. Впервые приведены морфологические структуры гениталий некоторых видов.

Ключевые слова: Conopidae, *Sicus*, морфология, систематика, распространение, генитальные аппараты.

Мухи семейства Conopidae (Большеголовки) относятся к отряду Diptera (Двукрылые), подотряду Brachycera Orthorrhapha (Короткоусые Круглошовные). Семейство распространено всеевропейски и насчитывает около 830 видов из 20 родов. В Палеарктике насчитывается 172 вида, в России – 100 видов из шести родов. Это средней величины или мелкие мухи (2,5–20 мм) с большой головой. Они распространены практически повсеместно, но встречаются нечасто. Их можно встретить на цветках, где они питаются нектаром, или поймать при кошении травы; время лёта – по преимуществу жаркие периоды лета и начало осени. Личинки развиваются в теле имаго различных перепончатокрылых, главным образом, жалящих (пчел – Apoidea и ос – Vespidae). Взрослая грушевидная личинка располагается в брюшке хозяина узким концом вперед и заполняет собой всю полость брюшка, которое ко времени завершения развития личинки заметно растягивается. В теле хозяина личинка окукливается и зимует. Хозяин погибает, а муха выходит, разрывая межсегментные перепонки (Зиминая, 1970; Зиминая, 1999).

Sicus Scopoli, 1763 – палеарктический род с очень широким распространением от Заполярья до Тибета и от Северной Африки до Японии. Они есть везде, где обитают их хозяева – шмели (*Bombus* Latreille, 1802) (Зиминая, 1975).

История изучения

Линней в 1761 г. описал европейско-азиатский вид *Conops ferrugineus* (Linnaeus, 1761), вероятно, из Швеции (типовая местность не указана). Итальянско-австрийский естествоиспытатель Джованни-Антонио Скополи (Giovanni Antonio Scopoli)

в 1763 г. описал род *Sicus* и включил туда единственный вид *Sicus ferrugineus*, ставший типовым видом рода.

Харрис описал вид *Conops cessans* Harris, 1776, который позже был сведен в синонимы к *Sicus ferrugineus*.

В 1830 г. был описан вид *Myopa annulipes* Robineau-Desvoidy, 1830, вероятно, из Франции (типовая местность не указана). Хвала и Смит свели этот вид в синонимы к *Sicus ferrugineus* (Chvala, Smith, 1988). Штуке (Stucke, 2004) показал, что это валидный вид в роде *Myopa*.

Крёбер в 1915 г. описал *Sicus ferrugineus* var. *abdominalis* с Амура и *Sicus vaginalis* Kröber, 1915 из Индии (Kröber, 1915). В статье Л.В. Зиминой (1975) упоминается *Sicus abdominalis* Kröber, 1915 как валидный вид. Он широко распространен в Европе и Азии. Штуке (Stucke, 2004) свел вид *Sicus vaginalis* в синонимы к *Sicus abdominalis*.

Матсумура в 1916 г. описал два вида *S. nishitapensis* (Matsumura, 1916) и *S. ogumae* (Matsumura, 1916), оба вида из Японии. Вид *S. nishitapensis* распространен в России (Восточная Сибирь, Дальний Восток) и за ее пределами в Азии. Вид *S. ogumae* был сведен в синонимы (Chvala, Smith, 1988) к *Sicus abdominalis*. Штуке (Stucke, 2004) показал, что это валидный вид.

Вид *Sicus benkoi* Szilady, 1926 был описан из Венгрии, однако тип не сохранился. Хвала и Смит (Chvala, Smith, 1988) показали, что речь здесь идет о *nomen nudum*.

Крёбер в 1939 г. из Приморья (Россия) описал вид *Sicus nigricans* Kröber, 1939, который был сведен в синонимы (Chvala, Smith, 1988) к *S. nishitapensis*.

¹ Бессонова Ирина Дмитриевна – студент кафедры энтомологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (irinabessonova8@gmail.com); ² Галинская Татьяна Владимировна – науч. сотр. кафедры энтомологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (nuha_1313@list.ru).

Крёбер в 1940 г. (Kröber, 1940) упомянул вид *Sicus indicus* F.

Поскольку типовой экземпляр неизвестен, а по описанию невозможно достоверно отнести этот вид к роду *Sicus*, то Штуке (Stucke, 2004) отнес его к *nomen dubium*.

Трансевразиатский вид *S. fusenensis* Ouchi, 1939 был описан из Кореи и многими исследователями неправильно определялся как *Sicus ferrugineus* (Chvala, Smith, 1988). Нами была замечена неточность в работе Л.В. Зиминной (1975) в идентификации вида *S. fusenensis*. Вероятно, при переводе статьи Yoshio Ouchi (Ouchi, 1939) был неверно понят термин «tips» – («The claws orange with blackish tips»), который Л.В. Зимина трактует как «лапка» (tibia), хотя он означает «коготки».

В 1963 г. Л.В. Зимина описала узкоареальный вид *S. caucasicus* Zimina, 1963 с Кавказа (Россия) (Зимина, 1963).

В 1975 г. Л.В. Зимина описала евро-сибирский вид *S. nigritarsis* Zimina, 1975 с Кавказа (Россия).

Штуке описал 2 узкоареальных вида, *S. alpinus* Stuke, 2002 из Австрии и *S. chvalai* Stuke, 2004 с Алтая (Россия).

Таким образом, на данный момент род *Sicus* включает 10 валидных видов: *S. abdominalis* Kröber, 1915; *S. alpinus* Stuke, 2002; *S. caucasicus* Zimina, 1963; *S. chvalai* Stuke, 2004; *S. ferrugineus* (Linnaeus, 1761); *S. fusenensis* Ouchi, 1939; *S. nigritarsis* Zimina, 1975; *S. nishitapensis* (Matsumura, 1916); *S. ogumae* (Matsumura, 1916).

Из них на территории России встречаются семь видов: *S. abdominalis*; *S. caucasicus*; *S. chvalai*; *S. ferrugineus*; *S. fusenensis*; *S. nigritarsis*; *S. nishitapensis*.

На данный момент морфология мух семейства Conopidae, к сожалению, изучена недостаточно. Об этом свидетельствуют неточности в идентификации некоторых коллекционных экземпляров и отсутствие полных определительных ключей по самцам и самкам. После выхода статьи Л.В. Зиминной по роду *Sicus* фауны СССР (Зимина, 1975) часть видов рода были переименована, некоторые виды исключены из рода. На данный момент вызывает трудности различение самцов видов *S. ferrugineus*, *S. chvalai*, *S. fusenensis*, *S. abdominalis*, схожих по внешним морфологическим структурам. Ряд общих вопросов, касающихся систематики и филогенетического положения данной группы мух, их биологии и экологии до сих пор остаются нерешенными.

Материал и методы

В данной работе использованы коллекционные материалы Зоологического музея МГУ и материалы *S. fusenensis* из коллекции ЗИН РАН.

Для изучения внешнего вида и генитальных структур видов использованы бинокляр «Motic» и микроскоп «Аxiосcope 40». Фотографии сделаны с помощью фотоаппарата «Canon EOS-40D» с объективом «Canon MP-E» 65 мм, а также камеры «Аxiосam».

Результаты

Ключ для видов рода *Sicus*

За основу взят ключ Stucke (2002). Самки и некоторые самцы известных видов рода *Sicus* могут быть определены с помощью данного ключа. Однако самцы некоторых видов очень похожи друг на друга и изучены не настолько хорошо, чтобы их можно было разделять. В этом случае идентификация не представляется возможной.

(1) Анэпистерн с щетинками (внимание: они могут быть оторваны, однако могут быть заметны основания щетинок); волоски на среднеспинке длинные, более густые в латеральном направлении, чем в медиальном; щиток с длинными волосками, более густыми в апикальной части. Самка: седьмой стернит без участков с щетинками; тека (рис. 1, б, в), вентрально выступающая, примерно так же, как и кончик брюшка; ее длина примерно равна ширине у основания; ширина теки максимальна у основания; участки шипов на пятом стерните направлены кзади, прямо или выпукло; в настоящий момент известен только для Кавказа и

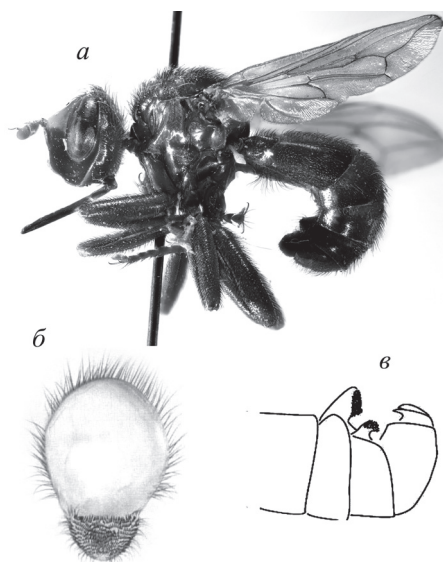


Рис. 1. Самка *Sicus caucasicus* (Stuke, 2002) (а); тека (б); тека, вид сбоку (в)

прилегающих областей . . . *S. caucasicus* **Zimina, 1963.**

– Анэпистерн без щетинок; волоски на средне-спинке короче, латеральные и медиальные волоски примерно одинаковой густоты. Самка: седьмой стернит с двумя участками щетинок (2)

(2) Участок лба сбоку от глазного треугольника темный, явно отличается от передней более светлой области; передние и средние бедра преимущественно темной окраски (окраска может исчезать у старых образцов); щиток с более короткими черными волосками, которые не сгущаются в апикальном направлении и без наличия выступающих апикальных щетинок. Самка: тека (рис. 2, б, в), вентрально выступающая, примерно такой же длины, как и кончик брюшка, ее ширина у основания больше, чем ее длина, с

максимальной шириной в середине; участки шипов на стерните 5 направлены постеровентрально, прямо или выпукло *S. nishitapensis* (**Matsumura, 1916**).

– Лоб и бедра тусклые или имеют палевою окраску (3)

(3) Лапки черные; вертлуги и тазики частично затемненные. Самка: тека (рис. 3, б, в) выступает так же, как и кончик брюшка, или чуть меньше, ширина у основания и длина теки приблизительно совпадают, ширина максимальна у основания; участки шипов на стерните 5 направлены кзади, прямо или изогнуто *S. nigritarsis* **Zimina, 1975.**

– Лапки светлые, вертлуги и тазовые части не затемнены (4)

(4) Самка: тека (рис. 4, б, в) очень короткая, явно не выступает в вентральном направлении до кончика брюшка; участки щетинок на пятом стерните направлены вентрально . . . *S. ferrugineus* (**Linnaeus, 1761**).

– Самка: тека длиннее (5)

(5) Самка: участки шипов на стерните 5 расположены только на вентральной поверхности, ориентированы параллельно дорсальной поверхности пятого тергита (рис. 5, а, б); щупики длинные и темные; в данный момент известен только для Центральной Европы *S. alpinus* **Stucke, 2002.**

– Самка: участки шипов на стерните 5 не ограничены вентральной поверхностью и не параллельны дорсальной поверхности тергита 5; щупики короче; виды с более широким ареалом в Палеарктике (6)

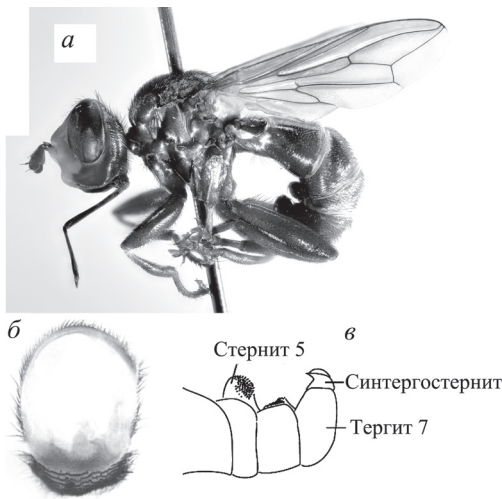


Рис. 2. Внешний вид *Sicus nishitapensis* (Stuke, 2002) (а); тека (б); тека, вид сбоку (в)

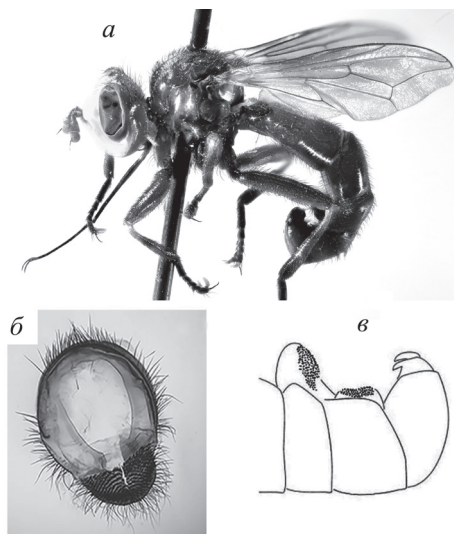


Рис. 3. Внешний вид *Sicus nigritarsis* (Stuke, 2002) (а); тека (б); тека, вид сбоку (в)

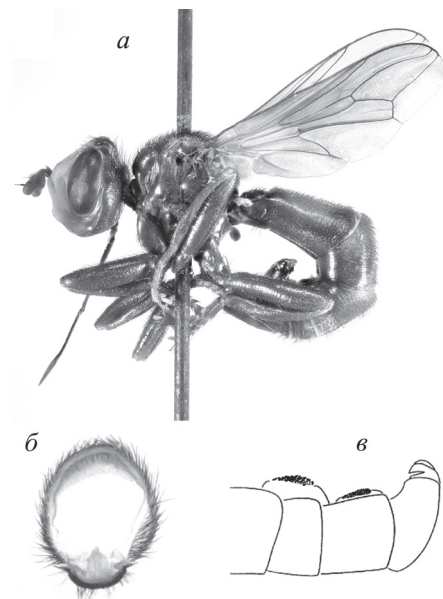


Рис. 4. Внешний вид *Sicus ferrugineus* (а); тека (б); тека, вид сбоку (в)

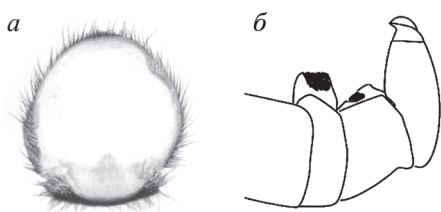


Рис. 5. Тека (Stuke, 2002) (а); тека, вид сбоку (Stuke, 2002) (б)

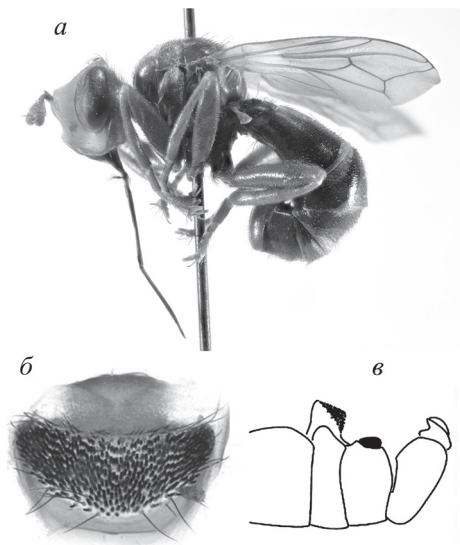


Рис. 6. Внешний вид *Sicus abdominalis* (Stuke, 2002) (а); тека (б); тека, вид сбоку (в)

(б) Самка: тека как на рис. 6, б, в, выступает меньше, чем конец брюшка, скорее шире в своем основании, чем длиннее, максимальная ширина в середине; участки с шипами, направленными частью кзади и частью вентрально, прямо или изогнуто *S. abdominalis* Kröber, 1915.

– Самка: тека как на рис. 7, б, в, выступает вентрально по сравнению с кончиком брюшка, примерно такой же длины, как и ее ширина в основании, с максимальной шириной в основании; участки с шипами, направленными кзади, прямо или изогнуто *S. fusenensis* Ôuchi, 1939.

Изученный материал

S. abdominalis Kröber, 1915

Материал: 2♂, 1♀, Амурская обл., г. Зея, 26. VII 1981, О. Горбунов; 1♂, 18. VIII 1981, то же место и сборщик; 1♂ Сихотэ-Алинский заповедник, Приморье, А. Шабунина, 25. VI 1978; 1♂ 3. VIII 1977, то же место и сборщик; 1♀, 4♂, 11–25 VI 1984 Южное Приморье, с. Каменушка, А. Шаталкин; 1♂, 30. VII 1983, то же место и сборщик; 1♀, 4♂, 31. V–21. VI 1989, то же место и сборщик; 1♀, с. Каменушка, восточнее г. Усурийск, А. Антропов, 22. VII 1982; 6♂, 8♀ Сихотэ-Алинский запо-

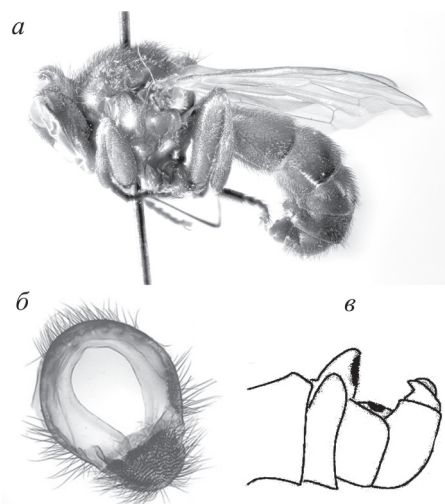


Рис. 7. Внешний вид *Sicus fusenensis* (Stuke, 2002) (а); тека (б); тека, вид сбоку (в)

ведник, Д. Щербаков, 2–27. VIII 1978; 3♂, 2♀ Приморский край, Мельники, Сучанский р-н, А. Романов, 9. VIII 1940; 31♀ Приморский край, ст. Ксеньевская, Амурская железная дорога, А. Романов, 22. VI 1940; 3♂ Приморский край, р. Биамо, В. Жерихин, 25. VII–11. VIII 1976; 1♂, правый берег р. Лена, южнее Якутска, Хаптагай, р. Каменская, 30. VI 1974; 1♂ Южный Сахалин, г. Холмск, Н. Расницина, 12. VIII 1966; 1♂ о. Сахалин, с. Стародубцево, Долинский р-н, В. Жерихин, 20. VII 1972; 2♂ Южный Сахалин, гора Чехова, В. Ермоленко, 27. VII 1971; 1♀ Южный Сахалин, г. Новоалександровск, В. Ермоленко, 22. VII 1971; 1♂ Приморский край, г. Высокогорск, Кавалеровский р-н, А. Раснин, 20. VI 1972; 2♂ Южное Приморье, с. Фурманово, Ольгинский р-н, В. Жерихин, 17. VI 1972; 1♀ о. Кунашир, с. Алехино, В. Ермоленко, 5. VIII 1976; 1♂ 50 км юго-западнее г. Усурийск, Л. Зимина 31. VII 1962; 2♂ Судзухинский заповедник, р. Сяухэ, Д. Панфилов 13–14. VII 1946; 1♀ с. Мельники, Сучанский р-н, Е. Смирнов, 10. VIII 1940; 2♂ г. Владивосток, Шкотовский р-н, В. Недорезова, 25–27. VI 1933; 2♂ Амурская область, Зейский район, южнее рек Унья и Уркан, В. Перелешина, 14–19. VII 1932; 1♀, Благовещенск, Амурская губ., 4. VIII 1925; 4♀ р. Нижний Амур, р. Горин, кордон Бичи, В. Мутин, 9–25. VI 1985; 3♂, 1♀, Октемцы, 50 км юго-юго-западнее Якутска, зонтичные, А. Багачанова, 28. VI–20. VII 1978; 4♂, с. Октемцы, Якутия, распад, вероника седая, А. Багачанова, 11–25. VII 1978; 2♂, с. Октемцы, Якутия, Н. Винокуров, 29. VI–12. VIII 1978; 5♂, с. Октемцы, 50 км юго-юго-западнее г. Якутск, Е. Каймук, 16–24. VII 1978; 2♂, то же место и сборщик, 10–14. VI 1977; 1♂, 50 км юго-юго-западнее г. Якутск, о. Лена,

- А. Багачанова, 13.VI 1977; 1♀ 50 км юго-юго-запад г. Якутск, поляна, Е. Каймук, 8.VII 1977; 22♂, 3♀ окрестности Якутска, А. Желоховцев, на цветах зонтичных, 1–30. VII 1962; 1♂, Читинская обл., верховья Иля, Н. Филиппов, 30.VI 1949; 1♂, Хабаровский край, с. Хунгари, 14.VII 1969; 1♂, г. Николаевск-на-Амуре, П. Есипенко, 28. VII 1969; 1♀, Тува, оз. Чагы-Тай (тайга), 3.VIII 1963; 1♂, Тува, оз. Карахоль, Н. Виолович, 29.VII 1963; 1♂, Тува, южный склон перевала Хундур-Гун, Н. Виолович, 23.VII 1963; 1♀, Тува, среднее течение р. Элегест, Н. Виолович, 23.VII 1963; 1♀, 40 км севернее Якутска, 13.VII 1961, лес, Е. Петренко; 1♂, окрестности г. Якутск, сложноцветные, 12.VIII 1976, Винокурова; 2♂, 1♀, Якутия, пос. Усть-Мая, р. Муо-Куйа, цветы зонтичных, 28–30.VI 1976, А. Багачанова; 1♂, пос. Еланское, 70 км юго-западнее Якутска, тысячелистник, А. Багачанова, 7.VIII 1976; 2♂, 1♀, пос. Хантагай, 35 км от Якутска, 14–27.VII 1975, А. Багачанова; 3♂, то же место, Е. Каймук, 1–6.VII 1975; 2♂, 1♀, Забайкалье, левый берег р. Витим, у ручья Нахолонда, Л. Притыкина, 21.VI–2.VII 1961; 1♂, 1♀, то же место, О.А. Чернова, 5.VII 1961; 1♂, 1♀, с. Усугли, 200 км северо-восточнее г. Чита, М. Лурье, 20–23.VI 1958; 1♂, Забайкалье, Читинский государственный заповедник, А. Рожков, 10.VI 1951; 1♂, 1♀, хребет Хамар-Дабан, р. Малая Быстрая, нижнее течение, А. Рожков, 29–30.VII 1955; 1♂, хребет Хамар-Дабан, с. Тибильти, луг, А. Рожков, 12.VII 1956; 1♂, Читинская обл., с. Макавеево, А. Желоховцев, 21.VI 1947; 1♂, 1♀, 110 км южнее Читы, оз. Бальзинское, А. Желоховцев, 20.VI 1947; 1♂, хребет Черского, 1100–1300 м, с. Ушмун, А. Желоховцев, 10.VII 1947; 1♂, Окрестности Читы, А. Желоховцев, 31.VII 1947; 1♀, пос. Амазар, Забайкальская обл., 20.VI 1912; 8♂, 9♀, р. Витим, пос. Байса, В. Жерихин, 20.VI–19.VII 1969; 2♂, Хантагай, пойма, разнотравье, А. Багачанова, 13–16.VI 1973; 1♂, р. Тыгда, бассейн р. Зeya, с. Панты, А. Грунин, 10.VIII 1959; 1♀, Бурятская АССР, Баргузинский заповедник, А. Негроров, 18.VII 1963; 1♂, Забайкалье, левый берег р. Нерча, западнее с. Зюльзя, П. Лер, 14.VII.1970; 5♂, 5♀, окрестности с. Зюльзя, левый берег р. Нерча, Забайкалье, Н. Курзенко, 14–18.VII 1970; 1♂, Бурятия, с. Романовка, В. Жерихин, 4.VIII 1969; 1♂, р. Витим, с. Романовка, А. Расницын, 16.VII 1969; 1♀, с. Тибильта, с. песка, Прибайкалье, 15.VI 1956; 1♂, оз. Байкал, падь Жилище, 8. VII 1962; 2♂, 1♀, Центральная Якутия, р. Алдан, с. Мегино-Алдан, ; 1♀, Якутия, 10 км вверх по р. Такко, А. Багачанова, 8.VII 1979; 1♂, 1♀, Западные Саяны, с. Абаза, И. Харитоновна, 26.VI–30.VII 1975; 2♂, 1♀, Телецкое оз., пос. Артыбаш, Н. Виолович, 23.VI–7.VII 1974; 1♂, Телецкое оз., с. Яйлю, 22.VIII 1971; 1♀, Телецкое оз., пос. Артыбаш, 18.VI 1971; 1♀, Алтай, с. Язула, р. Чульшман, А. Желоховцев, 13.VII 1935; 1♂, Телецкое оз., пос. Артыбаш, А. Желоховцев, 27.VI 1935; 2♀, окрестности ст. Теба, Кузнецкий Алатау, А. Грунин, 6.VII 1962; 1♀, Алтай, пос. Чибит, на тракте, Н. Виолович, 30.VII 1964; 1♀, Алтай, с. Хабаровка, Н. Виолович, 15.VII 1964; 2♂, Алтай, г. Карасук, Н. Виолович, 21–27.VI 1964; 1♂, р. Чулушман Алтайского края, Л. Хицова, 1.VII 1972; 1♂, 2♀, Алтай, оз. Телецкое, В. Сычевская, 12.VII 1970; 1♂, Горный Алтай, Б. Яломан, р. Каменская, 15.VII 1967; 1♂, 1♀, г. Тобольск, Н. Тялишев, 12.VII 1930; 1♂, дер. Анисимовка, г. Тобольск, Н. Тялишев, 28.VI 1928; 2♂, Физико-географическая станция Академии наук, ледник Карабаткак, 3200 м, 30.VII–3. VIII 1955; 6♂, хребет Терскей, ущелье Кара-Баткак, Д. Панфилов, 12–17.VII 1953; 1♀, Липецкая обл., с. Донское, Л. Пантелеева, 18.VII 1984; 1♂, Мурманская обл., Кандалакшский р-н, ББС МГУ, 7.VII 1980; 1♀, Мурманская обл., Кандалакшский р-н, ББС МГУ, А. Федосеева, 9.VII 1976; 1♀, Белое море, дер. Нильмогуба, А. Соколов, 22.VIII 1977; 1♀, ст. Чупа, Белое море, о. Средний, Н. Паенко, 18.VII 1973; 2♀, то же место и дата, К. Скуфьин; 2♂, Коми АССР, Ухтинский р-н, 21–26.VI 1962; 1♂, Коми АССР, Ухтинский р-н, поле, К. Седых, 23.VI 1961; 1♂, г. Руза, 29.VI 1930; 1♀, Московская обл., г. Мытищи, Г. Костылев, 26.VII 1929; 6♂, 4♀, Амурская обл., г. Зeya, А. Озеров, 12.VI–6.VII 1981; 1♀, 3♂, то же место и сборщик, 18.VI–10.VII 1982; 1♂, то же место, А. Шаталкин, 12.VIII 1982; 2♂, то же место, А. Шаталкин, 17–31.VIII 1981; 4♂, то же место, О. Горбунов, 29.VII–1.VIII 1982; 1♂, Яблоневый хребет, Сохондо, А. Лелей, 30.VII 1984; 1♀, Северное Приморье, с. Лазо, с. Сокольчи, В.А. Зайцев, 12.VII 1979; 1♂, 1♀, Хабаровский край, с. Башурово, А. Озеров, 25.VII 1980; 1♂, Амурская обл., Зейский р-н, пос. Береговой, А. Свиридов, 18.VII 1978; 1♂, Амурская обл., пос. Селемджинск, А. Свиридов, 23.VI 1976; 2♂, Амурская обл., пос. Селемджинск, Т. Звягинцева, 15.VII 1976; 11♂, 2♀, Амурская обл., г. Зeya, А. Шаталкин, 19.VI–1.VII 1978; 1♀, Бурятская АССР, г. Бабушкин, около дома, Н. Кривошеина, 11.VII 1976; 2♂, Магаданская обл., 280 км ниже пос. Сеймчан, степные участки, Д. Берман, 30.VI 1982; 1♂, 1♀, Магаданская обл., окончание массива малый Анначаг, р. Сибит-Тыэллах, А. Бударин, 3–5.VIII 1979; 1♀, то же место, Д. Берман, 26.VII 1979; 1♂, 1♀, юго-восточнее г. Чита, севернее устья р. Кручина, П. Лер, 18.VII 1970; 1♂, Магаданская обл.,

ЛГ-233; 40 км севернее пос. Ветренный, Л. Маньшина, 30.VII 1976; 2♂, СССР, Магаданская обл., р. Вахханка, К. Элберг, 25.VII 1972; 1♂, 2♀, Магаданская обл., А. Дебин, В. Горюнов, 17–28.VI 1973; 2♂, 2♀, г. Магадан, А. Желоховцев, 27–30.VII 1963; 1♀, окрестности г. Ленск, Восточная Сибирь, К. Скуфьин, 27.VII 1981; 2♂, 2♀, Магаданская обл., А. Дебин, А. Желоховцев, 19–23.VII 1963; 1♂, Читинская обл., р. Хилок, с. Харагун, В. Ковалев, 30.VI 1977; 1♂, Бурятия, р. Витим, с. Байса, В. Жерихин, 3.VIII 1979; 1♂, 1♀, Забайкалье, Читинский государственный заповедник, А. Рожков, 12–16.VI 1951; 1♂, Читинская обл., близ г. Нерчинск, А. Расницын, 30.VII 1969; 1♂, 2♀, Бурятия, р. Уда, А. Расницын, 22.VI–2.VII 1969; 1♂, 1♀, пос. Хайтаган, пойма, А. Багачанова, 15–28.VI 1973; 29♂, 5♀, правый берег р. Лена, южнее Якутска, р. Хаптагай, р. Каменская, 22.VI–17.VII 1974; 10♂, 4♀, то же место, Л. Зими́на, 30.VI–21.VII 1974; 1♀, Новосибирск, Н. Виолович, 24.VI 1971; 1♂, Западные Саяны, Абаза, Харитонов, 30.VI 1975; 1♀, Нижний Тагил, Л. Купчикова, 9.VII 1961; 1♂, Монголия, Восточный аймак, Хамар-Дабан, 70 км восточнее оз. Баян-Нур, Г. Медведев, 20.VII 1971; 1♂, Алтай, перевал Чинет-Аман, Н. Виолович, 16.VII 1964; 1♂, Крым, Бабуган-Яйла, 8 км на юго-запад-запад от Алушты, около 1100 м, Г. Попов, 24.VI 1995; 1♂, р. Хаптагай, 35 км от Якутска, чабрец, А. Багачанова, 6.VI 1975.

Sicus nigritarsis Zimina, 1975

Паратипы: 1♀, 1♂, Московская обл., ст. Подлипки, 23.VII–1.VIII 1956, Ю. Чернов; 1♂, Правый берег р. Ока у Приокско-террасного заповедника, р. Таденка, Е. Антонова, 6.VIII 1963; 1♂, р. Монок у г. Абакан, 130 км юго-западнее г. Минуссинск, А. Желоховцев, 19.VI.1928; 2♀, 1♂, Западный Кавказ, Красная Поляна, Желоховцев, 2–5.VIII 1952; 1♂, то же место, 7.VIII 1951.

Материал: 1♀, Caucasus, Teberda, 1200 m, zona silv., 2.X 1975; 1♀, 1♂, (in copula), Кавказский заповедник, г. Коготь, О. Голуб, 25.VII 1970; 1♀, 1♂, Липецкая обл., с. Донское, Л. Кузнецова, 15.VII 1988; 1♂, Алтай, р. Тулата, хребет Тигирекский, А. Золотаренко, 2.VIII 1975; 1♀, 1♂, (in copula), ст. Луга, Ленинградская обл., Л. Штакельберг, 29.VII 1952.

Sicus nishitapensis (Matsumura, 1916)

Материал: 1♀, Южное Приморье, Уссурийский заповедник, с. Каменушка, А. Антропов, 10.VIII 1983; 2♂, верховья р. Цимухэ, восточнее пос. Шкотово, Л. Зими́на, 25.VIII 1962; 1♂, Япония, префектура Аомори, г. Товада, Р. Наруми, 8.VIII 1965; 3♀, 3♂, Малый Ханган, р. Дичун, А. Озе-

ров, 3–19.VII 1980; 5♀, 8♂, Япония, префектура Аомори, г. Товада, Р. Наруми, 9–22.VIII 1963; 2♀, 1♂, Южное Приморье, р. Каменушка, А. Шаталкин, 14–26.VIII.1987; 1♀, Южное Приморье, р. Киевка, А. Шаталкин, 3.IX 1980; 1♀, Южное Приморье, Кедровая Падь, А. Шаталкин, 26.VIII 1980; 1♂, Южное Приморье, Кедровая Падь, Д. Усачев, 27.VIII 1964; 1♂, Сихотэ-Алинский заповедник, Д. Щербаков, 4.VIII 1978; 2♂, о. Кунашир, с. Третьяково, В. Ермоленко, 9.VIII 1971; 1♂, Курилы, о. Кунашир, с. Алехино, В. Ермоленко, 8.VIII 1965; 1♂, Приморский край, Кавалеровский р-н, с. Суворово, А. Расницын, 25.VI 1972; 1♂, Южное Приморье, с. Фурманово, Ольгинский р-н, В. Жерихин, 17.VI 1972; 1♀, 1♂, Южное Приморье, Кедровая Падь, Л. Зими́на, 4–10.VIII 1963; 1♂, то же место, 6.VIII 1962; 1♀, 50 км юго-западнее г. Уссурийск, Л. Зими́на, 2.VIII 1962; 1♀, Судзухинский заповедник, бухта Та-Чингауза, Д. Панфилов, 5.VIII 1946; 1♀, Судзухинский заповедник, р. Малая Тяпигоу, Д. Панфилов, 30.VII 1946; 1♀, 1♂, Судзухинский заповедник, р. Та-Чингоуз, В. Гуссаковский, 22–25.VIII 1948; 1♀, 2♂, Приморье, Горнотаежная ст., р. Супутинка, В. Гуссаковский, 8–27.VIII 1948; 1♂, Хабаровский край, ЕАО Башурово, А. Озеров, 25.VII 1980; 1♀, г. Комсомольск-на-Амуре, Си́линский парк, А. Му́тин, 30.VII 1985; 1♂, г. Шимановск, Амурская обл., А. Грунин, 31.VII 1959; 1♂, Хабаровский край, с. Хунгари, П. Есипенко, 14.VII 1969; 1♂, 2♀, Западный Саян, Абаза, И. Харитонов, 7–12.VII 1975; 1♂, Забайкалье, левый берег р. Шилка, с. Большие Боты, окрестности Чалбучи, П. Лер, 9.VII 1976; 3♀, 1♂, окрестности с. Зюльзя, левый берег р. Нерча, Забайкалье, Н. Курзенко, 14–15.VII 1970; 1♀, 30 км юго-восточнее Читы, устье р. Кручинка, Забайкалье, Н. Курзенко, 18.VII 1970; 1♂, Читинская обл., устье р. Шивия, А. Расницын, 26.VII 1969; 1♂, Тува, р. Чадан, с. Теве-Хая, Л. Зими́на, 2.VIII 1971; 1♀, Алтай, оз. Телецкое, В. Сычевская, 12.VII 1970; 1♀, Алтай, с. Хабаровка, Н. Виолович, 15.VII 1964; 1♂, Алтай, р. Туэкта, на тракте, Н. Виолович, 4.VIII 1964.

Sicus ferrugineus (Linnaeus, 1761)

Материал: 1♀, 1♂, Карагандинская обл., Каракалинск, Д. Панфилов, 13.VII 1958; 1♂, Джунгарский Ала-Тау, с. Тополевка, П. Лер, 19.VI 1963; 1♀, Тува, горная тайга у оз. Чагыхай, Н. Виолович, 15.VIII 1963; 1♀, г. Новосибирск, Н. Виолович, 20.VIII.1971; 1♂, Каз. ССР, г. Заилийск. Ала-Тау, Турганское ущелье, окрестности г. Алма-Ата, 22.VII 1969; 1♂, Заилийский Ала-Тау, Тургенское ущелье, 11 км, П. Лер, 15.VII 1969; 1♂, окрестно-

- сти г. Алма-Ата, 900–1000 м, П. Лер, 5.VI 1962; 1♂, окрестности г. Алма-Ата, горы 1600 м, Л. Зимица, 25.VII 1961; 3♂, г. Алма-Ата, Малое Алма-Атинское ущелье, А. Желуховцев, 6.VIII 1957; 1♀, обл. Семиречье, с. Кордай, 21.VI 1921; 1♂, г. Жаркент, обл. Семиречье, Б. Родендорф, 21.VIII 1925; 1♀, Чуйская долина Киргизская ССР, с. Лесная, Гапагин, 25.VII 1976; 1♂, окрестности г. Ленск, Восточная Сибирь, К. Скуфьин, 27.VII 1981; 1♀, 1♂ (in sorula), окрестности р. Лена, устье р. Читкан, К. Скуфьин, 30.VII 1981; 3♂, с. Октемцы, 50 км юго-юго-западнее Якутска, Е. Каймук, 20.VII 1978; 1♀, то же место, Багачанова, 26.VII 1976; 1♀, то же место и сборщик, 28.VI 1977; 1♂, то же место, Л. Максимова, 8.VII.1977; 1♀, 1♂, г. Красноярск, правый берег р. Енисей, К. Скуфьин, 22.VII 1980; 2♂, Центральная Осетия, степной склон, Л. Хицова, 24.VII 1977; 1♂, пос. Бурон, Южная Осетия, Л. Хицова, 22.VII 1977; 1♂, с. Алагир, Осетия, Л. Хицова, 21.VII 1977; 1♀, Чаткалинский хребет, с. Аркит, А. Желуховцев, 29.VI 1952; 1♂, Северная Осетия, Кальперский хребет, Л. Хицова, 26.VII 1977; 1♂, Центральный Кавказ, с. Теберда, 1600 м над ур. моря, 18.VIII 1974; 1♀, Геленджик, р. Черная, Х. Шапошников, 12.VII 1911; 1♀, 2♂, Западная Грузия, Боржомский заповедник В. Ковалев, VII 1969; 1♀, Челябинская обл., между городами Златоуст и Миасс, А. Желуховцев, 3.VII 1926; 1♀, 2♂, Кавказский заповедник, Сенная Поляна, на Scabiosa, К. Скуфьин, 26.VII 1960; 1♀, 1♂, Кавказский заповедник, кордон Умпырь, К. Скуфьин, 20.VII 1960; 1♀, 2♂, Кавказский заповедник, Терновое поле, К. Скуфьин, 5–23.VII 1960; 1♂, Кавказский заповедник, Красная Поляна, К. Скуфьин, 30.VII 1961; 1♀, 1♂, Кавказский заповедник, кордон Киша, К. Скуфьин, 29.VI 1960; 3♂, те же место и сборщик, 15.VII 1958; 1♀, Кавказский заповедник, р. Киша, М. Зеленихина, 14.VII 1960; 1♂, Кавказский заповедник, г. Бамбак, М. Зеленихина, 9.VII 1960; 1♀, Кавказский заповедник, Бабук-аул, К. Скуфьин, 28.VII 1962; 1♀, Кавказский заповедник, пос. Гузерипль, К. Скуфьин, 2.VII 1962; 1♀, то же место, В. Емец, 22.VI 1967; 2♀, 2♂, Кавказский заповедник, кордон Киша, О. Позднякова, 3–12.VII 1967; 1♂, Западный Кавказ, Красная Поляна, А. Желуховцев, 31.VII 1952; 1♀, 2♂, Армения, г. Степанаван, Л. Зимица, 20.VII 1955; 1♂, Армения, г. Дилижан, А. Желуховцев, 21.VI 1934; 1♂, Армения, г. Дилижан, Н. Плавильщиков, 4500 f, 13.VIII 1934; 1♀, Северо-Западный Кавказ, г. Геленджик, В. Ермоленко, 31.V 1963; 1♂, Тува, окрестности Шагонара, Иштин-Хем, М. Кравченко, VI 1972; 2♀, Приморский край, р. Биамо, В. Жерихин, 2–11.VIII 1976; 1♂, 1♀, Московская обл., Звенигородская биологическая станция, Г. Длусский, 19–28.VI 1975; 1♀, Московская обл., ст. Голицыно, А. Шаталкин, 26.VI 1982; 1♂, Московская обл., ст. Бутово, В. Шубин, 10.VI–1.VII 1972; 1♂, Московская обл., ст. Мичуринец, Р. Каменская, 12.VI 1972; 1♂, Московская обл., ст. Ромашково, А. Желуховцев, 15.VII 1972; 1♂, Московская обл., ст. Голицыно, А. Шаталкин, 4.VII 1970; 3♀, 2♂, Московская обл., ст. Полушкино, Г. Викторов, 21.VI–13.VIII 1965; 1♂, Правый берег р. Ока у Приокско-террасного заповедника, р. Таденка, Е. Антонова, 6.VIII 1963; 2♂, Приокско-террасный заповедник, квартал 41, Е. Антонова, 20–26.VII 1963; 2♂, Серпуховской р-н, дер. Лужки, Е. Антонова, 31.VII–3.VIII 1962; 1♂, Забайкалье, левый берег р. Витим, у ручья Нахлонда, А. Расницын, 1.VII 1961; 1♂, то же место, О. Чернова, 24.VI 1961; 1♀, урочище Карзанак, близ с. Мина, Восточный Саян, А. Грунин, 12.VII 1959; 1♂, Тува, оз. Чагы-Тай (тайга), Н. Виолович, 3.VIII 1963; 2♂, Телецкое оз., кордон Чири, р. Кыга, О. Левина, 5–14.VIII 1971; 1♂, Бурятия, с. Романовка, В. Жерихин, 11.VII 1969; 1♀, 1♂, Хребет Черского, р. Усун, 1100–1300 м над ур. моря, А. Желуховцев, 10.VII 1947; 1♂, Алтай, г. Барнаул, Е. Родд, 4.VIII 1923; 2♂, Телецкое оз., с. Яйлю, А. Желуховцев, 29.VI 1935; 1♂, Алтай, с. Усть-Кокса, Н. Виолович, 11.VI 1964; 1♂, Алтай, с. Хабаровка, Н. Виолович, 15.VII 1964; 4♂, Алтай, г. Карасук, Н. Виолович, 27.VI–10.VII 1964; 1♂, южнее Новосибирска, с. Чингис на р. Обь, В. Строганова, 19.VIII 1960; 1♀, Западные Саяны, г. с. Абаза, И. Харитоновна, 30.VI 1975; 1♀, Западные Саяны, р. Большой Он, И. Харитоновна, 26.VII 1975; 1♂, Томская обл., с. Кузурово, Н. Виолович, 11.VII 1968; 1♀, Чаткалинский хребет, оз. Сары-Чилек, В. Палий, 23.V 1962; 1♀, 5♂, В. Бостанжогло, Бузулукский р-н; 1♀, Саратовская обл., Воскресенский р-н, Е. Антонова, 15.VII 1961; 1♀, 1♂, Самарская обл., Сызранский р-н, с. Жигули, В. Бостанжогло; 1♀, Украина, Закарпатская обл., Перечинский р-н, О. Шласар, 18.VIII 1955; 1♀, Винницкая обл., с. Янов, А. Желуховцев, 23.VII 1939; 2♂, Мордовский заповедник, Д. Довнар, 8–13.VI 1953; 1♂, Центрально-Черноземный заповедник, Д. Довнар, 7.VII 1937; 1♀, 1♂, то же место и сборщик, 20–26.VII 1936; 1♀, г. Борисоглебск, Г. Викторов, 13.VII 1955; 1♀, Владимирская обл., ст. Омутини, 11.VII 1952; 1♂, дер. Страхово, близ г. Таруса, А. Желуховцев, 29.VI 1937; 1♂, г. Владимир, Б. Сокановский, 28.VI 1929; 1♂, юг Витебской обл., с. Крайцы, Е. Антонова, 18.VIII 1971; 1♂, Чехия, Западный Пражский округ, Пругонице, С. Холман (ст.), 10.VIII 1970; 1♂, Карпаты, окрестности Черногорова, В. Ковалев, 15–16.VII

1972; 4♂, Франция, 16.VIII 1914; 1♀, Словакия, Словацкий крас, 15.VI 1955; 2♂, Словакия, Словацкий крас, Домица, около Музея естественной истории.

Sicus caucasicus Zimina, 1963

Паратипы: 1♀, Западный Кавказ, альпийский лагерь Алибек, Теберда, 11.VIII 1958; 1♂, Кавказский заповедник, р. Цахвоа, устье, К. Скуфьин, 29.VII 1961; 1♂, Кавказский заповедник, подножье горы Большой Бамбак, К. Скуфьин, 14.VII 1960; 1♀, Кавказский заповедник, кордон Киша, М. Зеленихина, 22.VI 1960; 1♂, 1♀, Кавказский заповедник, с. Гузерибль, Д. Панфилов, 18–23.VI 1959; 1♂, 1♀, Кавказский заповедник, Терновое Поляна, К. Скуфьин, 5–23.VII 1960; 1♂, Кавказский заповедник, Козлиная балка, К. Скуфьин, 24.VII 1960;

Материал: 1♀, Кавказский заповедник, гора Тыбга, К. Скуфьин, субальпийский пояс, 23.VII 1966; 1♂, Кавказский заповедник, гора Бамбак, М. Зеленихина, 9.VII 1960; 1♀, с. Бурон, Южная Осетия, Л. Хицова, 22.VII 1977; 1♂, Кавказский заповедник, смешанный лес, участок 36, О. Голуб, 26.VI 1973; 1♂, Тебердинский заповедник, 2000 м, Н. Каландадзе, 25.VIII 1966.

Работа профинансирована Российским научным фондом (проект No 14-50-00029 «Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем»).

Обсуждение

По результатам нашей работы видно, что виды *S. chvalai*, *S. caucasicus*, *S. nigricans* и *S. nigritarsis* хорошо различимы по внешним морфологическим признакам и генитальным аппаратам самок. На данном этапе исследования остаются проблемы с идентификацией самцов видов *S. ferrugineus*, *S. abdominalis* и *S. fusenensis* по морфологическим структурам. Даже сравнение строения гениталий не позволяет строго определить принадлежность видов. Вызывает сомнения соответствие экземпляров самцов и самок видов *S. ferrugineus*, *S. abdominalis* и *S. fusenensis* в изученной коллекции. Чтобы решить эти проблемы необходимо провести работу на основе молекулярных методов идентификации видов, а именно ПЦР участка гена COI (цитохромоксидазы первой), что позволит соотнести самцов и самок в коллекциях и понять, отличаются ли самцы этих видов на самом деле.

Авторы выражают благодарность А.С. Провсирову и С.Э. Фарисенкову (кафедра энтомологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова) за помощь в использовании фототехники.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Зимина Л.В. Три новых вида двукрылых (Diptera, Syrphidae et Conopidae) // Зоол. журн. 1963. Т. 42. Вып. 2. С. 297–299 [Zimina L.V. Tri novykh vida dvukrylykh (Diptera, Syrphidae et Conopidae) // Zool. Zhurn. 1963. T. 42. Vip. 2. S. 297–299].
- Зимина Л.В. Conopidae // Определитель насекомых Европейской части СССР / Под ред. Г.Я. Бей-Биенко // Т. 5. Ч. II. Л., 1970. 943 с. [Zimina L.V. Conopidae // Opredelitel' nasekomykh Evropeiskoi chasti SSSR / Pod red. N.Ya. Bei-Bienko // T. 5. Ch. II. L., 1970. 943 s.].
- Зимина Л.В. Conopidae / Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. VI. Двукрылые и блохи. Ч. 1. Владивосток, 1999. 665 с. [Zimina L.V. Conopidae // Opredelitel' nasekomykh Dal'nego Vostoka Rossii. T. VI. Dvukrylye i blokhi. Ch. 1. Vladivostok, 1999. 665 s.].
- Зимина Л.В. Мухи-большоголовки (Diptera, Conopidae) фауны СССР. Род *Sicus* Scop., 1763 // Энтомологическое обозрение. 1975. Т. 54. Вып. 1. С. 180–185 [Zimina L.V. Mukhi-bol'shegolovki (Diptera, Conopidae) fauni SSSR. Rod *Sicus* Scop., 1763 // Entomologicheskoe Obozrenie. 1975. T. 54. Vip. 1. S. 180–185].
- Chvala M., Smith K.G.V. Family Conopidae / Soós A.: Catalogue of Palearctic Diptera. Vol. 8. Syrphidae-Conopidae. Amsterdam, Budapest, 1988. P. 245–272.
- Kröber O. Die kleineren Gattungen der Conopiden // Archiv für Naturgeschichte. 1915. Abteilung A, Bd 81. S. 69–89.
- Kröber O. Beiträge zur Kenntnis der Conopiden / V–VI. Die Conopiden der orientalischen Fauna. Annals and magazine of natural history. 1940. Vol. 11. P. 203–245.
- Matsumura S. Thousand Insects of Japan. Addimenta 2 (Diptera). Keiseiha. Tokyo, 1916. 474 p. [in Japanese].
- Ouchi Y. On Some Conopid Flies from Eastern China, Manchoukuo, Northern Korea. Diptera sinica: Conopidae. Entomological report // The journal of the Shanghai science institute. 1939. Vol. 3. N 4. P. 191–213.
- Stucke J.-H. A new species of *Sicus* from Central Europe (Diptera: Conopidae) // Mitteilungen der Schweizer Entomologischen Gesellschaft. 2002. Bd 75. S. 245–252.
- Stucke J.-H. Anmerkungen zu einigen Arten der Gattung *Sicus* Scopoli, 1763 mit der Beschreibung einer neuen Art aus dem Altai (Diptera: Conopidae) // Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Verein. 2004. Bd 29. S. 85–92.

Поступила в редакцию / Received 29.12.2015
Принята к публикации / Accepted 11.09.2016

**NEW DATA OF MORPHOLOGY AND SYSTEMATICS
OF *SICUS* SCOPOLI, 1763 (DIPTERA: CONOPIDAE) OF RUSSIA**

I.D. Bessonova, T.V. Galinskaya

The article provides an overview of the genus *Sicus* (Conopidae). The key for the species of the Palearctic is provided. Morphological structure of the genitalia of some species depicted for the first time.

Key words: Conopidae, *Sicus*, morphology, systematics, distribution, genital structures.

Acknowledgement. This work was financially supported by the Russian Scientific Foundation [Project number 14-50-00029] “Scientific bases of the national biobank, the depository of living systems”.

¹ Bessonova Irina Dmitrievna, department of entomology of biological faculty of the Moscow state Lomonosov University (irinabessonova8@gmail.com); ² Galinskaya Tatiana Vladimirovna, department of entomology of biological faculty of the Moscow state Lomonosov University (nuha_1313@list.ru).

УДК 594:594.1 (575.3)

РЕЗУЛЬТАТЫ ВЫРАЩИВАНИЯ ЖЕМЧУГА ДВУСТВОРЧАТЫХ ПРЕСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ (BIVALVIA: UNIONIDAE, ANADONTINAE) УЗБЕКИСТАНА

З.И. Иззатуллаев¹, Х.Т. Боймуродов²

В результате многолетних исследований в Узбекистане установлено обитание пяти видов и двух подвидов крупных двустворчатых пресноводных моллюсков сем. Unionidae. На основе их изучения как в природных популяциях, так и в результате культивирования в лаборатории и в искусственных прудах получен жемчуг.

Ключевые слова: Узбекистан, двустворчатые пресноводные моллюски, жемчуг.

В настоящее время установлено (Сооманс, 1973), что теоретически все моллюски, имеющие раковину, могут продуцировать жемчуг, но для представителей класса лопатоногих, панцирных и моноплакофор это явление не отмечено. Жемчуг образуется в теле и у брюхоногих моллюсков из 12 семейств. Даже у наземного моллюска *Helix pomatia* L. семейства Helicidae образуется жемчуг, однако он быстро теряет свой блеск и исчезает. Жемчуг из пресноводных речных двустворчатых моллюсков ценнее, чем из морских. Он обладает естественным блеском и прозрачностью.

Жемчуг используется в качестве украшения и служит предметом купли-продажи, поэтому исследования по получению жемчуга из двустворчатых пресноводных моллюсков представляют большой научный и практический интерес. Всестороннее изучение этого вопроса в Узбекистане весьма актуально.

Материал и методика

Материалом для наших исследований служили сборы моллюсков в 1995–2014 гг. Места сбора: устье р. Чирчик, канал Чиназ и рыбхоз «Балыкчи» (Ташкентская обл.); большой Ферганский канал, р. Сырдарья, каналы Сияб и Даргом, искусственные водохранилища Акдарья, Тусунсой, Каттакурбан (Самаркандская обл.); водохранилище Куюмазар (Бухарская обл.); оз. Айдаркуль на территории Джзахской и Навоинской областей и оз. Ащиккуль в дельте р. Амударья (Каракалпакстан). Всего собрано и обработано 300 проб, содержащих 4000 экз. моллюсков.

Количественный учет моллюсков проводили по общепринятой методике В.И. Жадина (1938).

Основной принцип количественного учета моллюсков заключается в определении их числа на площади водного зеркала водоема и дальнейшем пересчете на протяженность водоема. Для учета применяли плавучие деревянные рамки площадью 1 м², которые укрепляли с помощью кольев, вбитых в дно. Пробы брали с площади исследуемого участка. Сбор материала проводили ручным методом, а на середине реки использовали металлическую зубную закидную драгу. Учет моллюсков в реках значительно осложнялся существенным колебанием уровня воды и весьма неравномерным распределением моллюсков. Учет моллюсков проводили путем шахматного перемещения площадок.

При разделении на группы и идентификации видов моллюсков использовали компараторный метод З.И. Иззатуллаева и Я.И. Старобогатова (1984). У беззубок сравнивали кривизну фронтального сечения раковины по методу Б.М. Логвиненко и Я.И. Старобогатова (1971). Затем раковину зарисовывали модернизированным рисовальным аппаратом типа «Камера люцида», приспособленным к стереоскопическому микроскопу «МБС-1». У моллюсков, собранных из природных водоемов, проверяли наличие жемчуга, надрезая края мантии.

Материал для получения жемчуга собирали из близлежащих водоемов в окрестностях г. Самарканд (канал Даргом и рукава р. Зарафшан). В мантийную полость 3–4-летних моллюсков пинцетом вводили сферические полиэтиленовые шарики диаметром 0,2–0,3 мм. Затем раковины (по 2–3 экз.) помещали в полиэтиленовые мешки с ячейками и привязывали к берегу хауза – водоема

¹Иззатуллаев Зувайд – профессор кафедры экологии Самаркандского государственного университета, докт. биол. наук (zizzat@yandex.ru); ²Боймуродов Хусниддин Тошболтаевич – зав. кафедрой экологии Самаркандского государственного университета, канд. биол. наук.

на территории Самаркандского государственного университета. Аналогичные опыты проводили и в пруду теплицы университета и в рыбхозе «Зарафшан», находящемся в 15 км от г. Самарканд. Каждые 3–4 месяца раковины моллюсков просматривали с помощью диктоскопа на наличие жемчуга. Иногда наличие жемчуга проверяли по внешней искривленной лигаментной линии раковины по И.П. Зориной (1979). Жемчуг взвешивали аналитическими весами 2-го класса «ВЛР-200».

Результаты исследования

Наши исследования (Старобогатов, Иззатуллаев, 1984; Иззатуллаев, 2003; Izzatullayev, 2002) показали, что в Узбекистане в настоящее время обитают пять видов и два подвида крупных двустворчатых пресноводных моллюсков, относящихся к подсемейству Anadontinae семейства Unionidae.

Они принадлежат к родам *Sinanodonta* Modell, 1944 (три вида: *S. orbicularis* (Heude), *S. gibba* (Benson), *S. puerorum* (Heude)) и *Colleopterum* Bourguignat, 1881 (два вида: *C. bactianum* (Rolle), *C. kokandicum* Starobogatov et Izzatullayev, а также два подвида: *Colleopterum cyreum sogdianum* (Kobelt) и *C. ponderosum volgense* (Shadin). Жемчужины были собраны (Иззатуллаев, 2003) при вскрытии мантии интродуцированных моллюсков рода *Sinanodonta* (*S. gibba*) (рис. 1, а) и аборигена (*C. cyreum sogdianum*) (рис. 1, б) из устья р. Чирчик, канала Чиназ и рыбхоза «Балыкчи» Ташкентской обл. (Пивцаев, Иззатуллаев, Мирабдуллаев 2001), а также из канала Даргом, р. Зарафшан, Каттакурганского водохранилища и Челекского рыбхоза Самаркандской обл.

У каждой особи были обнаружены от 1–2 до 22 натуральных жемчужин, а из одной особи *S. puerorum* были извлечены 55 шт.

Моллюски, из раковин которых был собран жемчуг, обитали на отмелях (на глубине от 0,2 до 1,5 м) с хорошо прогреваемым солнцем песчано-

глинистом грунтом и водной растительностью. Размеры прудовых раковин крупнее, чем речных. Размер раковин моллюсков рода *Sinanodonta* из рыбхоза «Балыкчи» Ташкентской обл. достигает в длину 40 см (у *S. puerorum*). Встречались и более крупные раковины. Например, в коллекции кафедры ихтиологии Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова хранится экземпляр длиной 60 см (сборы А. Веригина за 1970 г.), а экземпляр из р. Зарафшан в 3 раза меньше, его длина составляет 20 см.

Основной причиной такой разницы в размерах раковин является слабая проточность и прозрачность воды, а также другие экологические условия в рыбхозе. Чаще всего натуральный жемчуг встречался у вида *S. puerorum*, обитающего в р. Чирчик. Здесь минимальный размер жемчужин достигал 0,8–1,0 мм (у сферических форм), а максимальный – 55 мм (у продолговатой формы). Однако одна из жемчужин, извлеченная из раковины моллюска *S. Puerorum* имела длину 56 мм, ширину 16 и высоту 11 мм, ее вес составлял 7,4 г (37 карат)³ (рис. 2, а). У этого моллюска жемчуг образовался в результате попадания в мантийную полость продолговатого предмета, вероятнее всего обломка древесины, который был виден из отверстия жемчужины (рис. 2, а)⁴.

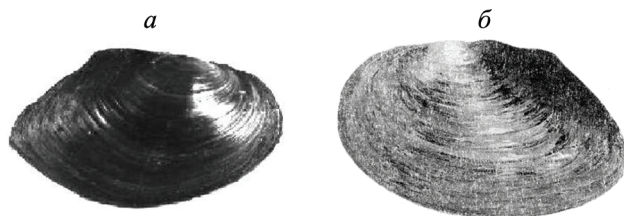


Рис. 1. Раковины моллюсков: а – *Sinanodonta gibba* (Benson); б – *Colleopterum cyreum sogdianum* (Kobelt)

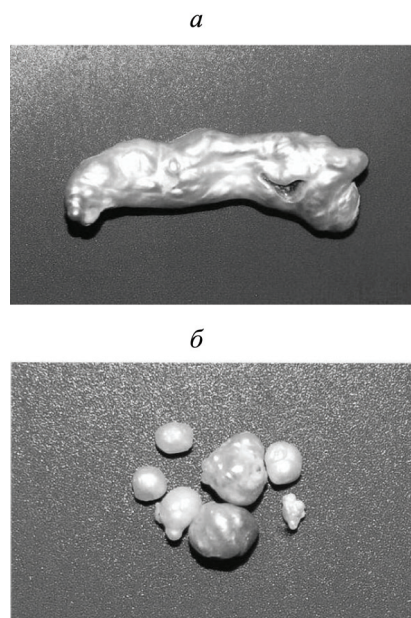


Рис. 2. Жемчужины, извлеченные из раковин моллюсков: а – *Sinanodonta puerorum* (Heude); б – *Colleopterum cyreum sogdianum* (Kobelt)

³ 1 карат = 200 мг или $2 \cdot 10^{-4}$ кг.

⁴ Часть этого материала выставлена в витринах зоологического музея Самаркандского государственного университета.

Натуральные жемчужины, извлеченные из раковин природных моллюсков имели неправильную бугристую форму, некоторые из них были сросшимися, розово-белого цвета (рис. 2, б). В среднем на 35 особей вида *S. puerorum* из водоемов Зарафшанской долины приходится только одна с жемчужиной. Размер жемчужин, извлеченных у аборигенного подвида (*S. c. Sogdianum*), был меньше, их длина составляла от 1,2 до 5,5 мм. В целях проведения лабораторных опытов в мае 1999 г. моллюски были привезены из Каттакурганского водохранилища и канала Даргом. После 2–3-дневного акклиматизирования в аквариумах их проверяли под диктиаскопом на наличие жемчуга в раковинах. В четыре аквариума (60×34 см) были отдельно помещены раковины моллюсков *S. c. sogdianum* и *S. gibba*, возраст которых достигал 5–6 лет. С помощью физиологического раствора их раскрывали и, убедившись в отсутствии жемчуга, в экстрапалиальное пространство моллюсков в качестве «центра кристаллизации» вводили полиэтиленовые сферические шарики размером 0,2–0,3 мм. Через 8 месяцев при вскрытии мантийной полости были обнаружены жемчужины размером 1,0–2,0 мм (рис. 2, б). Проведенные опыты подтвердили закономерность – как в природных водоемах, так и в искусственных прудах у моллюсков *S. c. sogdianum* жемчуг мельче, чем у *S. gibba*.

В 2009–2011 гг. мы вплотную занялись культивированием жемчуга в лабораторных и природных водоемах с последующим переносом моллюсков в пруды. В результате эксперимента через 10 месяцев в двух раковинах мы обнаружили 5 жемчужин сферической формы длиной 0,4–0,5 мм.

Обсуждение

Проведенные исследования показали, что в культуре крупных двустворчатых пресноводных моллюсков семейства Unionidae, обитающих в

Данное исследование проводилось на средства государственного научно-технического гранта Республики Узбекистан И.Т.Д. – 09.0.11 на тему: «Биологическое разнообразие крупных двустворчатых моллюсков Узбекистана и технология выращивания жемчуга в них».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Жадин В.И. Сем. Unionidae // Фауна СССР. Нов. сер. 18. Моллюски. М.; Л., 1938. Т. IV. Вып. 1. 170 с. [Zhadin V.I. Sem. Unionidae // Fauna SSSR. Nov. ser. 18. Molluski. M.; L. 1938. T. IV. Vyp. 1. 170 s.].
- Зорина И.П. Жемчуг. М., 1979. 48 с. (Знание. Сер. биол. № 6) [Zorina I.P. Zhemchug. M., 1969. 48 p. (Znanie. Ser. biol. N 6)].
- Иззатуллаев З. Выращивание жемчуга у моллюсков Узбекистана / Достижения биотехнологии на благо будущего человечества. Мат-лы междунар. конф. Самарканд, 2007. С. 164–165 [Izzatullaev Z. Vyrashchivanie zhemchuga u mollyuskov Uzbekistana // Dostizhenie biotekhnologii na blago budushchego chelovechestva. Mat-ly Mezhdunar. konf. Samarkand, 2007. S. 164–165].

водоемах Узбекистана, можно выращивать жемчуг, пригодный для ювелирной промышленности. Однако для выращивания жемчуга необходимо наличие специальных прудов, где можно было бы совместно разводить рыбу и моллюсков.

В заключение необходимо отметить еще очень важный момент. В 1960–1965 гг. в водоемы Узбекистана при их заселяли растительноядными рыбами (толстолобик, белый амур) дальневосточного комплекса попали глосидии китайских беззубок рода *Sinanodonta*. Эти крупные моллюски хорошо прижились и размножились. Они обладают толстым перламутровым слоем, способны к образованию натурального жемчуга и к тому же являются хорошими фильтраторами воды. Беззубки широко распространились по водоемам республики, образовали большие скопления и тем самым способствовали увеличению в водоемах общего количества биомассы гидробионтов. Это хорошо видно из следующего примера. В месте впадения канала Шурузяк в р. Сырдарья биомасса беззубок составляла соответственно 2,68 и 1,8 экз./м² в прибрежной полосе и в срединной зоне р. Сырдарья, а у пос. Чиназ она достигала 41 экз./м² (Пивцаев, Иззатуллаев, Мирабдуллаев, 2001). Здесь общее количество беззубок достигало около 80 тыс. экз. В мае 2014 г. в прудах окрестностей пос. Тайлак и в бассейне р. Зарафшан их биомасса равнялась 4–5 экз./м², а один экземпляр *S. gibba*, достигший возраста 6 лет, имел массу 350–400 г.

Изучение возможности разведения и использования в Узбекистане беззубок – весьма актуальная тема.

Из перламутра толстостенных раковин беззубок можно изготавливать перламутровые пуговицы, украшать перламутром паркетные полы и двери во дворцах и гостиницах, музыкальные инструменты, а массу их тела можно использовать как добавочный корм и в виде муки на свино- и птицефермах, а также в рыбных хозяйствах.

- Иzzатуллаев З.И.* Result of a study of Bivalvia molluscs of Central Asia // Вестн. Житомирского педагогического университета. 2002. Вып. 10. С. 21–24 [*Izzatullaev Z.I.*, 2002. Result of a study of Bivalvia mollusks of Central Asia // Vestn. Zhitomirskogo pedagogicheskogo universiteta. 2002. Vyp. 10. S. 21–24].
- Иzzатуллаев З.И.* Итоги и перспективы изучения водных моллюсков фауны Средней Азии // Науч. вестн. СамГУ (Самарканд). 2003. № 1. С. 45–48 [*Izzatullaev Z.I.* Itogi i perspektivy izucheniya vodnykh molluskov fauny Srednei Azii // Nauch. vestn. SamGU (Samarkand). 2003. N 1. S. 45–48].
- Иzzатуллаев З.И., Старобогатов Я.И.* Род *Melanopsis* (Gastropoda, Pectinibranchia, Melanopsidae) и его представители, обитающие в водоемах СССР // Зоол. журн. 1984. Т. 63. Вып. 10. С. 1471–1483 [*Izzatullaev Z.I., Starobogatov Ya.I.* Rod *Melanopsis* (Gastropoda, Pectinibranchia, Melanopsidae) i ego predstaviteli, obitayushchie v vodoemakh SSSR // Zoologicheskii zhurnal. 1984. 63. Vyp. 10. S. 1471–1483].
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И.* 1971. Кривизна фронтального сечения створки как систематический признак у двустворчатых моллюсков // Биол. науки. № 5. С. 7–10 [*Logvinenko B.M., Starobogatov Ya.I.* 1971. Krivizna frontalnogo secheniya stvorki kak sistematicheskii priznak u dvustvorchatykh molluskov // Buol. Nauki. N 5. S. 7–10].
- Пивцаев С.Г., Иzzатуллаев З.И., Мурабдуллаев И.М.* Запасы беззубок (*Bivalvia Unionidae*) среднего течения реки Сырдарьи // Проблемы охраны и рационального использования биологических ресурсов водоемов Узбекистана. Мат-лы Респ. науч. практич. конф. Ташкент, 2001. С. 83–85 [*Pivtsaev S.G., Izzatullaev Z.I., Mirabdullayev I.M.* 2001. Zapasi bezzubok (*Bivalvia Unionidae*) srednego techeniya reki Sirdar'i // Problemy okhrani i ratsionalnogo ispolzovaniya biologicheskikh resursov vodoemov Uzbekistana. Mat-ly Resp. Nauchn. paktich. konf. Tashkent, 2001. S. 83–85].
- Старобогатов Я.И., Иzzатуллаев З.И.* 1984. Двустворчатые моллюски сем. *Unionidae* Средней Азии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 89. Вып. 5. С. 74–81 [*Starobogatov Ya.I., Izzatullaev Z.I.* Bivalvia mollusks of the family *Unionidae* of Middle Asia // Byul. MOIP. Otd. biol. 1984. T. 89. Vyp. 5. S. 74–81].
- Coomans H.E.* Pearl formation in gastropod shells // Sb. Nar. mus. Parazl. 1973. В 29. N 1–2. P. 55–64.

Поступила в редакцию / Received 09.01.2016
Принята к публикации / Accepted 20.09.2016

THE RESULTS OF THE PEARL'S GROWING OF BIVALVE FRESHWATER MOLLUSKS (BIVALVIA: UNIONIDAE, ANADONTINAE) OF UZBEKISTAN

Z.I. Izzatullaev¹, H.T. Boymurodov²

As results of several years' standing research of big bivalve freshwater mollusks from family *Unionidae* in Uzbekistan are determine in habits 5 species and 1 under subspecies. We are receive pearls on the basis of study of these in nature populations and cultivation of these in laboratory and in artificial ponds.

Key words: Uzbekistan, bivalve freshwater mollusks, pearls.

Acknowledgement. This study was funded by the state scientific and technical grant of the Republic of Uzbekistan I.T.D. – 09.0.11 «Biodiversity of large bivalves of Uzbekistan and technology of cultivation of pearls in it».

¹Izzatullaev Zuvaïd, Department of Ecology of the Samarkand State University (zizzat@yandex.ru); ²Boymurodov Husniddin Toshboltaevich, Department of Ecology of the Samarkand State University.

УДК 599.426:576.895.2

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ЭКТОПАРАЗИТАМ (ACARINA; INSECTA) РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA: VESPERTILIONIDAE) БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ

М.В. Орлова¹, Д.В. Казаков², С.Н. Гашев³

Проведены исследования рукокрылых и их эктопаразитов Байкальской Сибири, крайне важные для понимания экологии сибирско-дальневосточного бореального комплекса хироптерофауны. На изучаемой территории установлено обитание 12 видов специфических эктопаразитов рукокрылых (6 видов гамазовых клещей, 3 вида кровососущих мух, 2 вида блох, 1 вид клопа); 10 видов впервые описаны для Прибайкалья, причем один из них (*Cryptonyssus pipistrelli*) впервые обнаружен на территории Восточной Сибири.

Ключевые слова: эктопаразиты рукокрылых, Vespertilionidae, Байкальская Сибирь.

Биология рукокрылых бореальной зоны Восточной Палеарктики в настоящее время является предметом пристального изучения. Наиболее полная и разносторонняя сводка по Прибайкальскому региону опубликована А.Д. Ботвинкиным (2002). Использование современных генетических методов выявило в последние годы ряд новых для хироптерофауны Сибири и Дальнего Востока видов (Benda, Tsytsulina, 2000; Matveev et al., 2005; Spitzenberger et al., 2006; Kruskop et al., 2012). Проведены исследования экологии данных видов, включая паразито-хозяйинные отношения с членистоногими, сведения о которых крайне ограничены и нуждаются в ревизии в связи с изменением таксономического статуса хозяев. Данные о распространении эктопаразитов рукокрылых позволяют моделировать процесс формирования фауны летучих мышей в географическом и историческом аспектах (Orlova, 2014). Кроме того, летучие мыши, используя постройки человека в качестве летних убежищ, могут участвовать в переносе опасных для человека инфекций. В связи с этим возникает необходимость изучения паразитических членистоногих, ассоциированных с рукокрылыми.

Пещеры горных территорий Восточной Палеарктики служат убежищем зимующих видов летучих мышей, поэтому здесь выше их разнообразие и плотность, а Южная Сибирь является зоной контакта бореального (сибирско-дальневосточного) и суббореального комплексов хироптерофаун (Ор-

лова, Жигалин, 2014; Орлова и др., 2015). Эктопаразитофауна рукокрылых гор Прибайкалья представляет особый интерес с точки зрения исследования возможностей включения в нее «степного» компонента, что было описано нами ранее для южного склона Западного Саяна (Орлова и др., 2015).

Литературные данные по эктопаразитам рукокрылых Прибайкалья крайне ограничены. В работе И.Ф. Жовтого с соавторами (1962) описываются находки гамазовых и краснотелковых клещей, кровососущих мух и блох, однако на сегодняшний день изменился таксономический статус как указанных в статье хозяев, так и самих паразитов. В частности, установлено, что усатая ночница *Myotis mystacinus* (Kuhl, 1817) на изучаемой территории не обитает, и неизвестно, к какому виду теперь следует относить находки эктопаразитов, отнесенные авторами к *M. mystacinus*; виды *Spinturnix vespertilionis* и *Ichoronyssus flavus* в настоящее время не являются валидными, а статус видов рода *Cimex* Восточной Палеарктики требует уточнения). Таким образом, по литературным данным, для Прибайкалья однозначно установлено обитание только двух видов членистоногих, ассоциированных с летучими мышами: гамазового клеща *Steatonyssus superans* (Zemskaja, 1951) и блохи *Ischnopsyllus obscurus* (Wagner, 1898) (таблица).

Для сопредельной с Байкальской Сибирью территории (граница Читинской обл. и Монголии) И.Ф. Жовтым с соавторами (1962) описаны находки блохи *Ischnopsyllus needhami* Hsu, 1935

¹ Орлова Мария Владимировна – науч. сотр. Национального исследовательского Томского государственного университета, канд. биол. наук (masha_orlova@mail.ru); ² Казаков Денис Васильевич – студент биолого-почвенного факультета Иркутского государственного университета, кафедра зоологии позвоночных и экологии (kazakov.denis.95@mail.ru); ³ Гашев Сергей Николаевич – зав. кафедрой зоологии и эволюционной экологии животных Тюменского государственного университета, докт. биол. наук, профессор (gsn-61@mail.ru).

Находки специфических эктопаразитов рукокрылых Прибайкалья

Вид паразита	Вид хозяина				Лит. данные (Жовтый и др., 1962)
	<i>Myotis petax</i> * (n = 30)	<i>Myotis sibiricus</i> (n = 3)	<i>Eptesicus nilssonii</i> (n = 4)	<i>Plecotus ognevi</i> (n = 1)	
Класс Arachnida, подкласс Acarina, когорта Gamasina, сем. Spinturnicidae					
<i>Spinturnix myoti</i>	62 3,4 72	–	–	–	?
<i>S. plecotinus</i>	–	–	–	2	?
Сем. Macronyssidae					
<i>Macronyssus charusnurensis</i>	408 19,4 84	–	–	–	?
<i>M. hosonoi</i>	1	–	–	–	?
<i>Steatonyssus superans</i>	–	–	–	–	+
<i>Cryptonyssus pipistrelli</i> **	4	16	4	–	–
Класс Insecta, отряд Diptera, сем. Nycteribiidae					
<i>Nycteribia quasiocellata</i> **	15 1,6 28	–	–	–	–
<i>Basilia rybini</i> **	29 1,8 64	–	–	–	–
<i>Penicillidia monoceros</i> **	11 1,6 28	–	–	–	–
Отряд Hemiptera, сем. Cimicidae					
<i>Cimex</i> sp. (<i>Cimex</i> ex gr. <i>pipistrelli</i> ?)	2	–	–	–	?
Отряд Siphonaptera, сем. Ischnopsyllidae					
<i>Myodopsylla trisellis</i> **	3	–	–	–	–
<i>Ischnopsyllus obscurus</i>	–	–	–	–	+
Итого	534	16	4	2	

Примечание. *Для наиболее массовых эктопаразитов *Myotis petax* первая строка – абсолютное количество эктопаразитов, вторая – индекс обилия, третья – индекс встречаемости; * вид впервые описан для изучаемой территории; ? – невозможна корректная интерпретация литературных данных из-за изменившегося таксономического статуса паразита.

(хозяин – восточный кожан *Vespertilio sinensis* (Peters, 1880) и кровососущей мухи *Penicillidia conspicua* (Speiser 1901), хозяином которых указана усатая ночница, однако, как отмечено выше, *M. mystacinus* на территории Восточной Палеарктики не обитает и, возможно, были обследованы особи ночницы Давида *Myotis davidii* (Peters, 1869)). Оба вида эктопаразитов принадлежат суббореальному комплексу, их находки сделаны в степном ландшафте.

Районы исследования

Отлов рукокрылых проводили на территории Прибайкалья в июле – августе 2014 г. в следующих местах (рис. 1):

1) Тайшетский р-н Иркутской обл. – долина р. Бирюса (окрестности г. Тайшет и с. Талая).

2) Кабанский р-н Республики Бурятия – предгорье северного макросклона хребта Хамар-Дабан в долинах рек Выдриная (пос. Речка Выдриная) и Переёмная (местность Тальцы, 12 км от устья).



Рис. 1. Места сбора материала: 1а – окрестности г. Тайшет, 1б – окрестности с. Талая; 2а – пос. Речка Выдриная, 2б – местность Тальцы

Материал и методика исследований

Рукокрылых отлавливали в сумеречные и ночные часы с помощью паутинных сетей и мобильной ловушки (Борисенко, 1999). При первичной обработке с добытых зверьков с помощью иглы и пинцета снимали эктопаразитов, фиксируя их в 70%-м растворе этилового спирта. Затем клещей помещали в жидкость Фора–Берлезе, блох после просветления в 10%-м растворе КОН также помещали в жидкость Фора–Берлезе, кровососущие мухи были оставлены на хранение в растворе этилового спирта. Определение клещей и блох проводили с помощью микроскопа «Nikon Eclipse 50i», мух изучали под бинокулярным микроскопом «МБС-10» с использованием определителей и других таксономических публикаций (Медведев, 1996; Определитель насекомых..., 1999; Stanyukovich, 1997).

Индекс обилия (ИО) рассчитывали как среднее число эктопаразитов на одном зараженном хозяине; индекс встречаемости (ИВ) определяли как долю зараженных особей хозяина (%) (Беклемишев, 1970).

Результаты и обсуждение

Отловлено 33 зверька: 25 восточных ночниц *Myotis petax* (Hollister, 1912) (статус вида по: Matveev et al., 2005), 4 северных кожанка *Eptesicus nilssonii* (Keyserling et Blasius, 1839), 3 сибирских ночницы *Myotis sibiricus* Kastschenko, 1905 (статус вида по: Kruskop et al., 2012) и 1 ушан Огнева *Plecotus ognevi* Kishida, 1927. Среди отловленных *M. petax* преобладали самки (60%). Все отловленные особи *E. nilssonii*, *M. sibiricus* и *P. ognevi* пред-

ставлены только самцами. Эктопаразитами были заражены 30 зверьков (24 *M. petax*, 2 *E. nilssonii*, 3 *M. sibiricus*, 1 *P. ognevi*).

С обследованных животных собраны 556 особей эктопаразитов, представленных гамазовыми клещами и насекомыми (блохи, кровососущие мухи, клопы), которые являются специфическими эктопаразитами рукокрылых (таблица).

***Spinturnix myoti* (Kolenati, 1856).** Широко распространенный в Палеарктике вид, ареал простирается от Великобритании до Дальнего Востока. Олигоксен, основными прокормителями которого являются виды рода *Myotis* (ночницы). В наших сборах присутствуют 28 ♂♂, 10 ♀♀, 16 N1 и 8 N2, снятых с *M. petax* (Медведев и др., 1991; Станюкович, 1990).

***Spinturnix plecotinus* (Koch, 1839).** Олигоксенный вид, паразитирующий на представителях рода *Plecotus*. Широко распространен по всей Палеарктике. Нами обнаружены 2 ♂♂ на *P. ognevi*.

***Macronyssus charusnurensis* Dusbabek, 1962.** Сибирско-дальневосточный вид с проникновением на Урал (Orlova, 2014; Орлова и др., 2015). Моноксен, паразитирующий на *M. petax*. Распространен от Западной Сибири до Японии, известны находки в Пермском крае и Башкирии (Orlova, 2014). Нами собраны 32 ♂♂, 55 ♀♀, 317 N1 и 4 N2 с *M. petax*.

***Macronyssus hosonoi* Uchikawa, 1979.** Вероятно, олигоксен, основными прокормителями которого являются виды рода *Myotis*. Слабо изученный вид сибирско-дальневосточного комплекса; находки крайне малочисленны. Нами обнаружена 1 особь ♀ на *M. petax*.

***Cryptonyssus pipistrelli* (Oudemans, 1902).** Слабо изученный палеарктический вид-плейоксен,

паразитирующий на представителях семейства Vespertilionidae. Известны единичные находки в Европе, на Урале и Алтае (Stanyukovich, 1997; Марченко, 2007; Орлова, 2013). В наших сборах присутствуют только протонимфы, снятые с *M. petax*, *M. sibiricus* и *E. nilssonii*.

***Nycteribia quasiocellata* (Theodor, 1966).** Сибирско-дальневосточный вид-олигоксен, основными прокормителями которого являются виды рода *Myotis*, преимущественно *Myotis petax* (Орлова и др., 2014). Нами собраны 5 ♂♂ и 10 ♀♀ с восточной ночницы.

***Basilisa rybini* (Hurka, 1969).** Олигоксенный вид сибирско-дальневосточного комплекса, паразитирующий на видах рода *Myotis*, тяготеющий, как и предыдущий, к *M. petax* (Определитель насекомых..., 1999; Орлова и др., 2014). В наших сборах присутствуют 12 ♂♂ и 17 ♀♀, снятых с восточной ночницы.

***Penicillidia monoceros* (Speiser, 1900).** Транспалеарктический бореальный олигоксен (виды рода *Myotis*). В Западной Палеарктике тяготеет к прудовой ночнице *Myotis dasycneme* (Voie, 1825) и (в меньшей степени) *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817); в Восточной Палеарктике тяготеет к *Myotis petax* (Орлова и др., 2014). Нами обнаружены 6 ♂♂ и 5 ♀♀ на *M. petax* (Определитель насекомых..., 1999).

***Cimex* sp. (*Cimex* ex gr. *pipistrelli*?).** Собраны 2 нимфы с *M. petax*.

***Myodopsylla trisellis* (Jordan, 1929).** Палеарктический олигоксен (виды рода *Myotis*), распро-

страненный в умеренном поясе от Прибалтики до Тихого океана. В наших сборах присутствуют 2 ♂♂ и 1 ♀, снятые с *M. petax* (Медведев, 1996).

M. sibiricus, *E. nilssonii* и *P. ognevi* в отловах представлены единичными особями и анализировать их эктопаразитофауну не представляется возможным, поэтому мы остановимся на паразитах массово представленной в сборах восточной ночницы *M. petax*.

Ядром акарофауны (Балашов, 2009) эктопаразитов восточной ночницы являются гемазовые клещи *Spinturnix myoti* и *Macronyssus charusnurensis*, что соответствует нашим данным по паразитофауне восточной ночницы в других частях Азии (Орлова и др., 2014). В материале данные клещи представлены всеми фазами жизненного цикла, что характерно для летних сборов (Орлова, 2013); половозрастная структура с преобладанием особей преимагинальной фазы развития соответствует половозрастной структуре бореальных макрониссид в целом (собственные данные). Интересны находки дейтонимф – кратковременной непитающейся стадии у клещей рода *Macronyssus*, которые попадают в сборы крайне редко. Присутствие дейтонимф в материале иллюстрирует активный метаморфоз клещей в летний период.

Зараженность восточной ночницы клещом *M. charusnurensis* на изучаемой территории исключительно высока (таблица, рис. 2), что может быть связано с высокой плотностью восточной ночницы в данном регионе.

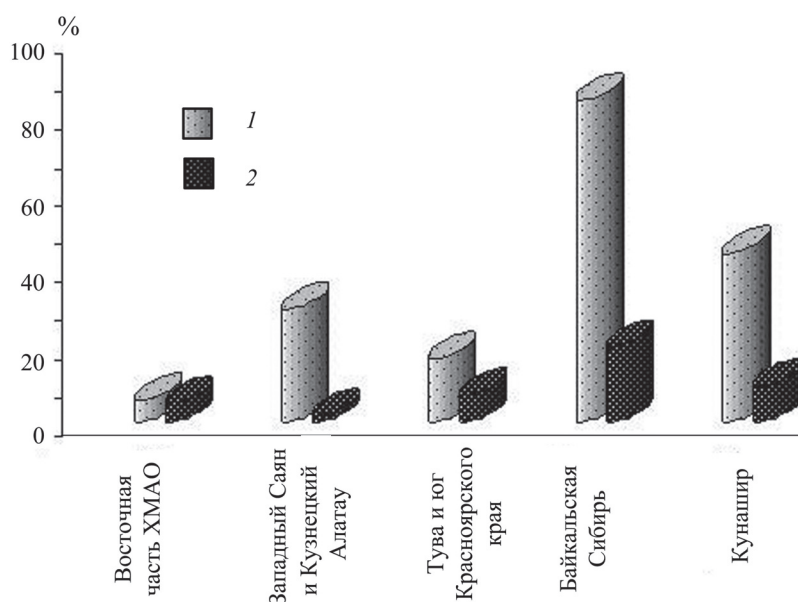


Рис. 2. Индексы встречаемости, % (1) и обилия (2) гемазового клеща *Macronyssus charusnurensis* на *M. petax* (летний период) в Восточной Палеарктике (наши данные)

Важными представляются находки гамазового клеща *Cryptonyssus pipistrelli*, поскольку на сегодняшний день они являются самыми восточными для данного вида и позволяют уточнить его распространение в Палеарктике. Предположительно клещи рода *Cryptonyssus* способны участвовать в трансмиссии опасных природно-очаговых инфекций, поэтому их изучение имеет также эпидемиологическое значение.

Энтомофауна эктопаразитов восточной ночницы представлена кровососущими мухами (*Basilia rybini*, *Penicillidia monoceros*, *Nycteribia quasiocellata*) и одним видом блох (*Myodopsylla trisellis*), которые являются специфическими паразитами либо *M. petax*, либо рода *Myotis*. На восточной ночнице обнаружены также 2 экз. клопа *Cimex* sp. (возможно, принадлежащего группе видов *pipistrelli*). Достоверные данные о фауне и экологии клопов – эктопаразитов рукокрылых на территории Восточной Палеарктики на сегодняшний день крайне ограничены, а их видовой статус неясен (Balvín et al., 2013).

Таким образом, видовой состав эктопаразитофауны рассматриваемого региона в целом является типичным для фауны эктопаразитов рукокрылых умеренной зоны Восточной Палеарктики и включает виды сибирско-дальневосточного комплекса, а также широко распространенные транспалеарктические виды. Полученные данные подтверждают консервативность сибирско-дальневосточного комплекса эктопаразитов рукокрылых, несмотря на его значительную протяженность. *Cryptonyssus pipistrelli* впервые описан для территории Восточной Сибири и, возможно, является транспалеарктическим видом, а не западнопалеарктическим, как считалось ранее (Станюкович, 1990).

Авторы признательны В.В. Чепиноге и Е.В. Софроновой за возможность участия в организованной ими экспедиции.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта «Биотические компоненты экосистем, их свойства, ресурсный потенциал и динамика в условиях трансформации природной среды Западной Сибири» (госконтракт № 6.657.2014/к).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Балашов Ю.С. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб., 2009. 357 с. [Balashov Yu.S. Parazitizm kleshchej i nasekomykh na nazemnykh pozvonochnykh. SPb., 2009. 357 s.]
- Беклемисhev В.Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М., 1970. 502 с. [Beklemishev V.N. Biocenologicheskie osnovy sravnitel'noj parazitologii. M., 1970. 502 s.]
- Борисенко А.В. Мобильная ловушка для отлова рукокрылых // Plecotus et al. 1999. № 2. С. 10–19 [Borisenko A.V. Mobil'naya lovushka dlya otlova rukokrylykh // Plecotus et al. 1999. № 2. S. 10–19].
- Ботвинкин А.Д. Летучие мыши в Прибайкалье (биология, методы наблюдения, охраны). Иркутск, 2002. 208 с. [Botvinkin A.D. Letuchie myshi v Pribaikalie (biologiya, metody nablyudeniya, okhrana). Irkutsk, 2002. 208 s.]
- Брегетова Н.Г. Гамазовые клещи (Gamazoidea) // Определители по фауне. 61. М.; Л., 1956. 247 с. [Bregetova N.G. Gamazovye kleshchi (Gamazoidea). Opredeliteli po faune. 61. M.; L., 1956. 247 s.]
- Жовтый И.Ф., Зарубина В.Н., Прокопьев В.Н., Шведко Л.П. Об эктопаразитах рукокрылых Юго-Восточного Забайкалья и прилегающих районов Монгольской Народной Республики // Изв. Иркутск. гос. противочумного института Сибири и Дальнего Востока. 1962. Т. XXIV. Вып. 9. С. 338–343 [Zhovtyj I.F., Zarubina V.N., Prokop'ev V.N., Shvedko L.P. Ob ekto-parazitakh rukokrylykh Yugo-Vostochnogo Zabajkal'ya i prilezhashchikh rajonov Mongol'skoj Narodnoj Respubliki // Izv. Irkutsk. gos. protivochumnogo instituta Sibiri i Dal'nego Vostoka. 1962. T. XXIV. Vyp. 9. S. 338–343].
- Марченко И.И. Гамазовые клещи (Parasitiformes, Mesostigmata) Алтайского государственного природного заповедника // Евразийский энтомолог. журн. 2007. Т. 6. № 4. С. 373–378 [Marchenko I.I. Gamazovye kleshchi (Parasitiformes, Mesostigmata) Altajskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika // Evrazijskij entomol. zhurn. 2007. Vol. 6. N 4. S. 373–378].
- Медведев С.Г. Блохи сем. Ischnopsyllidae (Siphonaptera) фауны России и сопредельных стран // Энтомолог. обзор. 1996. Т. 75. Вып. 2. С. 438–454 [Medvedev S.G. Blokhi sem. Ischnopsyllidae (Siphonaptera) fauny Rossii i sopredel'nykh stran // Entomol. obozr. 1996. T. 75. Vyp. 2. S. 438–454].
- Медведев С.Г., Станюкович М.К., Туинов М.П., Фарафонова Г.В. Эктопаразиты летучих мышей Дальнего Востока // Паразитология. 1991. Т. 25. Вып. 1. С. 27–37 [Medvedev S.G., Stanyukovich M.K., Tiunov M.P., Farafonova G.V. Ektoparazity letuchikh myshej Dal'nego Vostoka // Parazitologiya. 1991. T. 25. Vyp. 1. S. 27–37].
- Орлова М.В. Особенности жизненного цикла гамазовых клещей – эктопаразитов рукокрылых на Урале // Plecotus et al. 2013. № 15–16. С. 14–22 [Orlova M.V. Osobennosti zhiznennogo tsikla gamazovykh kleshchej – ekto-parazitov rukokrylykh na Urale // Plecotus et al. 2013. № 15–16. S. 14–22].
- Орлова М.В., Орлов О.Л., Жигалин А.В. Новые находки эктопаразитов восточной ночницы *Myotis petax* Hollister, 1912 (Vespertilionidae, Chiroptera) и ревизия ранее сделанных сборов эктопаразитов с *Myotis daubentonii* s. lato Восточной Палеарктики // Паразитология. 2014. Т. 48. № 4. С. 315–324 [Orlova M.V., Orlov O.L., Zhigalin A.V. Novye nakhodki ekto-parazitov vostochnoj nochnitsy *Myotis petax* Hollister, 1912 (Vespertilionidae, Chiroptera) i reviziya ranee sdelaynykh sborov ekto-parazitov s

- Myotis daubentonii* s. lato Vostochnoj Palearktiki // Parazitologiya. 2014. T. 48. № 4. S. 315–324].
- Орлова М.В., Жигалин А.В., Орлов О.Л., Крускоп С.В., Богданов И.И. К фауне эктопаразитов редких и малоизученных видов рукокрылых Южной Сибири // Изв. РАН. Сер. биол. 2015. № 3. С. 310–315 [Orlova M.V., Zhigalin A.V., Orlov O.L., Kruskop S.V., Bogdanov I.I. K faune ectoparazitov redkikh i maloizuchennykh vidov rukokrylykh Yuzhnoj Sibiri // Izv. RAN. Ser. boil. 2015. № 3. S. 310–315].
- Орлова М.В., Жигалин А.В. Новые находки эктопаразитов рукокрылых в горных системах Южной Сибири // Мат-лы V Всерос. конф. с междунар. участием, посвященной 25-летию научной школы чл.-корр. РАН А.К. Темботова и 20-летию Института экологии горных территорий КБНЦ РАН. Майкоп, 2014. С. 48 [Orlova M.V., Zhigalin A.V. Novye nakhodki ectoparazitov rukokrylykh v gornyx sistemakh Yuzhnoj Sibiri // Mat-ly V Vseros. konf. s mezhdunar. uchastiem, posvyashchennoj 25-letiyu nauchnoj shkoly chl.-korr. RAN A.K. Tembotova i 20-letiyu Instituta ekologii gornyx territorij KBNC RAN. Majkop, 2014. S. 48].
- Определитель насекомых Дальнего Востока России / Под общ. ред. П.А. Лера. Владивосток, 1999. Т. 6. Ч. 1. 665 с. [Opredelitel' nasekomykh Dal'nego Vostoka Rossii / Pod obshch. red. P.A. Lera. Vladivostok, 1999. T. 6. Ch. 1. 665 s.].
- Станюкович М.К. Гамазовые и аргасовые клещи рукокрылых Прибалтики и Ленинградской области // Паразитология. 1990. Т. 24. С. 193–199 [Stanyukovich M.K. Gamazovye i argasovye kleshchi rukokrylykh Pribaltiki i Leningradskoj oblasti // Parazitologiya. 1990. T. 24. S. 193–199].
- Benda P., Tsytsulina K.A. Taxonomic revision of *Myotis mystacinus* group (Mammalia: Chiroptera) in the western Palaearctic // Acta Soc. Zool. Bohem. 2000. Vol. 64. P. 331–398.
- Balvín O., Vilimová J., Kratochvíl L. Batbugs (*Cimex pipistrelli* group, Heteroptera: Cimicidae) are morphologically, but not genetically differentiated among bat hosts // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 2013. Vol. 51. N 4. P. 287–295.
- Kruskop S.V., Borisenko A.V., Ivanova N.V., Lim B.K., Eger J.L. Genetic diversity of northeastern Palaearctic bats as revealed by DNA barcodes // Acta Chiropterologica. 2012. 14. N 1. P. 1–14.
- Matveev V.A., Kruskop S.V., Kramerov D.A. Revalidation of *Myotis petax* Hollister, 1912 and its new status in connection with *M. daubentoni* Kuhl, 1817 // Acta Chiropterologica. 2005. 7. N 1. P. 23–37.
- Orlova M.V. Invasion of specific ectoparasites of Siberian-Far Eastern bat species to the Urals // Russian Journ. of Biol. Invasions. 2014. 5. N 1. P. 29–31.
- Stanyukovich M.K. Keys to the gamasid mites (Acari: Parasitiformes, Mesostigmata, Macronyssoidae et Laelaptoidea) parasiting bats (Mammalia, Chiroptera) from Russia and adjacent countries // Rydolst. Natur. Histor. Schriften. 1997. N 7. P. 13 215–46.
- Spitzenberger F., Strelkov P.P., Winkler H., Haring E. A preliminary revision of the genus *Plecotus* (Chiroptera, Vespertilionidae) based on genetic and morphological results // Zoolog. Scripta. 2006. Vol. 35. N 3. P. 187–230.

Поступила в редакцию / Received 26.01.2015
Принята к публикации / Accepted 17.03.2016

NEW DATA ON BAT (CHIROPTERA: VESPERTILIONIDAE) ECTOPARASITES (ACARINA; INSECTA) IN BAIKALIAN SIBERIA

M.V. Orlova¹, D.V. Kazakov², S.N. Gashev³

Investigation of bat ectoparasites in the Baikalian Siberia is very important for understanding the ecology of bats, belong Siberian-Far East boreal chiropteran fauna complex. In the study area found 12 specific bat ectoparasites species (6 gamasid mites species, 3 bat flies species, 2 bat fleas species, 1 bug species). 10 species were the first described for the Baikal region, including one (*Ornithonyssus pipistrelli*) first discovered in Eastern Siberia.

Key words: bat ectoparasites, Vespertilionidae, Baikalian Siberia.

Acknowledgement. This study was supported by the project «Biotic components of ecosystems, their properties, resource potential, and dynamics under the conditions of transformation of the natural environment of Western Siberia» (state contract no. 6.567.2014/k).

¹ Orlova Maria V., National Research Tomsk State University (masha_orlova@mail.ru);
² Kazakov Denis V., Irkutsk State University (kazakov.denis.95@mail.ru); ³ Gashev Sergey N. Tyumen' State University (gsn-61@mail.ru).

УДК 576.895.771:591.185.5

ИССЛЕДОВАНИЕ РЕАКЦИЙ РОЯЩИХСЯ ХИРОНОМИД *CLADOTANYTARSUS* SP. (CHIRONOMIDAE, DIPTERA) НА АКУСТИЧЕСКИЕ СТИМУЛЫ

М.Б. Адаев¹, В.Д. Гринченко², Г.А. Груздев³, Д.Н. Лапшин⁴

Исследованы реакции мелких роящихся комаров *Cladotanytarsus* sp. (Chironomidae, Diptera) на тональные акустические стимулы в диапазоне частот 100–600 Гц. Стимуляция с частотой 260–320 Гц вызывала массовое движение насекомых в сторону источника звука (положительный фонотаксис), однако при частотах 140–200 Гц знак фонотаксиса менялся на противоположный. Минимальные пороги поведенческих реакций (в среднем 45 дБ УЗД) зарегистрированы в диапазоне 280–320 Гц. Частотную обусловленность реакций хирономид можно объяснить способностью этих насекомых к спектральному анализу акустических сигналов.

Ключевые слова: Chironomidae, *Cladotanytarsus*, комар, акустическая коммуникация, частотная настройка.

Поведение самцов многих видов насекомых характеризуется специфической формой активности – роением, которое представляет собой стереотипный полет скопления особей в ограниченном пространстве (Федорова, Сербенюк, 1999; Федорова, Азовский, 2005). Механизмы образования роев наиболее хорошо изучены в подотряде Nematocera у представителей семейств Chironomidae (звонцы) и Culicidae (кровососущие комары). Репродуктивно активные самки привлекаются в рой видоспецифическими маркерами. Самцы обнаруживают самок в пространстве по звуку их полета и после восприятия характерного сигнала устремляются к источнику акустических волн (Roth, 1948; Wishart, Riordan, 1959; Charlwood, Jones, 1980). Спаривание происходит в воздухе и продолжается несколько секунд, после чего самка покидает зону роения, а самец возвращается в рой. Таким образом, роение у насекомых имеет ключевую репродуктивную функцию.

Роль зрения в процессе сближения самца и самки в рое пока еще четко не определена, однако в процессе консолидации роя зрительный канал является, вероятно, основным. (Attanasi et al., 2014).

Изучение воздействия акустических стимулов на поведение комаров берет начало от наблюдений известного американского конструктора Х. Максима. Он заметил, что комары ска-

пливаются около источников низкочастотных звуков (силовых трансформаторов) (по: Р. Бертоу, 1972). Дальнейшие исследования поведения этих насекомых подтвердили открытие Х. Максима и существенно расширили представления о роли акустического канала связи в репродуктивном поведении насекомых (Тамарина и др., 1980; Лапшин, 2010; Roth, 1948; Tischner, Schief, 1955; Belton, 1974, 1989; Cator et al., 2009, 2011).

Приемниками акустических волн у комаров являются опушенные антенны. Вибрация антенн, возникающая при действии звуковых колебаний, передается к джонстоновым органам, расположенным в основаниях антенн. Джонстоновы органы содержат многочисленные механо-чувствительные рецепторы (Жантиев, Федорова, 1999; Boo, Richards, 1975), которые преобразуют колебания антенн в электрические потенциалы. Эти потенциалы распространяются по аксонам антеннального нерва до зон первичной обработки акустической информации.

Обобщенная частотная характеристика слуховой системы комаров представляет собой результат совместного влияния механического резонанса антенн, настройки слуховых рецепторов (Лапшин, 2013; Göpfert et al., 1999; Lapshin, Vorontsov, 2013) и, возможно, специфических активных механизмов, которые способствуют увеличению чувствительности слуховых рецеп-

¹ Адаев Максим Борисович – студент биологического факультета МГУ (maks100@yandex.ru); ² Гринченко Варвара Дмитриевна – студентка биологического факультета МГУ (minolia@yandex.ru); ³ Груздев Глеб Андреевич – студент Биологического факультета МГУ (medicaster-gleb@mail.ru); ⁴ Лапшин Дмитрий Николаевич – вед. науч. сотр. Института проблем передачи информации РАН, докт. биол. наук (lapshin@iitp.ru).

торов к слабым сигналам (Göpfert, Robert, 2001; Avitabile et al., 2010).

Реакции самцов комаров на синтезированные акустические стимулы, по тем или иным параметрам близкие к звукам полета самок, неоднократно исследовали многие авторы (Апасов и др., 1986; Römer, 1970; Ogawa, Sato, 1993; Hirabayashi, Nakamoto, 2001). В качестве учетного параметра, как правило, принималось число особей, прилетевших к акустическом излучателю во время стимуляции.

В настоящей работе в качестве объектов исследования выбраны хирономиды *Cladotanytarsus* Kieffer sp. – очень мелкие насекомые с общей длиной тела около 1,5 мм. Эта величина на порядок меньше среднего размера представителей модельного вида *Chironomus plumosus* L., при изучении которых была получена большая часть информации о механизмах и роли акустического канала связи в биологии хирономид. Из физических закономерностей следует (Лепендин, 1978), что при уменьшении линейных размеров насекомых пропорционально падает их эффективность в качестве источника акустических волн (самок) и, соответственно, как приемников аналогичных звуков (самцов). В этой связи возник вопрос, сохраняется ли типичное для комаров акустическое поведение у столь мелких насекомых? Предлагаемая работа посвящена решению этого вопроса.

Материал и методы

Работа выполнена при изучении роев самцов мелких Chironomidae (*Cladotanytarsus* sp., группа видов *mancus* и *pallidus*), которые регулярно формировались в вечернее время на территории Звенигородской биостанции МГУ (55° 41' 59" с.ш., 36° 44' 05" в.д.). Всего проведено шесть однотипных опытов.

Акустическую стимуляцию насекомых в рое осуществляли с помощью малогабаритного активного излучателя, разработанного в лаборатории на базе динамической головки «MJ420» («Mistery», Китай). Источником сигналов для излучателя служил плеер «iRiver S100» (Южная Корея). Глубина регулировки уровня выходного сигнала плеера составляла 45 дБ с шагом 1 дБ.

Насекомых стимулировали с расстояния порядка 1,5 м тональными посылками длительно-стью 1,5 с с плавными фронтами нарастания и спада (по 100 мс) и варьруемой частотой заполнения в диапазоне 100–600 Гц. Минимальный интервал разбиения всего частотного диа-

пазона (20 Гц) был выбран как компромиссный, позволявший провести полный цикл измерений за время одного вечернего роения. В такой цикл также входили повторные промеры порогов для контроля стабильности реакций роящихся насекомых в процессе измерений.

Управляющие сигналы для стимуляции были синтезированы в ходе подготовки к экспериментам с помощью программы Sound Forge 10 Pro («Sony», Япония).

Изменения в поведении роящихся *Cladotanytarsus* sp. в ответ на действие стимулов визуально регистрировали с двух взаимно перпендикулярных направлений. В качестве основных признаков реакций насекомых в рое были приняты два: стереотипность изменений в поведении насекомых при последовательном предъявлении трех однотипных тональных посылок и массовость таких изменений. Минимальный уровень стимуляции, при котором оба наблюдателя одновременно фиксировали поведенческие ответы насекомых на звук, определяли как порог реакций на конкретной частоте заполнения стимулов. В качестве контроля использовали данные видеорегистрации активности насекомых в рое. Видеокамеру «Panasonic NV-G5500» (Япония) располагали относительно роя таким образом, чтобы насекомые, подсвеченные заходящим солнцем, контрастно выделялись на фоне более темного леса или жилых строений (рис. 1). Плотность насекомых в рое и число особей, одновременно участвовавших в реакции на стимул, оценивали путем подсчета их числа на контрольных площадках в полях последовательных видеок кадров с последующим пересчетом общего числа особей по всей площади активной зоны.

Эксперименты проводили в вечернее время (19:20–20:20). Контроль освещенности, темпера-



Рис. 1. Фотография роя *Cladotanytarsus* sp. на фоне деревьев. Яркие точки – отдельные насекомые, составлявшие рой.

туры, влажности воздуха и уровня шума во время проведения экспериментов осуществляли многофункциональным измерителем «DT-8820» («СЕМ», Китай).

Температура воздуха во время экспериментов составляла 19–15 °С, освещенность в ходе опыта снижалась в среднем от 2000 до 800 лк, влажность варьировала в пределах 43–67%.

Одновременно с измерением поведенческих порогов фиксировали параметры шумов (в первую очередь, антропогенного происхождения) с помощью цифрового регистратора со встроенными микрофонами «ZOOM H2» («Zoom Corp.», Китай). Во время полета самолетов, близкого движения автотранспорта и порывов ветра эксперименты временно прекращали до наступления субъективной тишины. Уровень шума на открытом пространстве в норме составлял 32–36 дБ УЗД (уровень звукового давления, измеренный относительно $2 \cdot 10^{-5}$ Па).

При построении частотно-пороговых характеристик исходные данные корректировали с учетом калибровочных поправок, характеризующих частотную неравномерность излучателя. Соответствующая калибровка была проведена на открытом пространстве с помощью измерителя акустического давления «B&K 2235» в комплекте с микрофоном «B&K 4176» («Brüel & Kjær», Дания). Измерительный микрофон при этом был установлен на расстоянии 1,5 м от излучателя.

Помимо регистрации поведенческих ответов роящихся хирономид на звуковую стимуляцию проводили также измерения частоты взмахов крыльев самцов, отловленных в роях. Насекомых помещали в банку и записывали звуки их полета (шесть опытов, «ZOOM H2»). Затем строили спектры полученных записей и определяли среднюю частоту взмахов крыльями по значению первой спектральной гармоники (программа Sound Forge 10 Pro).

Результаты

Наблюдения за поведением *Cladotanytarsus* sp. в естественных условиях. Рои *Cladotanytarsus* sp. формировались на открытом пространстве, преимущественно в местах, освещенных вечерним солнцем. За счет отражений солнечных лучей от поверхности крыльев скопления этих насекомых контрастно выделялись на фоне более темной растительности (рис. 1). Число особей в отдельном рое варьировало от нескольких десятков до нескольких тысяч. Под воздействием порывов ветра рои распадались,

но через некоторое время собирались вновь. Восстановление роя после очередного распада могло происходить на расстоянии нескольких метров по горизонтали от места прежней локализации и без четкой привязки к каким-либо ориентирам. Из-за изменчивости положения роя на местности в экспериментах было использовано оборудование, которое можно было оперативно перемещать к очередному месту скопления насекомых.

По данным измерений спектра звука полета самцов *Cladotanytarsus* sp. частота биений крыльев этих насекомых варьировала в пределах 600–680 Гц (при 18 °С). Отловить в роях конспецифических самок для проведения аналогичных измерений не удалось.

По аналогии со спецификой акустического поведения комаров Culicidae и более крупных видов Chironomidae дальнейшие исследования реакций роев на звук были проведены с использованием акустических стимулов с частотой заполнения ниже частоты крыловых взмахов самцов, т.е. 100–600 Гц.

Реакции *Cladotanytarsus* sp. на акустическую стимуляцию. Во всех шести опытах в диапазоне частот стимуляции 260–320 Гц насекомые демонстрировали выраженный положительный фонотаксис: на фоне действия тональной посылки наблюдалось массовое движение в сторону акустического излучателя. При уровнях стимуляции, превышавших пороговое значение на 7 дБ или более, в целенаправленном движении к источнику стимулов одновременно участвовали несколько сотен особей.

Ответы хирономид на стимулы с частотой заполнения около 160 Гц (140–200 Гц) во всех опытах носили негативный характер (отрицательный фонотаксис), однако в зависимости от степени превышения стимулом порогового значения реакции насекомых различались. Стимуляция с околороговой амплитудой вызывала расширение роя и разлет насекомых к его периферии; при более высокой амплитуде (+12 дБ от порога и более) происходило смещение роя в пространстве за счет однонаправленного движения массы особей, или даже распад роя.

Направление вектора смещения роя при действии высокоамплитудных стимулов в частотном диапазоне 140–200 Гц зависело от ориентации диаграммы направленности акустического излучателя относительно положения вечернего солнца над горизонтом. При направлении диаграммы излучателя на рой перпендикулярно направлению солнечных лучей большинство насе-

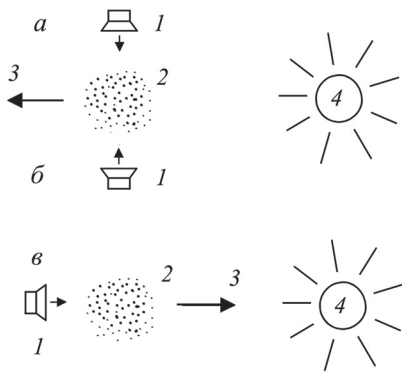


Рис. 2. Зависимость направления движения роя от ориентации акустического излучателя и положения солнца над горизонтом (диапазон частот стимуляции 140–200 Гц). Варианты стимуляции: *a* и *б* – распространение акустических волн в направлении, перпендикулярном лучам солнца; *в* – стимуляция, направленная на солнце. Условные обозначения: 1 – акустический излучатель, 2 – рой, 3 – направление движения роя на фоне стимуляции, 4 – солнце

комых в рое на фоне стимуляции начинали двигаться в направлении от солнца (рис. 2, *a*, *б*). В то же время ближайшие к излучателю экземпляры двигались в основном от излучателя. Если рой находился на линии излучатель – солнце, то насекомые из этого роя на фоне действия акустического стимула начинали двигаться в сторону от излучателя (рис. 2, *в*). В процессе тестирования роев в частотной области выраженных отрицательных реакций нам не удалось добиться изменения знака фонотаксиса путем варьирования амплитуды стимулов.

При акустической стимуляции с частотой заполнения 200–260 Гц наблюдался эффект «замедления», выраженный в существенном снижении скорости горизонтального полета большинства роящихся особей, т.е. насекомые как бы приостанавливались в воздухе на время действия тональной посылки.

В одном из опытов шум пролетавшего турбореактивного самолета явился непреднамеренным стимулом. На фоне действия акустической помехи (порядка нескольких минут) нижняя кромка роя, на котором до этого проводили наблюдения, опустилась непосредственно к уровню травяного покрова. Одновременно можно было наблюдать эффект замедления линейной скорости движения насекомых в рое. Такая картина роя не менялась на протяжении всего времени действия шума авиационных двигателей. При последующем анализе акустических записей, включавших этот эпизод, были определены интенсивность и спектр авиационного

шума: максимальная амплитуда 70 дБ УЗД при частоте первой спектральной гармоники 220 Гц. Три высшие гармоники в спектре шума занимали частотную полосу шириной 900 Гц.

Как было выяснено в последующих экспериментах, стимулы с частотой заполнения 360 Гц также вызывали у хирономид *Cladotanytarsus* sp. реакции замедления линейной скорости полета. Вероятно, такое замедление является характерной поведенческой реакцией роящихся насекомых при неопределенном типе фонотаксиса.

Частотно-пороговые графики (аудиограммы) были построены по всем типам реакций независимо от знака фонотаксиса, включая реакции, выраженные в замедлении полета. В целом пороги реакций, зарегистрированные в разных опытах, имели близкие значения на соответствующих частотах. Минимальные пороги наблюдались в области проявления положительного фонотаксиса, выраженного в движении насекомых к источнику акустического сигнала. В таких ситуациях из-за сокращения расстояния от излучателя до реагировавших насекомых мог возрастать субъективный уровень громкости стимула. Однако основная часть работы с роем заключалась в измерении порогов реакций, т.е. фиксации таких параметров стимулов, при которых вызванные изменения в характере полета насекомых становились заметными, но еще не приводили к существенной пространственной деформации роя.

На рис. 3 приведен частотно-пороговый график, построенный по результатам усреднения данных шести опытов. Можно предположить, что полученная зависимость отражает в первую

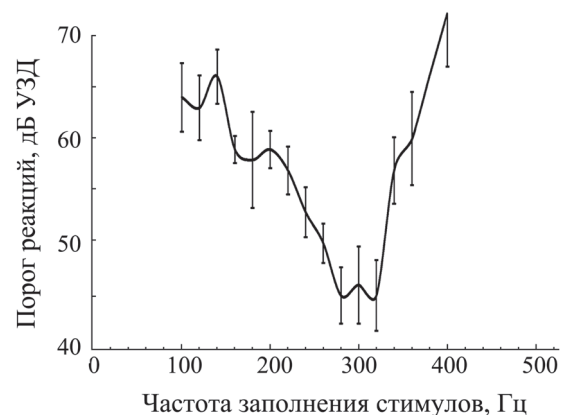


Рис. 3. Усредненная частотно-пороговая характеристика *Cladotanytarsus* sp. При частоте заполнения стимулов выше 400 Гц ответные реакции насекомых не наблюдались. Указаны величины стандартных отклонений (N = 6).

очередь свойства слуховой системы исследованного вида хирономид.

Обсуждение

Согласно современным представлениям, для акустического поведения комаров характерны две формы реакций: положительный фонотаксис, выраженность которого снижается при отклонении частоты стимула от основного порогового минимума в сторону больших или меньших значений (Römer, 1970; Апасов и др., 1986), и взаимная подстройка индивидуальных частот взмахов крыльями в пропорции 3:2 на конечных этапах сближения самца и самки (Cator et al., 2009). Из-за трудностей акустической регистрации звуков от отдельных особей в рое исследования взаимных перестроек комаров реализованы пока только в лаборатории и в условиях закрепленного полета.

В наших опытах самцы *Cladotanytarsus* sp. в пределах исследованного диапазона демонстрировали альтернативные формы реакций: положительный фонотаксис при одних частотах стимуляции (260–320 Гц) и отрицательный фонотаксис – при других (140–200 Гц). У самцов комаров до настоящего времени был известен только один тип фонотаксиса – положительный. В процессе исследования привлекательности акустических стимулов большинство исследователей либо регистрировали число особей, подлетевших к акустическому излучателю в период стимуляции (Апасов и др., 1986), либо проводили подсчет комаров, попавших в ловушку, расположенную рядом с излучателем (Ogawa, Sato, 1993; Hirabayashi, Nakamoto, 2001). Эти методы позволяли оценить степень аттрактантности тех или иных стимулов, но с их помощью нельзя было определить их репеллентность.

В нашей работе наблюдатели визуально и с помощью видеозаписи фиксировали все вызванные стимуляцией вариации в характере полета роящихся насекомых при условии массовости особей, затронутых такими изменениями. Менее формализованный подход позволил выделить четыре формы поведенческих реакций самцов *Cladotanytarsus* sp. на звук: положительный и отрицательный фонотаксис, согласованное смещение роящихся насекомых в пространстве и замедление их полета. В этой связи при интерпретации данных следует учитывать, что условие наблюдаемой однотипности реакций большого числа особей в рое неизбежно приводит к завышению оценки поведенческих порогов.

В процессе акустического тестирования роев нам не удалось добиться перехода от отрица-

тельного фонотаксиса к положительному путем варьирования только амплитуды стимулов. Это обстоятельство указывает на способность хирономид различать сигналы по спектральному составу. Физиологические предпосылки возможности такого анализа ранее обнаружены у представителей Chironomidae и Culicidae. В экспериментах со стимуляцией подопытных насекомых акустическими сигналами в контуре положительной обратной связи было показано, что многочисленные рецепторы джонстоновых органов этих насекомых настроены на разные частоты (Лапшин, 2013; Lapshin, Vorontsov, 2013). В этой связи естественно предположить, что сигналы с разным спектральным составом помимо положительного фонотаксиса могут вызывать у самцов комаров иные формы поведенческих ответов (например, по аналогии с изученным нами видом, реакции избегания).

Отрицательный фонотаксис *Cladotanytarsus* sp. предположительно является элементом их защитного поведения при нападении хищников. Выбор конкретного частотного диапазона реагирования определяется, скорее всего, не столько спектральным составом шума полета приближающегося крупного насекомого, сколько ограниченными возможностями антенного комплекса мелких насекомых воспринимать низкочастотные волны на фоне естественных шумов (рис. 4).

Наиболее простым маневром жертвы, снижающим вероятность ее гибели, является движение вбок от предполагаемой траектории полета хищника. Направление, с которого исходит опасность, можно определить, локализуя в пространстве источник низкочастотного шума, сопровождающего машущий полет крупного объекта. Массовый разлет хирономид от зоны

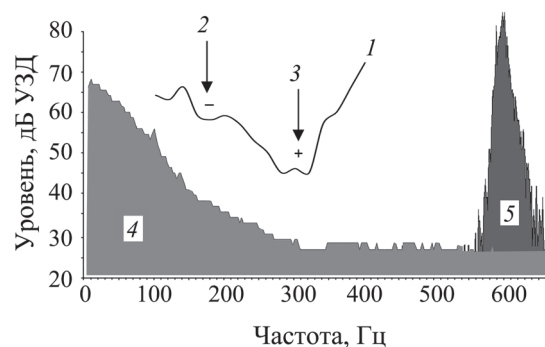


Рис. 4. Частотные соотношения между поведенческой аудиограммой (рис. 3), спектром атмосферных шумов и первой гармоникой звука полета самцов *Cladotanytarsus* sp.: 1 – усредненная частотно-пороговая кривая, 2 – область отрицательного фонотаксиса, 3 – область положительного фонотаксиса, 4 – спектр атмосферных шумов, 5 – спектр первой гармоники звука полета

наибольшей громкости внешне должен выглядеть как расширение части роя (раздувание роя звуком). Этот эффект действительно наблюдался в наших опытах.

В эффекте согласованного смещения хирономид в ответ на громкую акустическую стимуляцию (рис. 2) проявилась способность насекомых в рое двигаться с учетом одновременно двух ориентиров (солнце и источник акустического сигнала). Возможно, что стратегия выбора направления движения в условиях бокового подсвета солнечными лучами облегчает комарам стабилизацию роя как единого целого за счет визуальных связей между отдельными особями. В целом, в реакциях этих насекомых на акустические сигналы наблюдалось некоторое сходство со стайным поведением рыб при нападении хищников (Радаков, 1972). К этой же группе явлений можно отнести эффект снижения скорости роящихся *Cladotanytarsus* sp. на фоне акустической стимуляции: в условиях биологической неопределенности предъявляемых сигналов насекомые, тем не менее, находились в состоянии повышенной готовности к активному маневрированию.

Нельзя также исключить, что реакции избегания возникали у хирономид вследствие акти-

вазии механизма репродуктивной изоляции с симпатрическими видами. Однако данные о спектральных параметрах звуков полета представителей других насекомых, роящихся одновременно с *Cladotanytarsus* sp., пока отсутствуют.

Таким образом, на основании результатов акустического тестирования *Cladotanytarsus* sp. можно сделать три основных вывода:

1) самцы *Cladotanytarsus* sp. способны воспринимать низкочастотные акустические сигналы; минимальные пороги реакций самцов на звук (в среднем 45 дБ УЗД) зарегистрированы в диапазоне частот 280–320 Гц;

2) при изменении частоты заполнения тональных стимулов от 140 до 320 Гц знак фонотаксиса у самцов меняется от отрицательного к положительному;

3) частотную обусловленность поведенческих реакций *Cladotanytarsus* sp. можно объяснить способностью этих насекомых к спектральному анализу акустических сигналов.

Авторы выражают благодарность канд. биол. наук Елене Лукашевич (Палеонтологический институт РАН) и доктору Виктору Баранову (Leibniz Institute for Freshwater Ecology and Inland Fisheries) за определение таксономической принадлежности объектов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Апасов С.Г., Жантиев Р.Д., Тамирина Н.А., Федорова М.В. Акустическая ориентация самцов *Aedes diaantaeus* при спаривании // Паразитология. 1986. Т. 20. № 5. С. 351–355 [Apasov S.G., Zhantiev R.D., Tamarina N.A., Fedorova M.V. Akusticheskaya orientatsiya samtsov *Aedes diaantaeus* pri sparivanii // Parasitologia. 1986. T. 20. N 5. S. 351–355].
- Бертон Р. Чувства животных. М., 1972. 197 с. [Berton R. Chuvstva zhivotnykh. M., 1972. 197 s.].
- Жантиев Р.Д., Федорова М.В. Ультраструктура джонстонова органа *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) // Энтомологическое обозрение. 1999. Т. 78. № 2. С. 287–295 [Zhantiev R.D., Fedorova M.V. Ultrastruktura Dzhonstonova organa *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) // Entomologicheskoe obozrenie. 1999. T. 78. N 2. S. 287–295].
- Лапшин Д.Н. Восприятие акустических сигналов самцами комаров (Diptera, Chironomidae) в условиях имитации полета // Сенсорные системы. 2010. Т. 24. № 2. С. 141–150 [Lapshin D.N. Vospriyatie akusticheskikh signalov samtsami komarov (Diptera, Chironomidae) v usloviyakh imitatsii pol'eta // Sensornye sistemy. 2010. T. 24. N 2. S. 141–150].
- Лапшин Д.Н. Частотные характеристики слуховых рецепторов комаров-звонцов (Diptera, Chironomidae) // Сенсорные системы. 2013. Т. 27. № 1. С. 35–46 [Lapshin D.N. Chastotnye kharakteristiki slukhovyykh
- retseptorov komarov-zvontsov (Diptera, Chironomidae) // Sensornye sistemy. 2013. T. 27. № 1. S. 35–46].
- Лепендин Д.Ф. Акустика. М., 1978. 448 с. [Lependin D.F. Akustika. M., 1978. 448 s.].
- Радаков Д.В. Стайность рыб как экологическое явление. М., 1972. 174 с. [Radakov D.V. Stainost ryb kak ekologicheskoye yavlenie. M., 1972. 174 s.].
- Тамирина Н.А., Жантиев Р.Д., Федорова М.В. Частотные характеристики звуков полета и Джонстоновых органов симпатрических комаров рода *Aedes* (Culicidae) // Паразитология. 1980. Т. 14. № 5. С. 398–402 [Tamarina N.A., Zhantiev R.D., Fedorova M.V. Chastotnye kharakteristiki zvukov poleta i Dzhonstonovykh organov simpatricheskikh komarov roda *Aedes* (Culicidae) // Parasitologia. 1980. T. 14. N 5. S. 398–402].
- Федорова М.В., Азовский А.И. Репродуктивное поведение комаров (Diptera, Culicidae): динамика образования роев как пример самоорганизации // Вестн. Нижегородского университета. 2005. Сер. Биол. № 1. С. 206–212 [Fedorova M.V., Azovskiy A.I. Reproductivnoye povedenie komarov (Diptera, Culicidae): dinamika obrazovaniya roev kak primer samoorganizatsii // Vestn. Nizhegorodskogo universiteta. 2005. Ser. Biol. N 1. S. 206–212].
- Федорова М.В., Сербенюк С.А. Анализ изменчивости поведения роящихся самцов *Aedes communis* (Diptera,

- Culicidae) // Успехи современной биологии. 1999. Т. 119. № 3. С. 223–226 [Fedorova M.V., Serbenyuk S.A. Analisis izmenchivosti povedeniya roeniya samtsov *Aedes communis* (Diptera, Culicidae) // Uspekhi sovremennoj biologii. 1999. Т. 119. N 3. С. 223–226].
- Attanasi A., Cavagna A., Del Castello L., Giardina I., Melillo S., Parisi L., Pohl O., Rossaro B., Shen E., Silvestri E., Viale M. Collective behaviour without collective order in wild swarms of midges // PLOS. 2014. arXiv:1307.5631. P. 1–15.
- Avitabile D., Homer M., Champneys A.R., Jackson J.C., Robert D. Mathematical modelling of the active hearing process in mosquitoes // J. of The Royal Society Interface. 2010. Vol. 7. P. 105–122.
- Belton P. An analysis of direction finding in male mosquitoes / Analysis of insect behaviour (ed. L.B. Browne). Berlin, 1974. P. 139–148.
- Belton P. The structure and probable function of the internal cuticular parts of Johnston's organ in mosquitoes (*Aedes aegypti*) // Canadian J. of Zoology. 1989. Vol. 67. P. 2625–2632.
- Boo K.S., Richards A.G. Fine structure of the scolopidia in the Johnston's organ of male *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae) // Intern. J. of Insect Morphol. and Embryol. 1975. Vol. 4. P. 549–566.
- Cator L.J., Arthur B.J., Harrington L.C., Hoy R.R. Harmonic convergence in the love songs of the dengue vector mosquito // Science. 2009. Vol. 323. P. 1077–1079.
- Cator L.J., Arthur B.J., Ponlawat A., Harrington L.C. Behavioral observations and sound recordings of free-flight mating swarms of *Ae. aegypti* in Thailand // J. of Med. Entomol. 2011. Vol. 48. N 4. P. 941–961.
- Charlwood J.D., Jones M.D.R. Mating in the mosquito *Anopheles gambiae* s. l. II. Swarming behaviour // Physiological Entomology. 1980. Vol. 5. P. 315–320.
- Göpfert M.C., Briegel H., Robert D. Mosquito hearing: sound-induced antennal vibrations in male and female *Aedes aegypti* // Journal of Experimental Biology. 1999. Vol. 202. P. 2727–2738.
- Göpfert M.C., Robert D. Active auditory mechanics in mosquitoes // Proceedings of the Royal Society. 2001. Vol. 268. P. 333–339.
- Hirabayashi K., Nakamoto N. Field study on acoustic response of chironomid midges (Diptera: Chironomidae) around a hyper-Eutrophic lake in Japan // Annals of the Entomological Society of America. 2001. Vol. 94. N 1. P. 123–128.
- Lapshin D.N., Vorontsov D.D. Frequency tuning of individual auditory receptors in female mosquitoes (Diptera, Culicidae) // J. of Insect Physiol. 2013. Vol. 59. Is. 8. P. 828–839.
- Ogawa K., Sato H. Relationship between male acoustic response and female wingbeat frequency in a chironomid midge, *Chironomus yoshimatsui* (Diptera: Chironomidae) // Jap. J. of Sanitary Zool. 1993. Vol. 44. N 4. P. 355–360.
- Römer F. Einfluss von Temperatur und Alter auf die Flughöhe beim Schwärmen von *Chironomus plumosus* L. // Rev. Suisse de Zool. 1970. B. 77. S. 603–616.
- Roth L.M. A study of mosquito behaviour. An experimental laboratory study of the sexual behaviour of *Aedes aegypti* Linnaeus // Amer. Midland Naturalist. 1948. Vol. 40. P. 265–352.
- Tischner H., Schief A. Fluggeräusch und Schallwahrnehmung bei *Aedes aegypti* L. (Culicidae) // Zoologischer Anzeiger. 1955. Bd 18 (Suppl.). P. 453–460.
- Wishart G., Riordan D.F. Flight responses to various sounds by adult males of *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae) // Canadian Entomologist. 1959. Vol. 91. P. 181–191.

Поступила в редакцию / Received 14.10.2015
Принята к публикации / Accepted 11.09.2016

BEHAVIORAL RESPONSES OF SWARMING CHIRONOMIDS *CLADOTANYTARSUS* SP. (CHIRONOMIDAE, DIPTERA) TO ACOUSTIC STIMULATION

M.B. Adaev¹, V.D. Grinchenko², G.A. Gruzdev³, D.N. Lapshin⁴

The responses of small swarming midges *Cladotanytarsus* sp. (Chironomidae, Diptera) to acoustic stimulation were investigated in natural conditions. Behavioural phonotactic thresholds were established as a function of carrier frequency in the range 100–600 Hz. Sounds of 260–320 Hz caused the shift of the swarm to the source of stimulation (positive phonotaxis) while at 140–200 Hz the sign of phonotaxis was negative. Minimal thresholds (45 dB SPL on average) were recorded at 280–320 Hz. Frequency selectivity of chironomid behavioral responses can be explained by the ability to analyse the spectrum of sounds.

Key words: Chironomidae, *Cladotanytarsus*, midges, intraspecific communication, frequency tuning.

¹ Adaev Maxim Borisovich, Faculty of Biology, Moscow State University (maks100@yandex.ru); ² Grinchenko Varvara Dmitrievna, Faculty of Biology, Moscow State University (minolia@yandex.ru); ³ Gruzdev Gleb Andreevich, Faculty of Biology, Moscow State University (medicaster-gleb@mail.ru); ⁴ Lapshin Dmitry Nikolaevich, Institute for Information Transmission Problems, Russian Academy of Sciences (lapshin@iitp.ru).

УДК 593.773.1

НОВЫЙ ВИД ИЗ РОДА *DOLICHOPUS* LATR. (DIPTERA, DOLICHOPODIDAE) С САХАЛИНА И КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

О.П. Негрбов¹, О.В. Селиванова², О.О. Маслова³

Описан новый вид с Сахалина и Курильских островов, близкий к *Dolichopus setimanus* Smirnov, 1948. Для *Dolichopus setimanus* Smirnov, 1948 обозначен лектотип.

Ключевые слова: Dolichopodidae, *Dolichopus*, Сахалин, Курильские острова, новый вид.

Фауна рода *Dolichopus* России изучалась ведущими диптерологами нашей страны – А.А. Штакельбергом (1929, 1930) и Е.С. Смирновым (1948 а, б). К настоящему времени для России отмечены 179 видов из этого рода (Negrobov et al., 2013).

Среди материалов коллекций Зоологического института РАН и кафедры экологии и систематики беспозвоночных Воронежского государственного университета нами был обнаружен новый для науки вид, близкий к *Dolichopus setimanus* Smirnov, 1948. Эти два вида выделяются среди всех других видов рода наличием пучка длинных заднецентральных щетинок на передних голених.

Вид *Dolichopus setimanus* был описан из Приморья, известен также из Амурской обл., Хабаровского и Забайкальского краев (Selivanova et al., 2010). Указания этого вида для Курильских островов и Сахалина относятся к новому виду, описанному в данной работе.

Материал и методика

Изучены коллекции Зоологического института РАН, коллекции Зоологического музея Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, сборы сотрудников Биологического института ДВО РАН А.С. Лелея и С.Ю. Стороженко, а также студентов Воронежского государственного университета.

Результаты исследования

В первоописании *Dolichopus setimanus* среди синтипов указаны 5 самцов (Смирнов, 1948 б), в том числе: 1 ♂, Приморье, окрестности г. Владивосток, 27.VII 1937 (Филиппов) и 4 ♂, Приморье,

ст. Океанская, близ г. Владивосток, 12.VIII 1940 (Смирнов). В коллекции Зоологического музея МГУ найден только один синтип.

Выделяется лектотип *Dolichopus setimanus*: ♂, Приморье, ст. Океанская, близ Владивостока, 12.VIII 1940 (Смирнов). Обозначен здесь (pres. des.). Тип хранится в коллекции Зоологического музея МГУ (рис. 1–4).

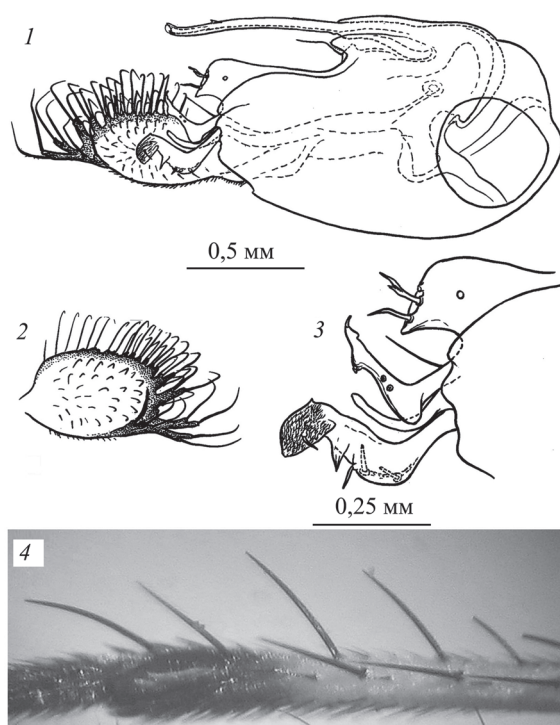


Рис. 1–4. *Dolichopus setimanus* Smirnov. Лектотип. 1 – гипопигий, латерально, 2 – церки, вентрально, 3 – вершина гипопигия, латерально, 4 – тибильный орган на вершине задних голених, дорсально

¹ Негрбов Олег Павлович – зав. кафедрой экологии и систематики беспозвоночных животных Воронежского государственного университета, докт. биол. наук, профессор (e-mail: negrobov@list.ru); ² Селиванова Ольга Владимировна – зав. лабораторией биоразнообразия Воронежского государственного университета, канд. биол. наук; ³ Маслова Ольга Олеговна – доцент кафедры биологии растений и животных Воронежского государственного педагогического института, канд. биол. наук.

Описание нового вида

***Dolichopus storozhenkoi* Negrobov, Selivanova et Maslova, sp.n.** (рис. 5–7).

Г о л о т и п: ♂, Сахалинская обл., о. Сахалин, 25 км юго-западнее г. Южно-Сахалинск, берег р. Лютога, 1. VIII 1982 (Шамшев).

П а р а т и п ы: 3 ♂, в том же месте, 2 ♂, о. Сахалин, 20 км южнее г. Южно-Сахалинск, окрестности с. Дачное, 25. VII 1982 (Шамшев); 1 ♂, о. Сахалин, с. Стародубское, 3. VIII 1991 (Благодеров); 2 ♂, о. Сахалин, окрестности г. Новоалександровск, 25. VII 1973 (Логвиновский); 2 ♂, о. Сахалин, 38 км восточнее г. Новоалександровск, 28. VII 1982 (Злобин); 1 ♂, Курильские о-ва, о. Кунашир, пос. Серноводск, 26. VIII 1973 (Каспарян); 1 ♂, Курильские о-ва, о. Кунашир, пос. Головино, дубовая роща, 27. IX 1968 (Городков); 2 ♂, Курильские о-ва, восточное побережье о. Шикотан, бухта Димитрова, 13. VIII 1998 (Лелей, Стороженко); 1 ♂, Kuriles, 2. VIII 1955 (Violovich).

Типы нового вида хранятся в коллекции Зоологического института РАН в Санкт-Петербурге, часть паратипов в коллекции Воронежского государственного университета.

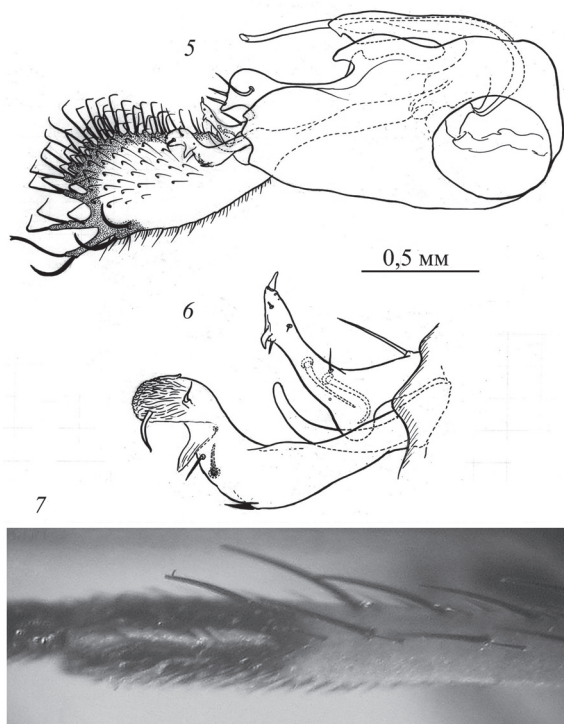


Рис. 5–7. *Dolichopus storozhenkoi* Negrobov, Selivanova et Maslova, sp.n. (5 – гипопигий, латерально, 6 – сурстили, латерально, 7 – тибиаальный орган на вершине задних голеней, дорсально)

По устному сообщению С.Ю. Стороженко, экземпляры нового вида были собраны в бухте Димитрова на восточном побережье о. Шикотан, растительность – хвойно-широколиственные леса, опушки, заросли бамбучника (*Sasa* sp.), отмечены морские выбросы, сложноцветные, злаки, одиночные кустики *Rosa rugosa* Thunb.

О п и с а н и е. Самец. Голова. Лицо серебристо-белое, не доходит до нижнего края глаз, его ширина в средней части меньше ширины 3-го членика усиков (0,6:0,9). Лоб зеленый, блестящий, по краям в серой пыльце. Усики черные, 1-й членик усиков снизу желтый, 3-й членик почковидный, с заостренной вершиной, его длина незначительно больше ширины, покрыт мелкими волосками. Отношение длины 3-го членика усика к его ширине и длине аристы составляет 1,1:0,9:3,0. Ариста с мелкими волосками, расположена немного ближе к основанию дорсальной поверхности 3-го членика. Хоботок темно-бурый. Пальпы желтые, с желтыми волосками и одной черной щетинкой. Постокулярные щетинки в верхней части черные, в нижней части головы желтовато-белые.

Грудь зеленая. Среднеспинка металлически блестящая, с бронзовым оттенком, плевры груди в серой пыльце. Проплевры с одной крепкой щетинкой и мелкими белыми волосками. Акростихальные щетинки длинные, расположены в два ряда. Щиток по краю с двумя крепкими черными щетинками, по бокам от них с двумя короткими черными и белыми волосками по краю щитка.

Ноги в большей части желтые, кроме черных 2–5 члеников передних и средних лапок, вершин первых члеников передних и средних лапок, всех члеников задних лапок и вершин задних голеней. Передние тазики у основания с внешней стороны с черным пятном. Большая часть средних и задних тазиков темно-бурая. Передние тазики со светлыми волосками, на вершине с черными щетинками. Членики лапок не утолщены и не расширены. Передние бедра снизу с длинными густыми белыми волосками, длина которых примерно равна половине ширины бедра. Передние голени с двумя переднедорсальными, двумя заднедорсальными, рядом очень коротких передневентральных щетинок и с пучком от 8 до 14 длинных черных задневентральных щетинок и волосков, длина которых больше диаметра голени, на вершине без длинной апиковентральной щетинки. Отношение длины передних голеней к длине члеников передних лапок (с 1-го по 5-й) составляет 5,5:3,1:1,3:1,2:0,7:0,6. Средние бедра с одной крепкой предвершинной щетинкой. Средние голени с четырьмя перед-

недорсальными, двумя заднедорсальными и одной переднедорсальной щетинками; 1-й членик средних лапок без крепкой щетинки, с вентральной стороны с несколькими мелкими щетинками. Отношение длины средних голеней к длине члеников средних лапок (с 1-го по 5-й) составляет 7,8:4,3:2,3:1,5:1,1:1,1. Задние бедра с внешней стороны с одной крепкой предвершинной щетинкой, с заднедорсальной стороны с длинными желтыми волосками, длина которых равна примерно половине ширины бедра. Задние голени едва утолщены, с четырьмя переднедорсальными, четырьмя заднедорсальными щетинками, у вершины с одной дорсальной щетинкой, с вентральной стороны с короткими щетинками, на вершине с длинной дорсальной щелью (тибиальным органом), длина которой более чем в 2,5 раза больше диаметра голени. Тиббиальный орган с рядом длинных желтых волосков, расположен параллельно голени, лишь на вершине едва изогнут, его длина более чем в 2,5–3 раза превышает диаметр голени; 1-й членик задних лапок с 3–4 крепкими щетинками с дорсальной и внешней стороны. Отношение длины задних голеней к длине члеников задних лапок (с 1-го по 5-й) составляет 8,0:4,0:3,7:2,1:1,4:1,0.

Крылья едва затемнены. На костальной жилке у основания расположены одна или две крепкие черные щетинки, удлинненно-овальная стигма хорошо развита. Длина стигмы примерно в два раза больше ее ширины; R_{4+5} и M_{1+2} у вершины едва сходящиеся; M_{1+2} в вершинной части слабо изогнутая, без рудиментарной M_2 . Отношение длины отрезка костальной жилки между R_{2+3} и R_{4+5} и отрезком той же жилки между R_{4+5} и M_{1+2} составляет 2,3:0,9. Вершинный отрезок M_{3+4} длиннее задней поперечной жилки (3,2:1,8). Анальная лопасть небольшая, анальный угол тупой. Закрыловые чешуйки желтые с черными волосками, среди которых имеются

несколько желтых волосков. Жужжальца желтые.

Брюшко зеленое блестящее с бронзовым полосами по заднему краю тергитов, с черными волосками, по бокам в серой пыльце. Эпандрий овальный. Апиковентральные сурстилы желтые широкие, с дорсальной стороны с заостренной вершиной, их длина едва больше ширины. Церки белые удлинненно-овальные, по краям с темной каймой, на вершине с серповидными щетинками.

С а м к а неизвестна. Длина тела 4,4–4,8 мм, длина крыла 4,5–4,9 мм.

Э т и м о л о г и я. Вид назван в честь известного сотрудника лаборатории энтомологии Биолого-почвенного института ДВО РАН Сергея Юрьевича Стороженко, собравшего этот вид на Курильских островах.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. Новый вид по определительной таблице Негрובה с соавторами (Negrobov et al., 2005) помещен вместе с видом *Dolichopus setimanus* Smirnov, от которого отличается следующими признаками:

– Задние голени утолщенные. Церки овальные. Тиббиальный орган расположен параллельно задней голени, длинный, длина тиббиального органа более чем в 2,5 раза превышает диаметр задних голеней *Dolichopus storozhenkoi*, sp.n.

– Задние голени не утолщенные. Церки почти круглые. Тиббиальный орган расположен под углом к поверхности задней голени косо, короткий, длина тиббиального органа едва больше диаметра задних голеней *Dolichopus setimanus* Smirnov.

Авторы выражают благодарность за предоставленные материалы сотрудникам отделения диптерологии лаборатории энтомологии Зоологического института РАН, сотруднику Зоологического музея МГУ А.Л. Озерову и энтомологу Биолого-почвенного института ДВО РАН С.Ю. Стороженко.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 14-04-00264).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ
[REFERENCES]

Смирнов Е.С. Мат-лы к фауне *Dolichopus* Latr. Дальнего Востока // I. Науч.-метод. записки Главного управления по заповедникам. Вып. II. М., 1948а. С. 223–229 [Smirnov E.S. Mat-ly k faune *Dolichopus* Latr. Dal'nego Vostoka // I. Nauch.-metod. zapiski Glavnogo upravleniya po zapovednikam. Vyp. II. М., 1948а. S. 223–229].

Смирнов Е.С. Материалы к фауне *Dolichopus* Latr. Дальнего Востока // Науч.-метод. записки Главного управления по заповедникам. Вып. II. М., 1948б. С. 230–241 [Smirnov E.S. 1948 b. Mat-ly po faune *Dolichopus* Latr. Dal'nego Vostoka // II. Nauch.-metod. zapiski Glavnogo upravleniya po zapovednikam. Vyp. II. М., 1948б. S. 230–241].

Negrobov O.P., Radionova S.Ju., Maslova O.O., Selivanova O.V. Key to the males of the Palearctic species of the genus *Dolichopus* Latr. (Diptera, Dolichopodidae) // Int. J. Dipterol. Res. 2005. Vol. 16. N 2. P. 133–146.

Negrobov O.P., Selivanova O.V., Maslova O.O., Chursina M.A. Check-list of predatory flies of the family Dolichopodidae (Diptera) in the fauna of Russia // Grichanov I.Ya., Negrobov O.P. (Editors). Fauna and taxonomy of Dolichopodidae (Diptera). Collection of papers. SPb., 2013. P. 47–93.

Selivanova O.V., Negrobov O.P., Maslova O.O. New data on fauna and morphology *Dolichopus setimanus* Smirnov (Dolichopodidae, Diptera) // Int. J. Dipterol. Res. 2010. Vol. 21. N 3. P. 233–234.

Stackelberg A.A. 1929. Dolichopodidae-Studien // 2. Neue

wenig bekannte *Dolichopus* Arten aus Ost-Sibirien // Zool. Anzeiger. Bd 84, N 7/8. S.169–160.

Stackelberg A.A. 1930. Dolichopodidae // E. Lindner. Fliegen der Palaearktischen Region Dolichopodidae. Bd 29. Lieferung 51. 64 S.

Поступила в редакцию / Received 24.02.2016
Принята к публикации / Accepted 11.09.2016

NEW SPECIES OF THE GENUS *DOLICHOPUS* LATR. (DIPTERA, DOLICHOPODIDAE) FROM SAKHALIN AND KURIL ISLANDS

O.P. Negrobov¹, O.V. Selivanova², O.O. Maslova³

New species *Dolichopus storozhenkoi* Negrobov, Selivanova et Maslova, sp.n., from Sakhalin and Kuril Island is described. The new species is close to *Dolichopus setimanus* Smirnov, 1948, from which differs with thickened hind tibia, another form cerci and the structure of apical part of the hind tibia. Lectotype for the species *Dolichopus setimanus* Smirnov was designated.

Key words: Dolichopodidae, *Dolichopus*, Sakhalin, Kuril Island, new species.

Acknowledgement. The work was supported by the grant from the Russian Foundation for Basic Research (no. 14-04-00264a).

¹ Negrobov Oleg Pavlovich, department of ecology and systematics of invertebrates of Voronezh State University (negrobov@list.ru); ² Selivanova Olga Vladimirovna, biodiversity laboratory of the Voronezh State University; ³ Maslova Olga Olegovna, department of plant biology and animals Voronezh State Pedagogical Institute.

УДК 581.332

МОРФОЛОГИЯ И УЛЬТРАСКУЛЬПТУРА СПОР ХВОЩЕЙ (*EQUISETUM*)

Н.С. Лазарева, С.В. Полевава, В.М. Леунова

Изучена морфология и ультраструктура спор 18 таксонов хвощей (*Equisetum*) методами световой и сканирующей электронной микроскопии. Приведены метрические характеристики и микрографии изученных спор. Отмечены принципиальное сходство спор разных видов и изменчивость их размеров у различных образцов для видов с широким ареалом. Даны рекомендации по интерпретации спор хвощей при их массовой встречаемости в спорово-пыльцевых спектрах.

Ключевые слова: *Equisetum*, споры, ультраструктура спородермы.

Род *Equisetum* L. s.l. (хвощ) – единственный доживший до наших дней представитель древнего класса Equisetophyta (согласно Кронквисту и др. (1966)), история которого восходит к позднему девону (Truon A. F., Lugardon B., 1991). Несмотря на малое число видов, имеющих сходную морфологию и анатомию, род очень широко распространен как географически, так и в плане разнообразия экологических условий. Виды рода произрастают на всех континентах Земли, кроме Австралии и Антарктиды, где они известны из четвертичных отложений, а два современных австралийских вида – результат инвазии из Евразии, произошедшей в XX в. (Скворцов В.Э., 2008). Наибольшее разнообразие хвощей сосредоточено в умеренной полосе северного полушария. Работы, обобщающие экологические предпочтения видов рода, вероятно, не проводились, но наблюдения по отдельным видам показывают, что, хотя хвощи произрастают почти везде, чаще они предпочитают нарушенные и переувлажненные местообитания. Многие виды являются пионерами сукцессий, но проигрывают в конкуренции в сформированных сообществах (Husby C., 2013). Система ризомов, связывающая клон, обеспечивает растения водой и минеральными веществами, которые иногда приходится добывать со значительной глубины (корневища залегают на глубине до 4 м), что позволяет хвощам обитать на самых различных субстратах, в том числе высыхающих сверху, и защищает от таких неблагоприятных явлений, как засухи или пожары (Hauke R. L., 1963).

Род традиционно делится на два подрода – subgen. *Equisetum* и subgen. *Hippohaete* (Hauke R. L.,

1963, 1978), отличающихся устьицами (поверхностными или погруженными, соответственно). Устьица выбраны как диагностический признак потому, что их строение у хвощей очень сложное и уникальное по сравнению с другими группами сосудистых растений (Dayanandan P., 1977). Со строением устьиц коррелируют некоторые другие черты морфологии. Стебли представителей подрода *Equisetum*, как правило, однолетние, более или менее мягкие, регулярно ветвящиеся. У четырех из представителей подрода наблюдается диморфизм побегов – спороносные побеги, в отличие от вегетативных, бесхлорофилльные и неветвящиеся. У подрода *Hippohaete* стебли в большинстве случаев жесткие, долгоживущие, неветвящиеся или нерегулярно ветвящиеся (Hauke R. L., 1963, 1969). Хромосомное число (108) у всех видов рода одинаково, но в подрode *Hippohaete* хромосомы крупнее (Hauke R. L., 1978). Современные молекулярные данные в основном согласуются с морфологическими, но имеются некоторые исключения. Так, *Equisetum bogotense* Kunth, считавшийся типичным представителем подрода *Equisetum*, оказался то ли в основании рода, то ли сестринской группой к подроду *Hippohaete* (Des Marais D.L. и др., 2003, Guillon J.-M. 2004, 2007). Кроме того, *Equisetum giganteum* L., который долгое время располагался в основании всего рода *Equisetum*, по молекулярным данным помещен в подрод *Hippohaete* (Des Marais D.L. и др., 2003, Guillon J.-M. 2004, 2007). Хвощи подрода *Equisetum* распространены в умеренной и арктической зонах Северного полушария, а подрод *Hippohaete* распространен в тропиках и субтропиках, за исключением двух видов.

¹Лазарева Надежда Сергеевна – мл. науч. сотр. ботанического сада МГУ имени М.В. Ломоносова (azuretit@yandex.ru); ²Полевава Светлана Вячеславовна – науч. сотр. кафедры высших растений биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (svetlanapolevova@mail.ru); ³Леунова Валентина Михайловна – сотр. биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (svetlanapolevova@mail.ru).

Хотя в различных источниках число видов рода сильно варьирует (от 15 до примерно 60), общепризнанными можно считать всего 15–20 (в сводке Hassler M., Swale B. (2002) указаны 16 видов и 19 гибридов, в The Plant List (2013) – 17 видов и 7 гибридов). В данной работе проанализированы споры 18 таксонов хвощей (15 видов и 3 подвида), 10 из которых относятся к подроду *Equisetum*, а 8 – к подроду *Hippochaete*.

Палиноморфология

Ацетоллизированные споры хвощей описываются во всех руководствах как алетные, сфероидальные. Во всех пособиях споры хвощей определяются по характерному растрескиванию, однако попыток проанализировать детали строения этих спор не сделано (Chester P.I., Raine J.I. 2001, Demske и др. 2013). А.Е. Бобров с соавторами (1983) отмечали в препаратах *E. fluviatile* L. преобладание растрескавшихся спор, а в препаратах *E. scirpoides* Michx. из Гренландии – большое количество деформированных спор, как и в препаратах *E. variegatum* Schleich. ex F. Weber et D. Mohr с Полярного Урала. В ряде работ обсуждается скульптура поверхности необработанных спор. При этом описываются элатеры и скульптура спородермы под элатерами (Tryon A. F., Lugardon B., 1991; Ferrarini E. и др. 1986). Ультраструктура спор, сперматозоидов и природа элатер отдельных видов хвощей изучались в целях определения общих признаков и переходных форм к другим группам Pteridophytes, как современным, так и ископаемым (Tryon A. F., Lugardon B., 1991; Kedves M, Pardutz A., 1998; Renzaglia K.S., Garbary D.J., 2001). При изучении спор хвощей (ультратонкого строения их оболочек) установлено, что они являются поровыми (Tryon A.F., Lugardon B., 1991; Rincón-Barón E.J. и др., 2001, 2013). В эволюционном плане пора развилась из трилетней апертуры путем редукции, т.е. уменьшения линейных размеров апертуры и изменения внутреннего строения (Grauvogel-Stamm L., Lugardon B., 2010). Немногочисленные работы по изучению спорогенеза и формирования спородермы демонстрируют сходство этих процессов у представителей самых отдаленных видов рода (Tryon A.F., Lugardon B., 1991; Rincón-Barón E.J. et al., 2013; Lehmann H. et al., 1984; Uehara K., Kurita S., 1989). В задачи этих ультратонких исследований не входило выявление видо- или родо-специфических признаков. Несмотря на то что значимых морфологических признаков практически не выявлено, существует потребность содержательно интерпретировать находки спор

хвощей в спорово-пыльцевых спектрах разного происхождения.

Цель данного исследования – обзор обширного и разнообразного материала по спорам современных видов хвощей.

Материалы и методы

Споры исследованных видов отбирали с надежностью определенных образцов, хранящихся в гербариях биологического факультета МГУ и БИН РАН.

Список исследованных хвощей:

1. *Equisetum arvense* L. 143. Саратовская обл., Татищевский р-н, 1 км западнее с. Большая Фёдоровка, старый луг в долине р. Большой Калышлей. 25.V 2008, А. Киреев.

2. *Equisetum bogotense* Kunth 7811. Depart. Amazones, Prov. Bongave. Loc. Abundant in forest clearing seepage. Hills WN (310–320°) of fomacocha. 2300–2700 m. 19.VI 1962.

3. *Equisetum boreale* Bong. 7579. (*E. arvense* ssp. *boreale* (Bong.) Tolm.). Южный берег о. Сибирякова, песчаный береговой склон р. Преображенская (Лагерная). 01.VIII 1989, Т. Бугаевская, В. Куваев.

4. *Equisetum californicum* (Milde) G.N. Jones 7812. (*E. hyemale* L. var. *californicum* Milde), Lat: 64.55 Lon: 1480.20 W. America, Alaska, р-н г. Фернбенкс, долина р. Танака, ивовые заросли. 25.VIII 2009, И. Красноборов, И. Коротатинский.

5. *Equisetum debile* Roxb. ex Vaucher 7102. Китай, провинция Юннань, определил Гхиу Эй-Мин.

6. *Equisetum diffusum* D. Don 7572. Northern Vietnam, Lao Cai Prov., Sa Pa Distr., Subnobs of Sa la fown. Ruderal, on the roadside. Nuraliev M.S. № 232. 28.XI 2010. MW.

7. *Equisetum giganteum* L. 7869. Rio-Janeiro 1904. Glesion. *Equisetum giganteum* L. Боливия. 1926, С. Юзепчук.

8. *Equisetum fluviatile* L. 7544. дер. Белое Плёсо. В воде. 29.VII 1926. В. Говорухин. MW.

9. *Equisetum hyemale* L. 7810. Рязанская обл., Касимовский р-н, близ дер. Свищево. Между реками Унжа и Ксенжа. Молодая дубрава. 23.VII 1969. В. Филин, И. Губанов. 7545 *Equisetum hyemale* L. Вологодская обл. Кирилловский р-н, в 7–9 км. к югу от дер. Топорня. Южная часть заказника Сокольский бор. Сосновый лес с березой. 3.VIII 1994, Н. Шведчикова. MW. *Equisetum hyemale* L. Санкт-Петербург, заказник Комарово. 26. VI 2014.

10. *Equisetum komarovii* Pjin ex Kom. (*Equisetum hyemale* L. ssp. *affine* (Engelm.) Calder et Roy L. Taylor) Камчатка. Березина. Вдоль дороги от пос. Козыревское до лесоучастка (4–5 км от поселка) 14. VI 1961, Л. Полякова.

11. *Equisetum laevigatum* A. Braun 7809. Fremont CO. Haines farm, ca 9 miles W of riverton on US HWY 26. Canal bank of edge of water. 13.VI 1985. June Haines.

12. *Equisetum palustre* L. 7546. Мурманская обл., Кандалакшский р-н, окрестности с. Ковда. Обочина дороги. 20.VII 1990. Д. Соколов. MW.

13. *Equisetum pratense* Ehrh. 7556. *Equisetum pratense* Ehrh. Срежняя долина, А. Хохряков.

14. *Equisetum ramosissimum* Desf. О. Кипр, Г. Полис, между городом и морем, цитрусовые плантации вдоль р. Сатвиос-Тис-Псокас. Край дороги. А. Серегин, И. Привалова. 20.V 2005.

15. *Equisetum scirpoides* Michx. 7547. Коми. Восток. Большеземельская тундра. Окрестности г. Воркута. По верхнему краю долины р. Безымянка, в пятнистой ивнячково-кустарничково-мохово-лишайниковой тундре. На пятнах и по их краю. 21.VII 1984. В. Морозов. MW.

16. *Equisetum sylvaticum* L. 7800. Владимирская обл., Гороховецкий р-н, Близ с. Миркино. У ручья, в овраге. 23.V 1971. В. Тихомиров, К. Октябрева, В. Новиков.

17. *Equisetum telmateia* Ehrh. Литва, Варенский р-н, дер. Пувочай, ольшаник на берегу ручья у склона коренного берега р. Меркис. 15. V 1982. В. Филин.

18. *Equisetum variegatum* Schleich. 7101. Вологодская обл., Кирилловский р-н, Национальный парк Русский север, окрестности дер. Коварзино. Песчано-гравийный карьер, обильно. 22.VII 2005, Н. Шведчикова.

Для световой микроскопии (СМ) образцы были подвергнуты ацетолизной обработке по стандартной методике (Hesse M. и др. 2009). Для изучения и измерения спор использовали световой микроскоп «Nikon Eclipse Ci» в глицерин-желатиновых препаратах. Каждый из шести метрических признаков измеряли в десяти повторностях. Для описания спор использовали терминологию, предложенную в работе А.Е. Боброва и др. (1983).

Для сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) из высушенных стробилов отбирали споры и без специальной обработки наклеивали на покрытые лаком металлические столики. Столики с образцами напыляли золотом, изучали и фотографировали с помощью микроскопов «JSM-6380LA» и «Camscan-S2» при ускоряющем напряжении 30 кВ в межкафедральной лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ.

В таблице указаны средние (в скобках минимальные и максимальные) значения морфоме-

трических признаков для исследованных видов. Морфометрические и описательные признаки проанализированы методами многомерной статистики с помощью программы PAST версия 2.09 (Hammer Ø. и др., 2001).

Результаты СМ

Общее описание. Споры однопоровые (однако пора часто не видна), сфероидальные, реже немного сплюснутые. Очертания во всех направлениях округлые. Если пора видна, то она небольшая, округлая, реже продолговатая, часто более или менее вдавленная (рис. 1, 3, 13, 16). Пора окружена нешироким ободком. Ацетолизированные споры теряют элатеры и обычно характерным образом растрескиваются. Щель растрескивания ровная, редко немного волнистая, делит спору на две правильные полусферы, но степень растрескивания разная, поэтому щель может быть как больше, так и меньше радиуса споры. Часто размер щели сильно варьирует даже в одном препарате.

Спородерма однослойная или двухслойная, состоит из внутреннего слоя (экзоспория) и наружного (периспория). Тонкий периспорий то свободно покрывает экзоспорий, то довольно плотно облегает спору; иногда он представлен только отдельными тонкими гладкими лоскутами; иногда периспорий не выявляется и тогда спородерма выглядит однослойной. Периспорий образует то более, то менее обширные полости, которые сильно различаются у разных спор в пределах одного препарата. Поверхность периспория обычно с волнистыми (то длинными, то короткими) складками или морщинками, часто усыпана гранулами. Гранулы то редкие и крупные, то многочисленные, но мелкие. Текстура вся неясно-пятнистая или местами пятнистая.

Анализ изменчивости спор (СМ)

Метрические признаки спор хвощей слабо отличаются по средним значениям (диаметр спор), или совсем не отличаются (толщина экзоспория, диаметр поры и ободка поры). Некоторые признаки (периспорий, щель растрескивания) сильно изменчивы и не у всех спор в препарате представлены. Наиболее надежно можно распределить виды на группы по диаметру спор (рис. 2). Наименьший диаметр имеют споры *E. boreale*, *E. palustre* и *E. scirpoides* (в среднем 31–33 мкм), но у единичных спор эти значения могут достигать 36 мкм. Однако отдельные споры *E. fluviatile* могут иметь всего 30,5 мкм в диаметре при средних размерах 38,0 мкм. Средние значения диаметра спор остальных видов значительно перекрываются, но могут

Морфометрия спор хвощей *Equisetum* (в скобках указаны минимальные и максимальные значения)

Вид	Диаметр спор, мкм	Экзоспорий, мкм	Периспорий, мкм	Диаметр поры, мкм	Диаметр ободка, мкм	Половина щели растрескивания, мкм
<i>E. arvense</i> (1)	50,1 (45,2–55,0)	0,95 (0,89–1,0)	–	–	–	29 (28,4–29,5)
<i>E. bogotense</i> (1)	40,6 (36,5–47,6)	0,89 (0,63–1,14)	4,6 (2,9–6,4)	2,4 (1,7–3,3)	7,1 (5,0–9,1)	23,4 (16,7–36,1)
<i>E. boreale</i> (1)	31,3 (28,2–33,7)	1,21 (0,8–1,56)	3,36 (2,3–5,4)	–	8,5 (6,2–10,8)	19,2 (17,4–21,0)
<i>E. californicum</i> (2)	45,7 (44,0–53,1)	1 (0,91–1,17)	6,3 (3,3–8,6)	–	–	33,6 (30,0–36,8)
<i>E. diffusum</i> (1)	36 32,5(–38,6)	1,18 (0,89–1,58)	3,3 (2,6–4,1)	–	11,1 (7,9–13,1)	31,2 (28,0–34,0)
<i>E. fluviatile</i> (1)	38 (30,5–43,2)	1,52 (0,99–2,12)	–	–	–	22,5 (16,0–43,2)
<i>E. giganteum</i> (2)	50,3 (45,8–63,6)	1,15 (0,9–1,69)	1,28 (2,0–1,6)	3,85 (3,1–4,6)	9,8 (9,0–11,6)	–
<i>E. hyemale</i> (2)	37,7 (35,1–39,8)	0,95 (0,71–1,21)	4 (3,1–5,8)	1,95 (1,3–3,2)	6,5 (4,3–9,9)	23,7 (19,9–29,4)
<i>E. laevigatum</i> (2)	43,6 (38,2–50,6)	1,27 (0,71–1,72)	7 (5,2–6,7)	3,2 (2,8–4,1)	10,9 (8,0–13,1)	–
<i>E. palustre</i> (1)	32,6 (31,0–34,1)	1,57 (1,13–2,0)	0,95 (0,43–1,4)	–	–	–
<i>E. pretense</i> (1)	43,3 (40,9–48,4)	1,81 (1,5–2,2)	1,17 (0,9–1,7)	–	–	27 (17,9–30,6)
<i>E. ramosissimum</i> (2)	51 (44,7–59,9)	0,9 (0,57–1,1)	–	–	–	29 (28,4–29,5)
<i>E. scirpoides</i> (2)	32,9 (31,2–36,5)	1,22 (1,0–1,56)	1,13 (0,7–2,0)	–	10,9 (9,3–12,3)	–
<i>E. sylvaticum</i> (1)	40,2 (37,5–47,5)	1,04 (0,8–1,27)	4,1 (2,9–5,0)	–	7,6 (6,1–8,4)	26,5 (21,0–36,8)
<i>E. telmateia</i> (1)	48 (39,6–54,3)	1,78 (1,27–2,2)	–	–	–	39,3 (32,1–45,5)
<i>E. variegatum</i> (2)	54,2 (48,9–62,6)	1,39 (1,0–1,93)	4,6 (3,6–5,3)	–	5,1	33,5 (27,7–39,9)

П р и м е ч а н и я: (1) – группа *Equisetum*, (2) – группа *Hippochaete*, по Guillon J.-M., 2004 и Hassler M., Swale B., 2001, 2002)

быть условно разделены на две группы: споры средних размеров (36–43 мкм) и крупные споры (44–54 мкм). Споры средних размеров характерны для следующих видов: *E. diffusum*, *E. hyemale*, *E. fluviatile*, *E. sylvaticum*, *E. bogotense*, *E. pratense*. Особенно крупные споры у видов: *E. laevigatum*, *E. californicum*, *E. telmateia*, *E. arvense*, *E. giganteum*, *E. ramosissimum* и *E. variegatum*. Можно заметить закономерность в диапазоне изменчивости размеров спор. Некоторые виды (*E. boreale*, *E. palustre*,

E. scirpoides, *E. diffusum*, *E. hyemale*) имеют небольшие споры, разница крайних значений для каждого из этих видов составляет от 3 до 6 мкм. У остальных видов размеры варьируют сильнее – от 7 до 18 мкм.

По степени выраженности поры виды хвощей делятся на три группы. У *E. bogotense*, *E. hyemale*, *E. laevigatum* и *E. giganteum* пора хорошо видна и имеет четкий ободок. В исследованных образцах *E. arvense*, *E. californicum*, *E. fluviatile*, *E. palustre*,

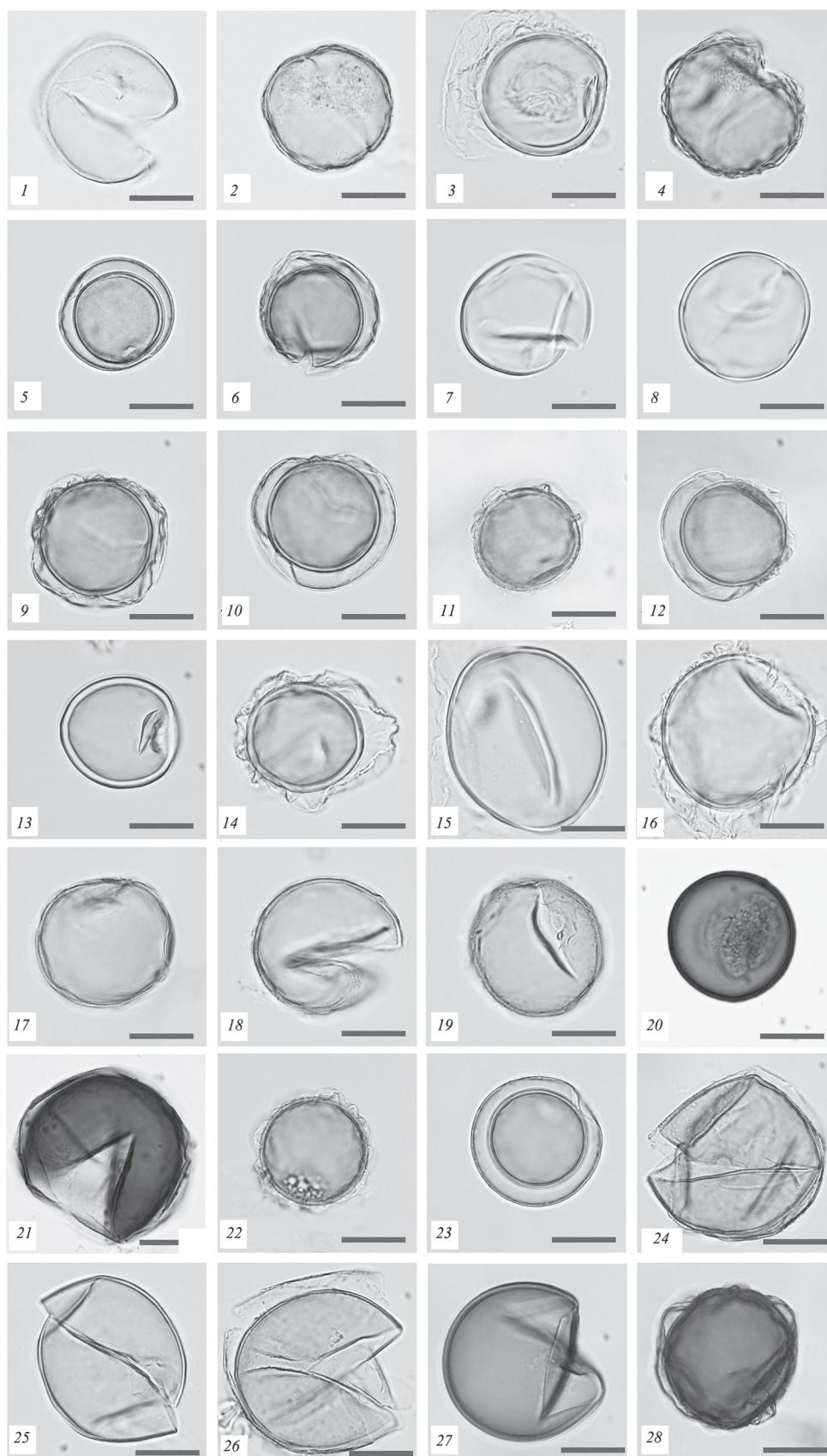


Рис. 1. Морфология спор Equisetum (СМ). Все споры сняты при одинаковом увеличении, с объективом $\times 40$: 1, 2 – *E. arvense*; 3, 4 – *E. bogotense*; 5, 6 – *E. boreale*; 7, 8 – *E. californicum*; 9, 10 – *E. diffusum*; 11, 12 – *E. fluviatile*; 13, 14 – *E. hyemale*; 15, 16 – *E. laevigatum*; 17, 18, 19 – *E. pretense*; 20, 21 – *E. ramosissimum*; 22, 23 – *E. scirpoides*; 24, 25, 26 – *E. sylvaticum*; 27, 28 – *E. variegatum* (длина масштабного отрезка 20 мкм)

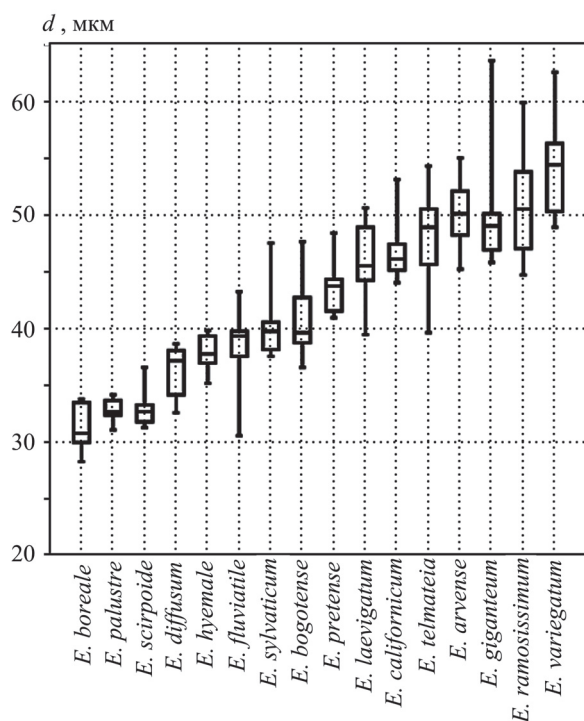


Рис. 2. Индивидуальная изменчивость диаметра спор, исследованных видов хвощей (по вертикальной оси показаны средние значения, стандартные отклонения, минимальные и максимальные значения, по горизонтальной оси указаны названия видов)

E. pratense, *E. ramosissimum* пора не выявляется. У части видов (*E. boreale*, *E. diffusum*, *E. scirpoides*, *E. sylvaticum* и *E. variegatum*) можно обнаружить плохо различимый ободок поры, а отверстия поры не видно. Заметная пора встречается обычно у спор, имеющих заметный периспорий. Однако у *E. californicum* периспорий хорошо развит, а пора не видна.

Как правило, споры хвощей характерным образом растрескиваются, но в препаратах *E. laevigatum*, *E. palustre*, *E. scirpoides* и *E. giganteum* не удалось найти ни одной треснувшей споры.

СЭМ, общее описание (рис. 3, 4, 5)

Скульптура сглажено-волнистая или морщинистая, бугорчато-гранулярная. Гранулы округлые, четко делятся на два размерных класса: крупные (около 1 мкм в диаметре) и мелкие, значительно варьирующие по размерам (0,3–0,6 мкм в диаметре). Крупные гранулы с мелко-бугорчатой поверхностью, гладкие или с ямками. Поверхность крупных гранул и пространство между ними часто покрывают густо расположенные бугорки (диаметр около 0,1 мкм), нередко слипшиеся в конгломераты. Крупные гранулы встречаются группами на поверхности спор и на элатерах. Бугорки и мелкие гранулы то более, то менее густо покрывают всю

поверхность спор, гранул и элатер. Поверхность под крупными гранулами то волнистая, то почти гладкая, то с маленькими морщинками. Морщинки часто приурочены к периметру споры, повторяя направление отслаивания элатер. В местах отслаивания расширенных концов элатер морщинок нет. Морщинки то короткие и прямые, то извилистые и ветвящиеся. Между спорой и ее отслаивающимися элатерами, а также на поверхности элатер может встречаться третья группа гранул. Это особенно крупные гранулы, отличающиеся не только своими размерами, но и правильной формой. Такие гранулы имеют мелко морщинистую поверхность, которая повторяет в миниатюре поверхность спор. Возможно, эта группа редко встречается потому, что легче всего теряется при любых манипуляциях со спорами.

У каждой споры четыре элатера. Лопатовидные расширения концов элатер раскручиваются и отслаиваются спиралевидно на двух противоположных полюсах споры. Поверхность элатер то рельефно, то сглажено струйчатая, на лопатовидных расширениях концов элатер сглаженная бугорчатая, ямчатая или струйчатая. Струи расположены косо вдоль элатер (рис. 4, 9 и 12).

Анализ многообразия ультраструктуры поверхности спор под элатерами (СЭМ)

По ультраструктуре периспория хвощи можно разделить на пять групп.

1. Поверхность почти гладкая. Морщинки, если и есть, то единичные, сглаженные. Гранул мало, поверхность между ними хорошо просматривается. Гранулы крупные и маленькие, очертания и тех, и других угловатые. *E. arvense* (рис. 3, 1 и 4), *E. californicum* (рис. 3, 7 и 10), *E. pratense* (рис. 4, 9 и 12).

2. Поверхность почти гладкая, с очень пологими волнами. Гранул мало, поверхность между ними хорошо просматривается. Гранулы крупные и маленькие, все округлые. *E. boreale* (рис. 3, 3 и 6), *E. hyemale* (рис. 4, 3 и 6), *E. ramosissimum* (рис. 5, 1 и 4), *E. palustre* (рис. 4, 8 и 11).

3. Поверхность почти гладкая, редко заметны пологие волны. Гранул очень много, поверхность между ними практически не видна. Гранулы крупные и мелкие, имеют угловатую или бугорчатую поверхность. Мелкие гранулы сильно изменчивы по размерам. *E. bogotense* (рис. 3, 2 и 5), *E. debile* (рис. 3, 8 и 17), *E. diffusum* (рис. 3, 9 и 12), *E. giganteum* (рис. 4, 2 и 5), *E. sylvaticum* (рис. 5, 3 и 6), *E. telmateia* (рис. 5, 7 и 10), *E. variegatum* (рис. 5, 8 и 11).

4. Поверхность имеет множество рельефных морщинок, которые хорошо заметны среди много-

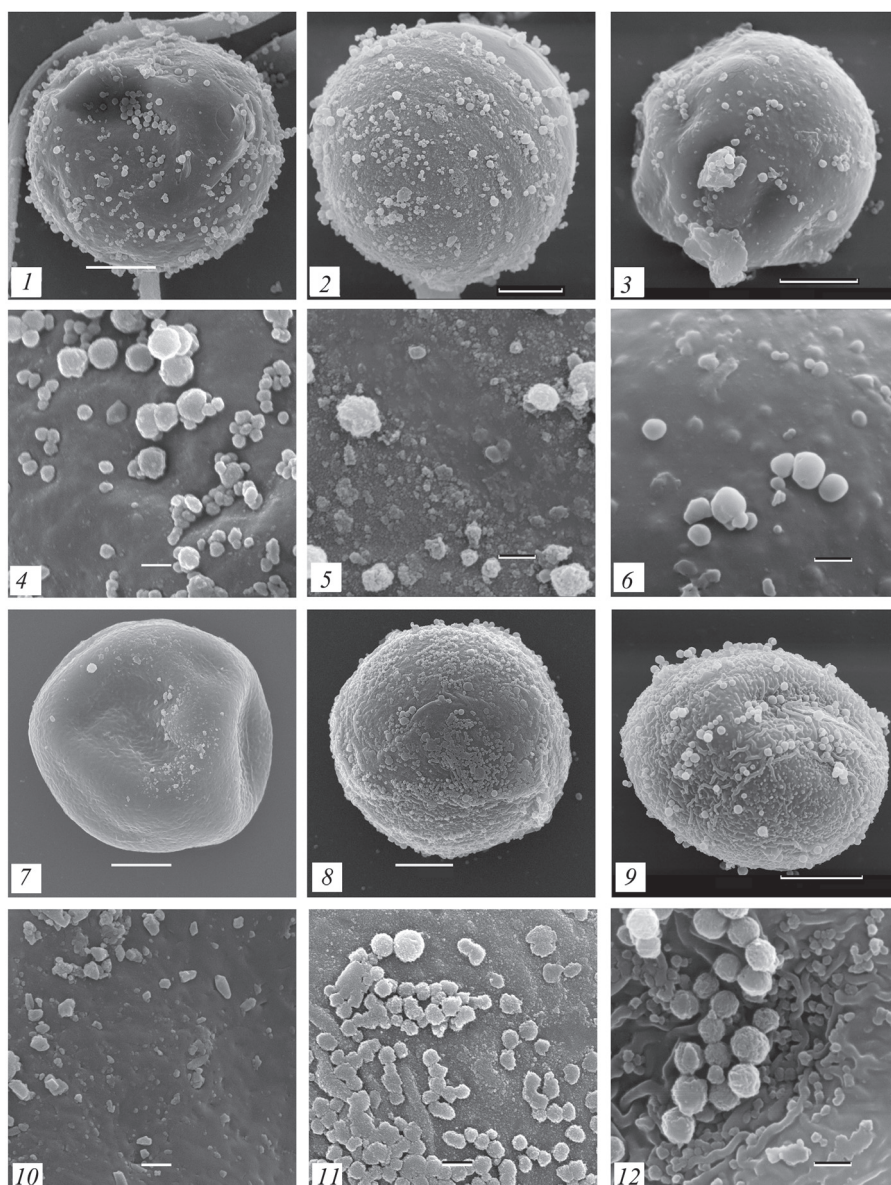


Рис. 3. Ультраскульптура спор Equisetum (СЭМ). Общий вид споры, микрофотографии поверхности спор, ультраскульптура спородермы выполнены при одинаковом увеличении $\times 10000$: 1, 4 – *E. arvense*, бугристые крупные гранулы; 2, 5 – *E. bogotense*, бугорчатые крупные гранулы; 3, 6 – *E. boreale*, гладкие гранулы; 7, 10 – *E. californicum*; 8, 11 – *E. debile*, бугорчатые крупные гранулы; 9, 12 – *E. diffusum*, бугристые крупные гранулы. Длина масштабного отрезка 10 мкм (на фотографиях 1, 2, 3, 7, 8, 9) и 1 мкм (на фотографиях 4, 5, 6, 10, 11, 12)

численных гранул. Гранулы крупные и мелкие, округлые. *E. fluviatile* (рис. 4, 1 и 4), *E. scirpoides* (рис. 5, 2 и 5).

5. Поверхность имеет много морщинок. Гранул мало, все округлые. *E. laevigatum* (рис. 4, 7 и 10), *E. komarovii*.

Обсуждение результатов

Изменчивость размеров спор хвощей скрупулезно изучена Duckett J.G. (1970). Выявлены виды, формирующие очень изменчивые по размерам споры. Показано, что ни пол, ни видовая принадлежность не связаны с размерами, но на

них сильно влияют условия произрастания и снабжения питательными веществами. Очень мелкие споры обычно нежизнеспособны, но в спорово-пыльцевые спектры они имеют шанс попасть наравне с нормально развитыми. Споры из верхушечных колосков сильно отличаются от спор из боковых. Можно только заметить, что в целом споры видов подрода *Hippochaete* немного крупнее спор подрода *Equisetum*. Однако наши данные для нескольких видов заметно отличаются от результатов, приведенных в работе Duckett J.G. (1970), что свидетельствует о еще большей изменчивости размерных харак-

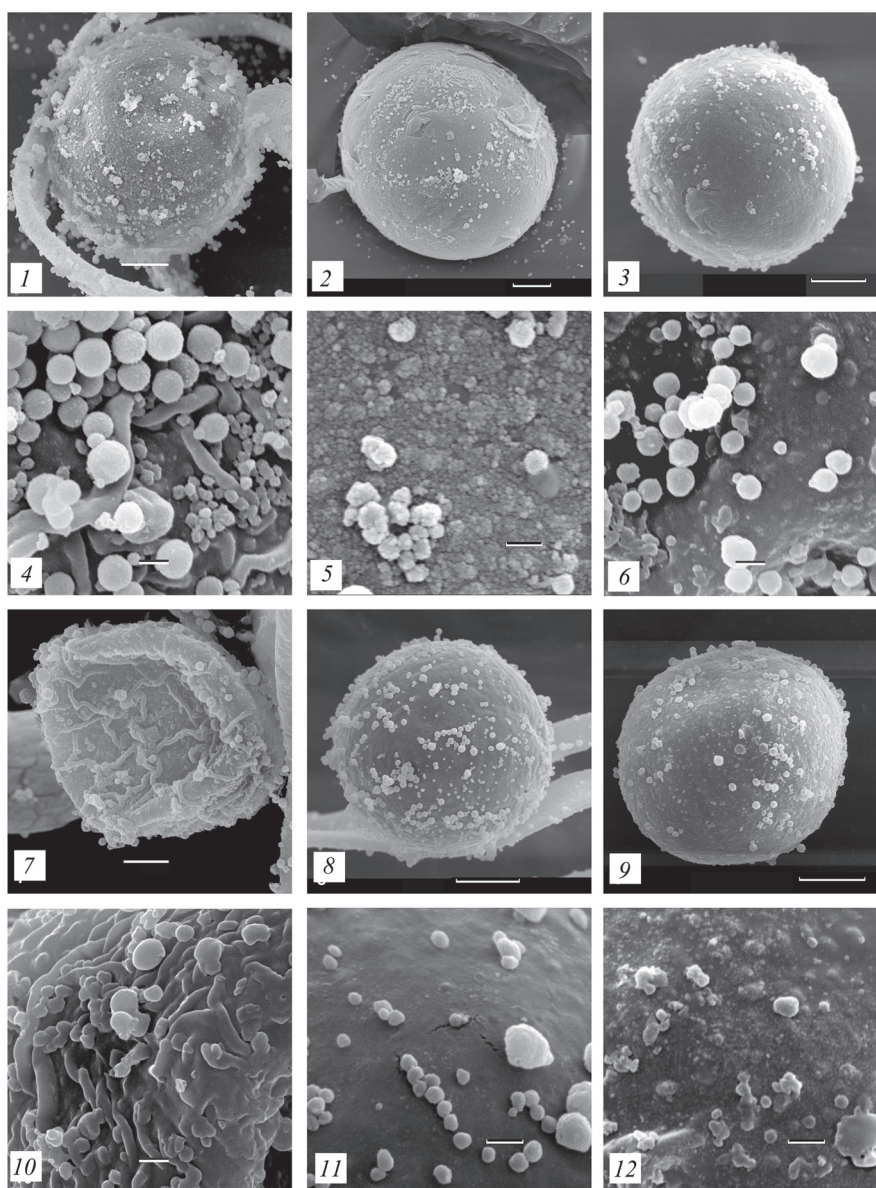


Рис. 4. Ультраскульптура спор Equisetum (СЭМ). Общий вид споры, микрофотографии поверхности спор, ультраскульптура спородермы выполнены при одинаковом увеличении $\times 10000$: 1, 4 – *E. fluviatile*, гладкие гранулы; 2, 5 – *E. giganteum*, бугорчатые крупные гранулы; 3, 6 – *E. hyemale*, гладкие гранулы; 7, 10 – *E. laevigatum*, гладкие гранулы; 8, 11 – *E. palustre*, гладкие гранулы; 9, 12 – *E. pratense*, бугорчатые крупные гранулы. Длина масштабного отрезка 10 мкм (на фотографиях 1, 2, 3, 7, 8, 9) и 1 мкм (на фотографиях 4, 5, 6, 10, 11, 12)

теристик спор хвощей из разных точек ареала одного вида.

В каждом выделенном типе скульптуры представлены все размерные классы спор, все варианты выраженности поры и щели растрескивания. Обычно ацетолизированные споры хвощей растрескиваются характерным образом на две полушеры. Те редкие случаи, когда в препаратах не было обнаружено ни одной треснувшей споры, относились к различным видам как в таксономическом, так и в хорологическом аспектах. Размеры и выраженность поры также варьируют в самых

широких пределах. Единственная заметная корреляция связывает размер поры и ее ободка, что может быть обусловлено чисто геометрическими закономерностями. Неупорядоченная изменчивость признаков ультраскульптуры поверхности спор обусловлена, вероятно, особенностями формирования спородермы. Периспорий и гранулы формируются на самом последнем этапе, поэтому небольшие различия в зрелости спор могут сильно отражаться на выраженности складок периспория и числе гранул на поверхности спородермы и элатер. Ацетолизированные споры утрачивают осо-

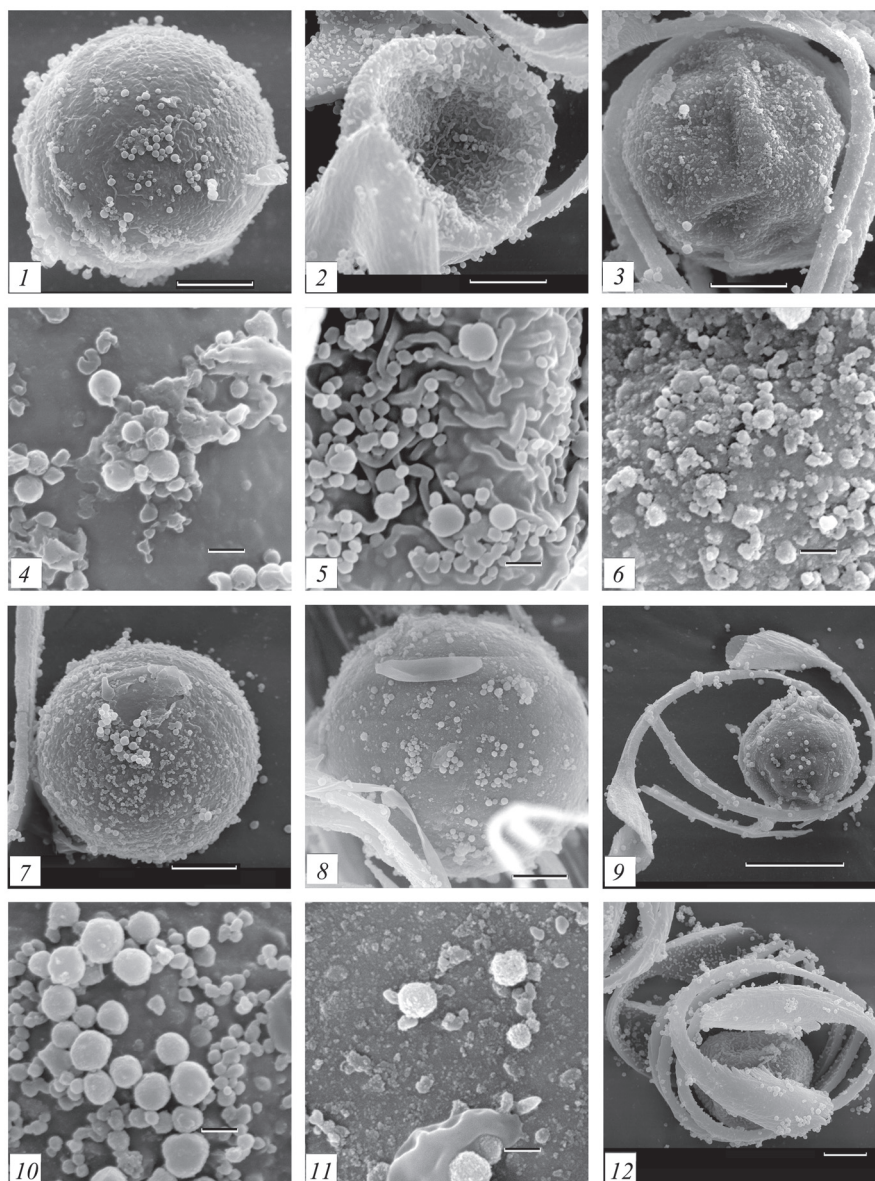


Рис. 5. Ультраскульптура спор Equisetum (СЭМ). Общий вид споры и споры с элатерами, микрофотографии поверхности спор, ультраскульптура спородермы выполнены при одинаковом увеличении $\times 10000$: 1, 4 – *E. ramosissimum*, гладкие гранулы; 2, 5 – *E. scirpoides*, бугристые крупные гранулы; 3, 6 – *E. sylvaticum*; 7, 10 – *E. telmateia*, бугристые крупные гранулы; 8, 11 – *E. variegatum*, бугорчатые крупные гранулы; 9 – *E. arvense*; 12 – *E. scirpoides*. Длина масштабного отрезка 10 мкм (на фотографиях 1, 2, 3, 7, 12), 1 мкм (на фотографиях 4, 5, 6, 10, 11) и 30 мкм на фотографии 9

бенности ультраскульптуры. В данном случае СЭМ мало способствует анализу спорово-пыльцевых спектров, хотя по ультраскульптуре даже ацетолитированных спор (наличию или отсутствию гранул и/или элатер) можно судить об их зрелости или незрелости, что важно при сопоставлении дисперсных и инситных спор (Channing A. et al., 2011).

В пределах одного в широком смысле вида (например, *E. arvense*, включая *E. boreale*; *E. hyemale*, включая *E. komarovii* и *E. californicum*) споры, по данным СМ и СЭМ, очень разнообразны. Споры даже самого обособленного с точки зрения моле-

кулярной систематики (Des Marais D.L. et al., 2003) вида *E. bogotense* ничем не выделяется среди спор других видов. Анализ места сбора исследованных образцов показывает, что особенно мелкие споры характерны для крайних северных популяций широко распространенных видов (*E. boreale* в сравнении с *E. arvense*). У тропических представителей всегда хорошо различима пара (*E. bogotense*, *E. giganteum*).

Таким образом, можно дать некоторые рекомендации по интерпретации спор хвощей в спорово-пыльцевых спектрах. Находка единичных спор

хвощей не позволяет делать каких-либо выводов. При анализе спор хвощей важно учитывать, сколько среди них имели заметную пору, сколько было треснувших, каков разброс значений метрических признаков. Очень маленькие размеры спор харак-

терны для самых экстремальных, например северных, местообитаний. Наиболее толстые оболочки встречаются у представителей группы *Equisetum*, чаще пора выявляется у видов группы *Hippochaete* (таблица).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Бобров А.Е., Куприянова Л.А., Литвинцева М.В., Тарасевич В.Ф. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры Европейской части СССР. Л., 1983. 208 с. [Bobrov A.E., Kupriyanova L.A., Litvintseva M.V., Tarasevich V.F. Spory paprotnikoobraznykh i pyl'tsa golosemennykh i odnodol'nykh rastenii flory Evropeiskoi chasti SSSR. L., 1983. 208 s.]
- Скворцов В.Э. Род *Equisetum* L. в российской и мировой флоре. Морфология, экология, таксономия. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 22 с. [Skvortsov V.E. Rod *Equisetum* L. v rossiiskoi i mirovoi flore. Morfologiya, ekologiya, taksonomiya. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. M., 2008. 22 s.]
- Channing A., Zamuner A., Edwards D., Guido D. *Equisetum* thermale sp. nov. (Equisetales) from the Jurassic San Agust in hot spring deposit, Paeagonia: anatomy, paleoecology, and inferred paleoecophysiology // Am. J. of Bot. 2011. Vol. 98. N. 4. P. 680–697.
- Chester P.I., Raine J.I. Pollen and spore keys for Quaternary deposits in the northern Pindos Mountains, Greece // Grana. 2001. Vol. 40. N 6. P. 299–387.
- Cronquist A., Takhtajan A., Zimmermann W. On the higher taxa of Embryophyta // Taxon. 1966. Vol. 15. P. 129–134.
- Dayanandan P. Stomata in *Equisetum*: A structural and functional study. Doct. Diss. (Bot.). Michigan, 1977.
- Demske D. et al. Atlas of pollen, spores and further non-pollen palynomorphs recorded in the glacial-interglacial late Quaternary sediments of Lake Suigetsu, central Japan // Quaternary International. 2013. Vol. 290–291. P. 164–238.
- Marais D.L., Smith A.R., Britton D.M., Pryer K.M. Phylogenetic relationships and evolution of extant horsetails, *Equisetum*, based on chloroplast DNA sequence data (rbcL and trnL-F) // Int. J. Plant Sci. 2003. Vol. 164. N 5. P. 737–751.
- Duckett J.G. Spore Size in the Genus *Equisetum* // New Phytologist. 1970. Vol. 69. N 2. P. 333–346.
- Ferrari E., Campolini F., Pichi-Sermolli R.E.G., Marchetti M. Iconographia Palynologica Pteridophytorum Italiae // Webbia. 1986. Vol. 40. P. 1–202.
- Grauvogel-Stamm L., Lugardon B. Erratum to: Phylogeny and evolution of the horsetails: Evidence from spore wall ultrastructure // Rev. Palaeobot. Palynol. 2010. Vol. 159. Iss. 1–2. P. 141–142.
- Guillon J.-M. Molecular phylogeny of horsetails (*Equisetum*) including chloroplast atpB sequences. J. of Plant Research. 2007. Vol. 120. 569–574.
- Guillon J.-M. Phylogeny of horsetails (*Equisetum*) based on the chloroplast rps4 gene and adjacent noncoding sequences. System. Bot. 2004. Vol. 29. P. 251–259.
- Hammer Ø., Harper, D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis [Электронный ресурс] // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4. N 1. P. 9. URL: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm. (Дата обращения 04.08.2015).
- Hassler M., Swale B. Family Equisetaceae, genus *Equisetum*; world species list. [Электронный ресурс]. 2001, 2002. URL: <http://homepages.caverock.net.nz/~bj/fern/equisetum.htm> (Дата обращения 21.08.2015).
- Hauke R.L. The natural history of *Equisetum* in Costa Rica // Revista de Biología Tropical 1969. Vol. 15. P. 269–281.
- Hauke R.L. A taxonomic monograph of *Equisetum* subgenus *Equisetum* // Nova Hedwigia. 1978. Vol. 30. P. 385–455.
- Hauke R.L. A taxonomic monograph of the genus *Equisetum* subgenus *Hippochaete* // Nova Hedwigia. 1963. Vol. 8. P. 1–123.
- Hesse M., Halbritter H., Zetter R., Weber M., Buchner R., Frosch-Radivo R.A., Ulrich S. Pollen Terminology. Wien, 2009. 261 p.
- Husby C. Biology and Functional Ecology of *Equisetum* with Emphasis on the Giant Horsetails // The Bot. Rev. 2013. Vol. 79. Iss. 2. P. 147–177.
- Kedves M., Pardutz A. Ultrastructural study of X-ray irradiated spores of *Equisetum arvense* L. // Taiwania. 1998. Vol. 43. P. 215–224.
- Lehmann H., Neidhart H.V., Schlenkermann G. Ultrastructural Investigations on Sporogenesis in *Equisetum tluviatile* // Protoplasma. 1984. Vol. 123. P. 38–47.
- Renzaglia K.S., Garbary D.J. Motile Gametes of Land Plants: Diversity, Development, and Evolution // Critical reviews in plant sciences. 2001. Vol. 20. N 2. P. 107–213.
- Rincón-Barón E.J., Forero Ballesteros H.G., Gélvez Landazábal L.V., Andrés Torres G., Hilda Rolleri C. Ontogeny of strobili, sporangia development and sporogenesis in *Equisetum giganteum* (Equisetaceae) from the Colombian Andes // Rev. Biol. Trop. 2011. Vol. 59. N 4. P. 1845–1858.
- Rincón-Barón E.J., Torres G.A., Rolleri C.H. Sporogenesis and spores of *Equisetum bogotense* (Equisetaceae) from mountain areas of Colombia // Rev. Biol. Trop. 2013. Vol. 61. N 3. P. 1067–1081.
- The Plant List. A working list of all plant species. Version 1.1. [Электронный ресурс]. 2013. URL: <http://www.theplantlist.org/> (Дата обращения 24.08.2015).
- Tryon A.F., Lugardon B. Spores of the pteridophyta: surface, wall structure, and diversity based on electron microscope studies. N.Y., 1991. 648 p.
- Uehara K., Kurita S. An ultrastructural study of spore wall morphogenesis in *Equisetum arvense* // Am. J. Bot. 1989. Vol. 76. P. 939–951.

THE SPORE MORPHOLOGY AND ULTRASCULPTURE OF HORSETAILS, EQUISETUM

*N.S. Lasareva*¹, *S.V. Polevova*², *V.M. Leunova*³

The spore morphology and ultrasculpture of 18 horsetails (*Equisetum*) taxa is described by light and scanning electron microscopy. The measured characteristics and micrographics are provided. The basic similarity of spores of different species is noted as well as the variability of spore size in various samples of species with a large geographic range. Recommendations for interpretation of horsetail spores at their mass occurrence in pollen spectra are given.

Key words: *Equisetum*, Spores, The ultrasculpture of the sporoderm.

¹ Lazareva Nadezda S., The Botanic Gardens of Lomonosov Moscow State University (azuret@yandex.ru); ² Polevova Svetlana V. The Department of Higher Plants of Faculty of Biology of Lomonosov Moscow State University; ³ Leunova Valentine M. Faculty of Biology of Lomonosov Moscow State University (svetlanapolevova@mail.ru).

УДК 581.526.33 (470.42)

ОСОБЕННОСТИ ИНТЕРПРЕТАЦИИ СУБФОССИЛЬНЫХ СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВЫХ СПЕКТРОВ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ (В ЦЕЛЯХ ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЙ)

Н.В. Благовещенская¹

Изучены 197 поверхностных проб в шести регионах Приволжской возвышенности, проанализированы их субфоссильные спорово-пыльцевые спектры. Установлено, что они достаточно достоверно отражают состав всех лесных растительных сообществ, но степень участия пыльцы в спектрах некоторых древесных пород не всегда соответствует их роли в фитоценозах. Поэтому при интерпретации фоссильных спорово-пыльцевых спектров необходимо учитывать полученные для каждой лесообразующей породы поправочные коэффициенты. Содержание пыльцы *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *Alnus* spp., *Salix* spp. на территории всей Приволжской возвышенности значительно завышено по сравнению с участием пород в лесах. Причем по мере увеличения открытости территории и ее остепенности поправочный коэффициент, как правило, возрастает. Напротив, содержание пыльцы широколиственных пород всегда занижено по сравнению с их ролью в фитоценозах. Высокие поправочные коэффициенты для *Acer* spp., *Ulmus* spp., *Fraxinus excelsior* связаны с невысокой продуктивностью, летучестью и плохой сохранностью пыльцы. Они примерно одинаковы на всей территории Приволжской возвышенности, как и для *Corylus avellana*, но содержание пыльцы в спектрах и породы в фитоценозах для них примерно одинаково. Для *Quercus robur* возрастание поправочного коэффициента зависит от увеличения континентальности климата с запада на восток, для *Tilia cordata* – от расширения облесенности территории. Содержание пыльцы в спектрах *Picea abies* значительно занижено по сравнению с ролью породы в сосновых и сосново-елово-широколиственных лесах в лесных регионах и существенно завышено в открытых лесостепных, что связано с условиями для разноса пыльцы. Пыльца и споры кустарников, кустарничков, травянистых растений и мхов в спектрах адекватно отражают особенности различных растительных экосистем каждого региона Приволжской возвышенности. Полученные данные для всех лесных и лесостепных регионов изучаемой территории проанализированы и сопоставлены с исследованиями других авторов.

Ключевые слова: субфоссильные спорово-пыльцевые спектры, история растительности Приволжской возвышенности.

При изучении истории растительности любого физико-географического региона методом интерпретации спорово-пыльцевых спектров фоссильных отложений закономерно встает вопрос о соответствии их состава (качественного и количественного) структуре производящих фитоценозов. В связи с этим изучение закономерностей формирования субрецентных и субфоссильных спектров поверхностных проб почвы представляет чрезвычайно важную часть спорово-пыльцевого анализа для палеоботанических и палеоклиматологических реконструкций (Носова, 2015; Носова и др., 2015; Новенко, 2016; Seppä

и др., 2004). Известно, что спорово-пыльцевые спектры не являются полностью идентичными составу фитоценозов, которые их продуцируют, тем не менее, многими исследователями доказана положительная корреляция между ними. Особенно заслуживают внимания работы по изучению поверхностной пробы в переходной лесостепной зоне (Носова и др., 2014 б; Носова, 2015; Руденко и др., 2015; Тупицын и др., 2015; Tynsley et al., 1974), к которой относятся и большинство районов Приволжской возвышенности. Установлено, что основные факторы, влияющие на формирование субрецентных и субфоссильных спорово-

¹Благовещенская Нина Васильевна – профессор кафедры общей и биологической химии экологического факультета Ульяновского государственного университета, докт. биол. наук (globularia@mail.ru).

пыльцевых спектров в фитоценозах (пыльцевая продуктивность, закономерности рассеивания пыльцы, степень сохранности в ископаемом состоянии), различны у каждого вида растений. Многочисленные исследования в этой области успешно, на наш взгляд, обобщены в работе Н.А. Рудая (2010).

Многие авторы, так же как и автор данной работы, делят компоненты спектров с учетом всех закономерностей формирования поверхностных (субрецентных и субфоссильных) спорово-пыльцевых спектров на узколокальные, локальные и региональные (Благовещенская, 2009; Новенко и др., 2011; Crabtree, 1968; Andersen, 1973; Birks, 1973; Dodson, 1977; Walker, 1982; Polevova et al., 2007). Такое разделение учитывает не только расстояние от источника пыления, но и специфику места пыления, т.е. особенности растительности, произрастающей в данной местности. Узколокальные компоненты спектров отражают растительность на уровне ассоциаций, групп ассоциаций, локальные – на уровне формаций, региональные – на уровне групп и классов формаций.

Для учета основных закономерностей формирования спорово-пыльцевых спектров при их интерпретации многие авторы применяют поправочные коэффициенты, которые позволяют перейти от процентного содержания компонентов спектра к процентному содержанию соответствующих растений в растительном покрове. Многие зарубежные авторы определяют поправочные коэффициенты как отношение процентного содержания пыльцы вида в спектре к проценту участия этого вида в составе фитоценоза (Curtis, 1959; Davis, 1963; Comanor, 1968; Andersen, 1970; Heide, 1982). Отечественные исследователи, напротив, поправочным коэффициентом считают отношение процентного участия вида в фитоценозе к проценту пыльцы этого вида в спектре (Заклинская, 1951; Ятайкин и др., 1964; Прохорова, 1965; Николаева-Прохорова и др., 1973; Чигуряева, 1976; Благовещенская, 1995 и др.). Чтобы получить показатель истинного участия вида в фитоценозе, в первом случае необходимо разделить процентное содержание пыльцы на поправочный коэффициент, во втором – умножить. Однако мы согласны с мнением многих исследователей, что данные по сопоставлению поверхностных спорово-пыльцевых спектров с составом фитоценозов могут быть эффективно использованы лишь в

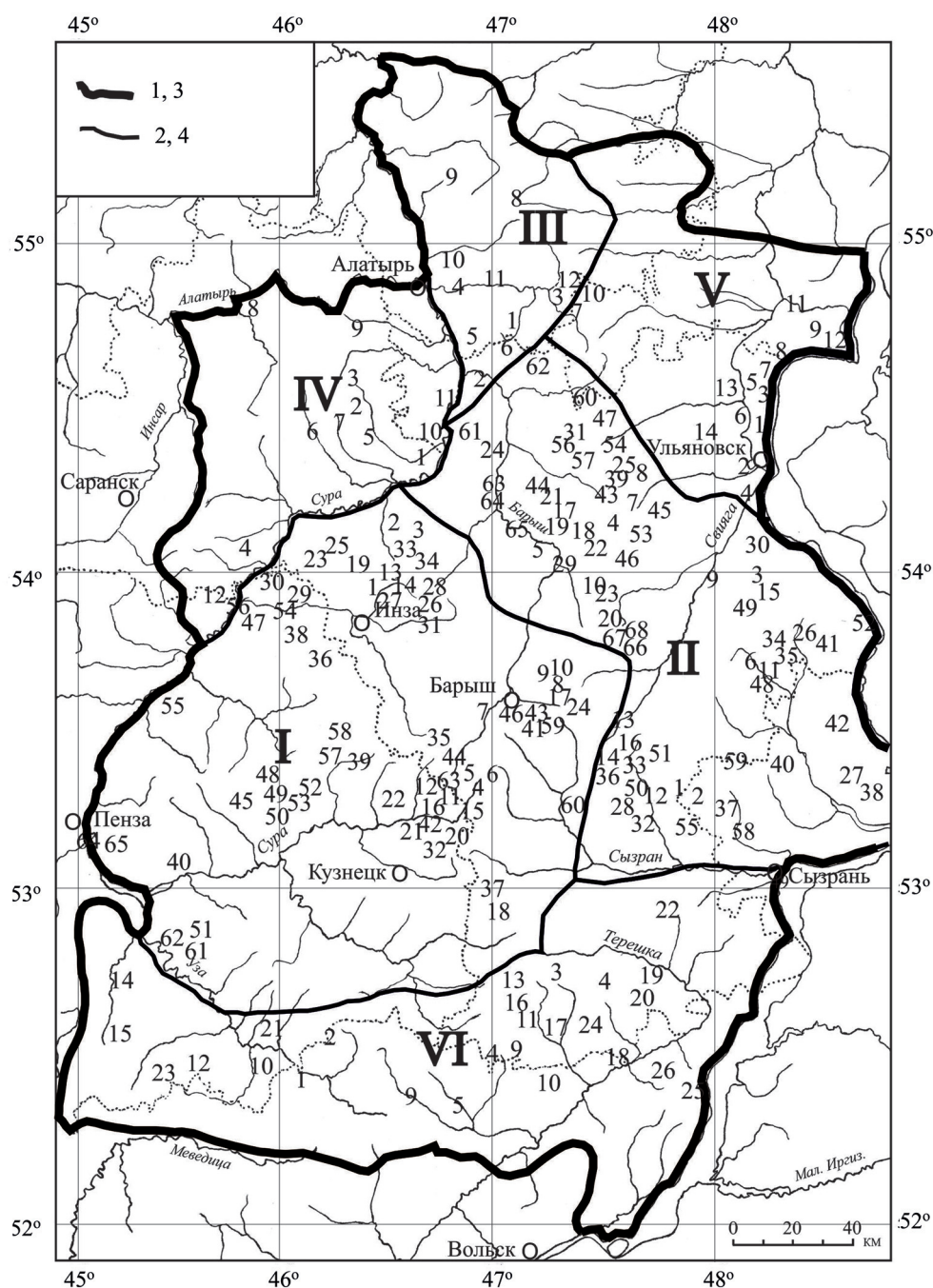
том случае, если они получены для каждого крупного физико-географического региона в результате изучения большого числа субфоссильных спектров поверхностных проб с дальнейшей математической обработкой для установления достоверности полученных данных (Дирксен, 2000; Жуйкова, 2002; Филимонова, 1999, 2005; Носова, 2008; Бляхарчук, 2010; Новенко и др., 2011; Фатьянова и др., 2012; Лаптева, 2013; Носова и др., 2014; Чепурная и др., 2015; Руденко и др., 2015; Hicks, 1977, 1994; Bennett et. al., 2005; Giesecke et al., 2010).

Объекты и методы

Полученные ранее данные по основным закономерностям формирования растительного покрова и палеогеографии данной территории в голоцене (Благовещенская, 2009) позволили выделить шесть крупных палинологических и, соответственно, природных территорий. Исследования спорово-пыльцевых спектров поверхностных слоев почвы проводились нами во всех ландшафтных регионах Приволжской возвышенности (рисунок, табл. 1)².

Для выявления закономерностей формирования субфоссильных спектров были заложены 197 пробных площадок (каждая размером 1000 квадратных метров) по методике К.В. Прохоровой (1965). На каждой проводили подсчет деревьев и кустарников, высчитывали их процентное содержание, определяли участие каждого вида травяно-мохового яруса. В разных местах на каждой из пробных площадей брали по 2 образца поверхностного слоя грунта (или поверхности куртины мха) до глубины 1 см. Затем их смешивали и брали для анализа общую навеску. После соответствующей обработки методом Эрдтмана или щелочным методом во всех полученных образцах подсчитывали до 500 пыльцевых зерен деревьев, высчитывали их процентное содержание, отдельно отмечали пыльцу трав, споры и их встречаемость. Полученные данные усреднены как для каждого региона, так и для всей территории Приволжской возвышенности. Затем в результате определения отношения процентного участия вида в фитоценозе к проценту пыльцы этого вида в спектре были получены поправочные коэффициенты для всех лесообразующих пород. В целях установления достоверности полученных данных были вычислены общепринятым методом (Грищенко,

² За основу приняты схемы физико-географического районирования И.В. Благовещенского (2006) и палинологического районирования Н.В. Благовещенской (2009).



Картограмма изученных субфоссильных спорово-пыльцевых спектров Приволжской возвышенности: 1 – границы изучаемой территории Приволжской возвышенности; 2 – границы ландшафтных регионов (палинологических районов); 3 – регионы: I – Западный, II – Восточный, III – Северный, IV – Северо-Западный, V – Северо-Восточный, VI – Южный; 4 – местоположение опорных площадок

1973) коэффициенты корреляции между участием древесных пород в фитоценозе и содержанием их пыльцы в субфоссильных спорово-пыльцевых спектрах. Для кустарников, кустарничков, трав и мхов определены соотношения встречаемости растений в фитоценозах и их пыльцы в спектрах.

Результаты и обсуждение

Одной из преобладающих пород лесов изучаемой территории является сосна (*Pinus sylvestris*

L.). Процентное содержание пыльцы сосны вдвое превышает ее участие в фитоценозах (табл. 2), что объясняется большой продуктивностью и летучестью пыльцы. Дальний разнос, свойственный пыльце этой породы, виден и из сравнения показателей встречаемости (58 и 100% для деревьев и пыльцы соответственно). Тем не менее увеличение участия сосны в фитоценозах ведет к закономерному росту содержания ее пыльцы в спектрах: коэффициент корреляции между

Т а б л и ц а 1

Характеристика ландшафтных регионов Приволжской возвышенности

Регионы	Местоположение	Рельеф	Геология	Почвы	Климат	Растительность
Западный	Ульяновско-Саратовский прогиб	высокое плато с абсолютными высотами (280–340 м над ур. моря)	пески, песчаники, опоки, диатомиты камышинской свиты палеоцена	серые и светло-серые лесные оподзоленные	прохладный и влажный; средняя температура января –13°, июля +19,4°; осадки 450–650 мм и более в год	лесная: сосновые и сосново-широколиственные леса, реже широколиственные леса из дуба и липы с большим участием мелколиственных пород
Восточный	бассейны рек Свияги, Усы, средних течений рек Барыш и Сыран, на востоке – р. Волга	низкое плато (180–240 м над ур. моря) с останцами высокого плато	пески, песчаники, опоки палеогена	серые лесные оподзоленные, реже черноземы	теплый с умеренным увлажнением; средняя температура января –13,5°, июля +19,5°; осадки 410–450 мм в год	лесостепная: на низком плато луговые степи и агроценозы; на останцах верхнего сосново-широколиственных леса
Северный	центральная часть и западный склон Сурко-Цивильско-Свияжского водораздела	холмистая равнина с эоловыми донами (140–190 м над ур. моря)	нижнемеловые глинистые, перекрытые песками	дерново-подзолистые	умеренно-континентальный; средняя температура января –12,5°, июля +19,6°; осадки 470–500 мм в год	лесная: сосновые, сосново-широколиственные и сосново-елово-широколиственные, в поймах широколиственные
Северо-Западный	левобережная часть бассейна р. Сура и правобережные бассейны рек Алатырь и Инсар	возвышенная равнина (200–240 м над ур. моря)	верхнемеловые известняки, мертели и нижнемеловые глины	серые лесные	относительно прохладный и влажный; средняя температура января –12,9°, июля +18,9°; осадки 528 мм в год	лесостепная: преимущественно агроценозы с небольшими участками широколиственных и мелколиственных лесов (~15%)
Южный	на юге Приволжской возвышенности	Верхнее плато (250–330 м над ур. моря) на востоке, ниже плато (200–250 м над ур. моря) на западе	отложения палеогена: пески, песчаники	черноземы	сухой и жаркий; средняя температура января –11°, июля +21°, осадки от 372 мм на востоке до 550 мм в год на западе.	лесостепная с преобладанием степных сообществ: луговые степи и островные участки остепненных широколиственных и сосновых лесов
Северо-Восточный	бассейн среднего течения р. Свияга	возвышенная равнина (180–220 м над ур. моря)	глины юры и нижнего мела	черноземы	засушливый; средняя температура января –13,5°, июля +19,6°; осадки 390 мм в год	лесостепная: преимущественно агроценозы, широколиственные леса (7–8%) – «нагорные дубравы»

Т а б л и ц а 2

Сопоставление состава современной растительности с субфоссильными пыльцевыми спектрами

Породы	Участие породы в фитоценозе, %	Участие пыльцы в спектре, %	Поправочный коэффициент	Встречаемость пород, %	Встречаемость пыльцы, %
<i>Pinus sylvestris</i>	25,4	48,6	0,5	58	100
<i>Betula pendula</i>	16,5	24,9	0,7	79	95
<i>Quercus robur</i>	22,6	10,6	2,1	77	75
<i>Tilia cordata</i>	13,6	8,0	1,7	56	62
<i>Ulmus laevis</i> , <i>U. glabra</i>	2,2	0,7	3,0	21	23
<i>Corylus avellana</i>	3,0	3,2	0,9	46	58
<i>Acer platanoides</i> <i>A. tataricum</i>	6,2	0,9	6,7	55	46
<i>Alnus glutinosa</i> <i>A. incana</i>	0,6	0,9	0,7	15	30
<i>Picea abies</i>	0,8	0,6	1,4	15	35
<i>Populus tremula</i>	8,6	0,01	–	56	0,5
<i>Fraxinus excelsior</i>	1,3	0,13	10,0	19	13
<i>Salix</i> spp.	0,3	1,4	0,2	6	26

этими показателями достаточно высок для всех регионов (табл. 3). На превышение содержания пыльцы сосны в спектрах поверхностных проб по сравнению с участием породы в составе лесов указывали и многие другие авторы (Заклинская, 1951; Николаева-Прохорова, 1973; Ятайкин и др., 1975; Жуйкова, 2002; Филимонова, 2005; Лаптева, 2007, 2013; Носова, 2008; Новенко и др., 2011; Руденко и др., 2015; Тупицын, 2015; Тупицын и др., 2015; Davis, 1963; Andersen, 1970; Nicholas, 1970; Heide, 1982).

Для Западного лесного региона Приволжской возвышенности *Pinus sylvestris* является преобладающей породой в фитоценозах пробных площадей (29,6%), среднее содержание пыльцы этих растений в спектрах также наиболее высокое (54%), поправочный коэффициент меньше единицы (табл. 3). Для лесостепного Восточного региона наибольшее содержание пыльцы сосны в спектрах сохраняется (56,6%), по участию в древостоях она также занимает первое место (35,8%). Поправочный коэффициент сопоставим с Западным регионом. Для Северного региона (самой облесенной части Приволжской возвышенности) характерно наибольшее участие данной породы в фитоценозах (более 40%), а содержание пыльцы примерно такое же, как и в других регионах. В

связи с этим поправочный коэффициент несколько меньше (0,7%). Эти данные сопоставимы с поправочными коэффициентами для сосны в условиях таежных лесов (табл. 4). В Северо-Западном (лесостепном) районе возвышенности участие сосны в фитоценозах намного меньше, чем в трех других и составляет около 6%, занимая лишь седьмое место. Участие пыльцы в спектрах также намного меньше (27,5%), но по этому показателю сосна занимает здесь второе место. Поправочный коэффициент свидетельствует о большой доле в пыльцевых спектрах заносной пыльцы сосны из соседних северных и западных лесных районов. В Северо-Восточном и Южном (остепненных) регионах, по мере расширения открытости территории, разница между вышеуказанными показателями еще более возрастает. Соответственно увеличивается и поправочный коэффициент. Доля заносной пыльцы здесь самая большая. Об этом свидетельствуют и коэффициенты корреляции, не позволяющие установить четкие закономерности между участием породы в сложении фитоценозов и участием ее пыльцы в сложении пыльцевых спектров (табл. 3).

Участие **березы (*Betula pendula* Roth)** в составе современных лесов довольно значительно (табл. 2), причем в Западном (22,5%), Северо-За-

Т а б л и ц а 3

Поправочные коэффициенты (в числителе) и коэффициенты корреляции (в знаменателе) для основных древесных пород

Породы	Район							Вся территория
	Западный	Восточный	Северный	Северо-Западный	Южный	Северо-Восточный	Северо-Восточный	
<i>Pinus sylvestris</i>	0,55 +0,81±0,07	0,6 +0,83±0,07	0,7 +0,55±0,26	0,2 +0,67±0,27	0,1 +0,50±0,17	0,03 -0,47±0,24	0,5 +0,81±0,04	
<i>Betula pendula</i>	0,8 +0,93±0,04	0,7 +0,86±0,06	0,6 +0,89±0,14	0,6 +0,90±0,14	0,5 +0,91±0,08	0,2 +0,76±0,17	0,7 +0,89±0,03	
<i>Quercus robur</i>	1,8 +0,91±0,05	2,5 +0,91±0,05	2,6 +0,99±0,04	1,3 +0,98±0,06	1,9 +0,79±0,1	2,4 +0,47±0,24	2,1 +0,86±0,03	
<i>Tilia cordata</i>	5,2 +0,61±0,09	1,3 +0,98±0,02	6,9 +0,63±0,24	1,6 +0,69±0,22	1,0 +0,65±0,14	1,0 +0,26±0,28	1,7 +0,68±0,05	
<i>Ulmus laevis</i> , <i>U. glabra</i>	3,0 +0,95±0,03	2,1 +0,82±0,07	2,8 +0,83±0,17	2,6 +1,0±0,00	4,8 +1,0±0,00	2,4 +0,97±0,07	3,0 +0,93±0,02	
<i>Corylus avellana</i>	0,8 +0,87±0,06	1,2 +0,85±0,06	1,8 +0,98±0,06	0,7 +0,95±0,10	1,0 +0,85±0,1	0,9 +0,94±0,09	0,9 +0,84±0,03	
<i>Acer platanoides</i> <i>A. tataricum</i>	7,0 +0,93±0,04	6,2 +0,94±0,04	3,6 +0,90±0,14	7,9 +0,96±0,09	6,9 +0,98±0,03	5,4 +0,87±0,14	6,7 +0,94±0,02	
<i>Alnus glutinosa</i> , <i>A. incana</i>	0,9 +0,88±0,06	0,3 +0,36±0,11	-	0,5	1,0 +0,64±0,14	0,7 +0,98±0,07	0,7 +0,63±0,05	
<i>Picea abies</i>	1,4 +0,35±0,1	1,0 +0,53±0,1	3,0 +0,76±0,2	0,2 -0,3±0,3	-	-	1,4 +0,70±0,04	
<i>Fraxinus excelsior</i>	10,1 +0,86±0,06	12,0 +0,94±0,04	-	10,0 +0,98±0,06	9,5 +1,0±0,00	10,9 +1,0±0,00	10,0 +0,95±0,02	
<i>Salix spp.</i>	0,5 +0,47±0,01	0,2	-	-	0,2 +0,89±0,09	-	0,2 +0,45±0,06	

Таблица 4

Сравнение поправочных коэффициентов

Порода	Широколиственные леса северо-востока Среднего Поволжья (Шаландина, 1993)	Хвойные леса Татарии (Николаева-Прохорова и др., 1973)	Сосновые леса южной тайги (Ятайкин и др., 1975)	Широколиственные леса Среднерусской возвышенности (Заклинская, 1951)	Темнохвойные леса северной тайги (Прохорова, 1965)	Сосновые и сосново-широколиственные леса Приволжской возвышенности
<i>Pinus sylvestris</i>	0,9	0,9	0,4	0,5	0,9	0,5
<i>Betula pendula</i>	0,4	0,2	0,3	–	0,8	0,7
<i>Quercus robur</i>	3,0	0,4	2,6	0,8	–	2,1
<i>Tilia cordata</i>	0,5	0,9	0,5	1,0	–	1,7
<i>Ulmus laevis</i> , <i>U. glabra</i>	3,1	–	1,3	3,0	–	3,0
<i>Corylus avellana</i>	4,3	0,3	3,7	–	–	0,9
<i>Acer platanoides</i> <i>A. tataricum</i>	–	–	–	9,0	–	6,7
<i>Alnus glutinosa</i> , <i>A. incana</i>	–	–	–	3,3	–	0,7
<i>Picea abies</i>	2,3	2,3	1,6	2,5	1,4	1,4
<i>Fraxinus excelsior</i>	–	–	–	10,0	–	10,0
<i>Salix spp.</i>	–	–	–	–	–	0,2

падном (25,1%) и Северном (20,2%) регионах оно намного больше, чем в Восточном (около 13%), Северо-Восточном (4,5%) и Южном (11,4%) регионах. Соотношение участия березы в фитоценозах и ее пыльцы в спектрах для всей территории подтверждает мнение многих авторов о том, что в поверхностных пробах содержание пыльцы березы превышает фактическое распространение ее в лесах (Гричук и др., 1948; Никифорова, 1978; Федорова и др., 1980; Филимонова, 2005; Носова, 2008; Бляхарчук, 2010; Лаптева, 2007, 2013; Новенко и др., 2011; Руденко и др., 2015; Andersen, 1970; Heide, 1982; Bennet, 2005). Причем по мере увеличения открытости территории и ее большей остепенности поправочный коэффициент меняется от 0,79 в Западном районе до 0,5 и даже 0,2 в Южном и Северо-Восточном (табл. 3), что объясняется большей пылевой продуктивностью в лесостепи и степи (порода светолюбивая, предпочитает более богатые почвы) и заносом пыльцы.

Коэффициент корреляции для березы очень высок во всех регионах (табл. 3), что свидетельствует о высокой положительной взаимосвязи между изменениями содержания пыльцы в субфосильных спектрах и участием *Betula pendula* в фитоценозах. Сходные данные приводят и другие авторы (табл. 4).

Дуб (*Quercus robur L.*) в составе древостоев занимает второе место (22,6%), но по содержанию его пыльцы в спектрах повсеместно стоит на третьем-четвертом месте. Поправочный коэффициент для всей территории равен 2,1. Встречаемость дуба в составе фитоценозов или чуть больше, или приблизительно равна встречаемости его пыльцы в спектрах (табл. 2). Известно, что пыльца дуба имеет среднюю продуктивность, к тому же она не обладает большой летучестью (Федорова, 1950), что свидетельствует о ее местном происхождении. Кроме того, одним из факторов значительного положительного поправочного коэффициента является нестойкость пыльцы к

разрушающим факторам, особенно в минерализованных осадках.

Наибольшее участие дуба в фитоценозах и его пыльцы в спектрах отмечается в Южном, Северо-Восточном, Восточном и немного меньше в Северо-Западном палинологических регионах – местах наибольшего распространения широколиственных лесов. В регионах с большим распространением хвойных лесов (Северном и Западном) участие *Quercus robur* заметно ниже. Схожие данные приведены и для широколиственно-темнохвойных лесов Южного Урала (Лаптева, 2013) и лесостепи Среднерусской возвышенности (Руденко и др., 2015). Поправочные коэффициенты для дуба различаются для разных районов Приволжской возвышенности. Данное обстоятельство можно объяснить следующими причинами: во-первых, уменьшением пыльцевой продуктивности с запада на восток в связи с возрастанием континентальности климата, что подтверждают и другие авторы (табл. 4), во-вторых, снижением жизнестойкости дуба за счет массового поражения деревьев вредителями и грибковыми заболеваниями на территории Среднего Поволжья (Чураков и др., 1992).

Коэффициент корреляции для дуба очень высок во всех регионах (табл. 3). Исключение составляет лишь Северо-Восточный район. Вероятно, содержание пыльцы дуба в пыльцевых спектрах и комплексах зависит не от его участия в фитоценозах, а от других причин, в частности от того, что в этом районе самое большое участие у заносной пыльцы сосны. Возможны и другие, случайные или неучтенные причины.

Липа (*Tilia cordata* Mill.) по участию в фитоценозах занимает общее четвертое место, также как и по содержанию пыльцы в спектрах (табл. 2). Поправочный коэффициент резко различается для разных регионов. Так, в лесных (Западном и Северном) регионах он самый значительный, но по мере уменьшения облесенности территорий уменьшается (табл. 3). Данный факт можно объяснить тем, что в лесных регионах липа встречается, как правило, в подлеске хвойно-широколиственных лесов и цветет слабо. В лесостепных и остепненных регионах она хорошо развита в древостоях, часто образуя (особенно в Южном и Северо-Восточном регионах) чистые липняки. Встречаемость породы практически везде немного меньше, чем содержание ее пыльцы в спектрах (кроме Западного региона, где эти показатели равны), т.е. имеет место фактор небольшого заноса с других территорий. Липа, также как и дуб, относятся к растениям со сред-

ней степенью летучести пыльцы. Схожие данные приводят и другие исследователи для широколиственных и смешанных лесов (табл. 4).

Коэффициенты корреляции повсеместно достаточно высоки, чтобы уверенно говорить о существующей положительной взаимосвязи между участием породы в фитоценозе и содержанием ее пыльцы в спектре (табл. 3). Исключение составляет лишь Северо-Восточный регион. Вероятно, причины те же, что и для *Quercus robur*.

Вязы (*Ulmus laevis* Pall., *U. glabra* Huds.) имеют небольшое распространение в лесах Приволжской возвышенности, занимая лишь восьмое место (табл. 2). В остепненных регионах северо-востока и юга встречаются чаще (4,6 и 4,8%), чем в лесных (1,8 и 4,0%) и лесостепных (0,9 и 1,3%). Поправочный коэффициент довольно высок (табл. 3), что объясняется его относительно небольшой пыльцевой продуктивностью и малым разносом тяжелой пыльцы. Кроме того, существует мнение, что пыльца вяза не стойка к разрушающим факторам (Hall, 1981). Однако очень высокий коэффициент корреляции дает основание утверждать, что изменение участия пыльцы вяза в спектрах верно отражает изменение его присутствия в фитоценозах во всех регионах (табл. 3). Полученные данные сопоставимы с данными для лесов Среднерусской возвышенности (табл. 4).

Орешник (*Corylus avellana* L.) встречается, как правило, в качестве подлеска в лесах изучаемой территории и имеет небольшое распространение. Участие его пыльцы в спектрах также невелико (табл. 2). Встречаемость самой породы на пробных площадях всегда больше встречаемости его пыльцы в спектрах, что свидетельствует о хорошей летучести пыльцы и имеющемся факте заноса с соседних территорий (табл. 2). Наибольшее участие орешника отмечается в регионах распространения широколиственных лесов – Северо-Западном (7%) и Северо-Восточном (5%). Поправочный коэффициент повсеместно несколько меньше единицы (табл. 3). Исключение составляет Северный район. Вероятно, в условиях густых темнохвойных сосново-елово-широколиственных лесов его пыльцевая продуктивность снижается. Коэффициент корреляции для орешника повсеместно очень высок (табл. 3).

Клены (*Acer platanoides* L., *A. tataricum* L.) имеют большее участие в фитоценозах пробных площадей, нежели орешник и вяз, и выступают часто не только в подлеске, но и как лесообразующие породы первого и второго ярусов. Хотя участие в фитоценозах разных районов различно (до 5,3% в Северном, Восточном и Западном ре-

гионах и до 14% в Южном, Северо-Западном и Северо-Восточном регионах), содержание пыльцы клена в спектрах всех районов в 6–7 раз ниже (табл. 3). Схожие данные приведены и для южно-таежных еловых лесов (Новенко и др., 2011). Высокий поправочный коэффициент объясняется тем, что пыльца клена не стойка к разрушающим факторам (Pohl., 1937), что подтверждается и превышением встречаемости породы над встречаемостью пыльцы в спектрах (табл. 2) как для всей территории, так и отдельных ее районов. Схожие данные приводят и другие авторы (Заклинская, 1951; Nicholas, 1970). Коэффициент корреляции для клена повсеместно очень высокий (табл. 3).

Участие **ольхи** (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *A. incana* (L.) Moench.) в фитоценозах заметно лишь в Западном (0,8%) и Южном (1,7%) регионах, где она встречается в основном по поймам больших и малых рек. Поправочный коэффициент меньше или равен 1,0 (табл. 3). Существует мнение, что ольха продуцирует большое количество пыльцы, но она не обладает большой летучестью, и основная ее масса оседает в непосредственной близости от растения (Заклинская, 1951). С другой стороны, многие исследователи отмечают значительное участие (до 30%) пыльцы ольхи в спектрах фитоценозов, где она не встречается и поэтому может рассматриваться как региональный индикатор, отражающий характер растительности на достаточно большой окружающей территории (Новенко и др., 2011; Polevova et al., 2007). Полученные нами данные также подтверждают мнение о хорошем разносе пыльцы ольхи. Во всех регионах Приволжской возвышенности встречаемость пыльцы выше встречаемости породы в фитоценозах. Причем ее пыльца отмечена даже на пробных площадках Северного района, где данная порода отсутствует. Поправочные коэффициенты, полученные для ольхи, на наш взгляд, могут быть достоверно использованы только применительно к каждому ландшафтному региону. Поскольку в Западном, Южном и Северо-Восточном регионах коэффициенты корреляции высокие, здесь можно с уверенностью использовать поправочные коэффициенты. Напротив, в Восточном районе и Северо-Западном регионах достоверность вызывает большие сомнения (табл. 3).

Ель (*Picea abies* L.) имеет небольшое распространение на Приволжской возвышенности и встречается, как правило, отдельными деревьями в составе сосновых и сосново-широколиственных лесов. Во всех регионах ее участие в составе лесных фитоценозов не превышает 0,5%

(табл. 2). Исключение составляет лишь Северный район, где ель образует южно-таежные сосново-еловые и сосново-елово-широколиственные леса (8,5%). Содержание пыльцы в спектрах также не превышает 1%, за исключением Северного региона (2,8%). Самый значительный поправочный коэффициент (причем отрицательный) в Северо-Западном районе. По мере увеличения лесистости он приближается к единице в Восточном районе и становится больше в Западном и Северном (табл. 3). Подобное соотношение приводится для других территорий, в том числе расположенных на границе леса и степи (Носова, 2008; Новенко, 2011; Руденко и др., 2015; Nosova et al., 2015). При этом встречаемость пыльцы на пробных площадях гораздо выше встречаемости самих деревьев, и тем больше, чем более благоприятны условия для ее разноса (более открытые пространства лесостепни и степи). Таким образом, можно с уверенностью говорить о заносном происхождении пыльцы ели в Южном, Северо-Восточном, и Северо-Западном регионах. Об этом свидетельствует и отсутствие здесь корреляции между содержанием пыльцы в спектрах и процентном участии породы в фитоценозах. Однако изменение участия ели в ценозах лесных регионов закономерно ведет к изменению содержания ее пыльцы в спектрах (табл. 3). Сходные данные приводятся и для других территорий (Филимонова, 2005; Бляхарчук, 2010; Новенко и др., 2011; Лаптева, 2007, 2013).

Участие **ясеня** (*Fraxinus excelsior* L.) в составе фитоценозов пробных площадей заметно лишь в Северо-Западном (4,0%) и Северо-Восточном (2,3%) регионах, в остальных не превышает 2%. Встречаемость его пыльцы во всех регионах в 10,0–12,0 раз меньше. Подобные данные приводит и Е.Д. Заклинская (1951). Столь высокий поправочный коэффициент объясняется тем, что эта порода находится на восточной границе ареала, она крайне капризная, цветет и плодоносит не каждый год, часто вымерзает, после чего деревья часто вообще перестают цвести. Кроме того, пыльцевая продуктивность ясеня невелика, о чем свидетельствует и превышение встречаемости деревьев над встречаемостью его пыльцы в спектрах (табл. 2). Полученные коэффициенты корреляции повсеместно имеют очень высокие положительные значения (табл. 3).

Осина (*Populus tremula* L.) имеет достаточно широкое распространение в древостоях Приволжской возвышенности (8,6%), являясь своеобразным лесным сорняком. Особенно много ее в фитоценозах Северо-Восточного

(17,8%) и Северо-Западного (11%) регионов, что неудивительно, если учесть высокую хозяйственную освоенность и, соответственно, вторичный характер лесной растительности этих территорий. Встречаемость породы в фитоценозах всех районов очень высокая – от 50 до 71%. Но несмотря на это, ее пыльца в спектрах пробных площадей практически отсутствует. Основная причина – чрезвычайно низкая стойкость к разрушающим факторам (нами встречены лишь единичные полуразрушенные зерна пыльцы на некоторых площадях, заложенных во время цветения осины).

Участие **ивы (*Salix spp.*)** в сложении лесных фитоценозов ничтожно (табл. 2), хотя пыльцы в спектрах повсеместно значительно больше (от 0,2 до 3,4%). Намного больше встречаемость ее пыльцы на пробных площадях, нежели встречаемость самих деревьев и кустарников. Все это свидетельствует о хорошей летучести и высокой продуктивности пыльцы этих деревьев. Поскольку ива имеет ничтожно малое распространение в лесах, коэффициент корреляции был рассчитан только для Западного и Южного регионов, а также для всей территории Приволжской возвышенности (в остальных регионах он будет иметь слишком большую допустимую ошибку, чтобы говорить о какой-либо закономерности).

Основные закономерности соотношения встречаемости **кустарников, кустарничков, травянистых растений и мхов** в фитоценозах и их пыльцы и спор в субфоссильных спорово-пыльцевых спектрах в разных регионах Приволжской возвышенности практически одинаковы. Различаются лишь количественные показатели. Так, например, зеленые и сфагновые мхи, *Lycopodium*, *Ericaceae* более распространены в сосновых и сосново-широколиственных лесах зеленомошниках и долгомошниках Северного и Западного районов. Напротив, в остепненных районах (Южном и Северо-Восточном) их крайне мало. Кустарники *Viburnum opulus*, *Rhamnus cathartica*, *Euonimus verrucosa* более распространены в Восточном и особенно Северо-Восточном регионах, где преобладают широколиственные леса на богатых почвах.

Превышение встречаемости пыльцы по сравнению с встречаемостью самих продуцирующих ее растений характерно для представителей определенных семейств и родов (*Amaranthaceae* Juss. *Artemisia*, *Asteraceae*, *Atriplex*, *Brassicaceae*, *Chenopodiaceae*, *Poaceae*, *Plantaginaceae*, *Ranunculaceae*, *Urticaceae*) (табл. 5), что связано, по мнению некоторых исследователей, с высокой пыльцевой продуктивностью и (или) летуче-

стью их пыльцы (Моносзон, 1959; Федорова и др., 1980 и др.). Следует отметить, что в группе *Poaceae* процент культурных злаков (*Cerealialia*) очень мал, несмотря на высокую хозяйственную освоенность территории. На подобное явление указывали некоторые исследователи (Носова и др., 2014; Crabtree, 1968; Pears, 1977), объясняя это тем, что хлебные злаки – самоопыляющиеся растения и их пыльца почти не попадает в воздух.

Близки соотношения встречаемости растений в фитоценозах и их пыльцы в спектрах у следующих семейств и родов: *Apiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Crassulaceae*, *Cyperaceae*, *Ericaceae*, *Euonimus*, *Grossulariaceae*, *Iridaceae*, *Primulaceae*, *Rhamnaceae*, *Rosaceae*, *Sorbus*, *Viburnum*.

Многие растения представлены в спектрах намного слабее, чем в фитоценозах: *Lonicera xylostium*, *Boraginaceae*, *Campanulaceae*, *Crassulaceae*, *Fabaceae*, *Gentianaceae*, *Geraniaceae*, *Hypericaceae*, *Lamiaceae*, *Liliaceae*, *Pyrolaceae*, *Rubiaceae*, *Scrophulariaceae*, *Violaceae*. Некоторые растения (*Euphorbiaceae*, *Orchidaceae*) не нашли отражения в субфоссильных спектрах, что свидетельствует об относительно небольшой продуктивности пыльцы представителей этих семейств или их плохой сохранности.

Встречаемость споровых растений в фитоценозах и в спектрах примерно одинакова, за исключением *Polypodiopsida*, чьи споры в спектрах представлены реже.

Полученные данные по травянистым растениям и мхам в общих чертах хорошо согласуются с результатами исследований других авторов (Заклинская, 1951; Прохорова, 1965; Николаева-Прохорова и др., 1973; Вошилко и др., 1982; Филимонова 2005; Новенко и др., 2011; Фатьянова и др., 2012; Лаптева, 2013; Носова и др., 2014 а, б; Руденко и др., 2015; Тупицын, 2015; Тупицын и др., 2015; Faegri, 1966; Rayner, 1976; Hicks et al., 1996).

Выводы

Результаты проведенных исследований позволили сделать выводы, которые необходимо учитывать при интерпретации фоссильных спорово-пыльцевых спектров в целях реконструкции палеорастительности каждого физико-географического региона Приволжской возвышенности.

1. Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры достаточно достоверно отражают состав всех лесных растительных сообществ Приволжской возвышенности, о чем свидетельствуют высокие коэффициенты корреляции для всех основных древесных пород и значительное число представ-

Т а б л и ц а 5

Встречаемость кустарников, кустарничков, травянистых растений и мхов в фитоценозах пробных площадей и их пыльцы и спор в субфоссильных спорово-пыльцевых спектрах Приволжской возвышенности

Наименование групп растений	Встречаемость растений, %	
	в фитоценозах	в спектрах
<i>Amaranthaceae</i> Juss.	2,2	16,5
<i>Apiaceae</i> Lindbl.	71,0	69,3
<i>Artemisia</i> L.	15,8	99,0
<i>Asteraceae</i> Dumort.	61,8	89,5
<i>Boraginaceae</i> Juss.	43,6	5,5
<i>Brassicaceae</i> Burnett.	3,5	36,7
<i>Bryales</i>	11,7	11,7
<i>Campanulaceae</i> Juss.	37,1	2,5
<i>Caryophyllaceae</i> Juss.	52,5	45,2
<i>Chenopodiaceae</i> Vent.	17,7	82,6
<i>Crassulaceae</i> DC	3,2	1,8
<i>Cyperaceae</i> Juss.	81,9	83,7
<i>Equisetaceae</i> Rich. ex DC	11,1	10,0
<i>Ericaceae</i> Juss.	6,5	9,4
<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	68,2	67,5
<i>Euphorbiaceae</i> Juss.	24,8	0
<i>Fabaceae</i> Lindbl.	78,5	55,8
<i>Gentianaceae</i> Juss.	10,6	3,5
<i>Geraniaceae</i> Juss.	43,9	1,0
<i>Grossulariaceae</i> DC	11,0	12,8
<i>Hypericaceae</i> Juss.	23,8	17,9
<i>Iridaceae</i> Juss.	8,8	8,9
<i>Lamiaceae</i> Lindbl.	46,6	38,0
<i>Liliaceae</i> Juss.	69,4	30,8
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	37,7	27,9
<i>Lycopodium</i> L.	2,2	2,0
<i>Orchidaceae</i> Juss.	31,1	0
<i>Plantaginaceae</i> Juss.	14,8	40,1
<i>Poaceae</i> Bernhart.	79,9	83,6
<i>Polygonaceae</i> Juss.	10,2	15,8
<i>Polypodiopsida</i>	30,3	22,6
<i>Primulaceae</i> Vent	18,8	13,3
<i>Pyrolaceae</i> Dumort.	24,6	14,4
<i>Ranunculaceae</i> Juss.	27,6	51,5
<i>Rhamnaceae</i> Juss.	24,1	20,5
<i>Rosaceae</i> Juss.	83,8	84,0
<i>Rubiaceae</i> Juss.	62,8	45,0
<i>Scrophulariaceae</i> Juss.	43,9	38,0
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	53,8	51,5
<i>Sphagnum</i>	3,4	4,0
<i>Urticaceae</i> Juss.	31,7	56,3
<i>Viburnum opulus</i> L.	17,6	13,0
<i>Violaceae</i> Batsch.	55,6	10,0

ленных таксонов в спектрах. Так, из 110 семейств, представляющих флору Приволжской возвышенности, в спектрах встречены пыльца и споры 51 семейства травянистых и мохообразных. Нашли свое отражение и основные 13 семейств, на долю которых приходится около 70% состава всей флоры данной территории (Благовещенский и др., 1984).

2. Необходимо учитывать, что процентное содержание пыльцы в спектрах не всегда объективно отражает роль некоторых древесных пород в фитоценозе, поэтому при интерпретации фоссильных спорово-пыльцевых спектров необходимо учитывать полученные для каждой лесообразующей породы поправочные коэффициенты. Так, содержание пыльцы *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *Alnus* spp., *Salix* spp. на территории всей Приволжской возвышенности значительно завышено по сравнению с участием пород в лесах. Причем по мере увеличения открытости и остепненности территории поправочный коэффициент, как правило, возрастает, что свидетельствует о большой доле заносной пыльцы. Напротив, содержание пыльцы широколиственных пород всегда занижено по сравнению с их ролью в фитоценозах, но различно в разных регионах. Например, для *Quercus robur* характерно возрастание поправочного коэффициента с запада на восток (по мере увеличения континентальности климата) из-за снижения пыльцевой продуктивности. У *Tilia cordata* поправочный коэффициент растет с увеличением облесенности территории (что связано с утратой способности цветения в подлеске), а в самых остепненных районах (особенно в липовых лесах) приближается к единице. Самый значительный поправочный коэффициент независимо от региона произрастания отмечен у *Fraxinus excelsior*, что, несомненно, связано не только с малой пыльцевой продуктивностью, но и с угнетенностью породы на восточной границе своего ареала. Высокие коэффициенты ха-

рактерны также для *Acer* spp. и *Ulmus* spp., что связано с невысокой продуктивностью, летучестью и плохой сохранностью пыльцы. Они примерно одинаковы на всей территории Приволжской возвышенности как и для *Corylus avellana*, но содержание его пыльцы в спектрах и породы в фитоценозах примерно одинаково, за исключением густых темнохвойных сосново-елово-широколиственных лесов, где его пыльцевая продуктивность снижается, также как и участие заносной пыльцы. Содержание пыльцы в спектрах *Picea abies* существенно ниже, чем участие породы в сосновых и сосново-елово-широколиственных лесах в лесных регионах и значительно выше в открытых лесостепных регионах, что обусловлено благоприятными условиями для разноса пыльцы.

3. Поправочные коэффициенты для древесных пород, полученные в лесных регионах (сосновые, сосново-широколиственные леса) схожи с данными, полученными другими авторами для хвойных и хвойно-широколиственных лесов южной и северной тайги (Прохорова, 1965; Николаева-Прохорова и др., 1973; Ятайкин и др., 1975). Поправочные коэффициенты в лесостепных регионах (широколиственные, мелколиственные и смешанные леса) схожи с данными для широколиственных лесов Среднерусской возвышенности и северо-востока Среднего Поволжья (Заклинская, 1951; Шаландина, 1993).

4. Основные закономерности количественного содержания пыльцы и спор кустарников, кустарничков, травянистых растений и мхов в спорово-пыльцевых спектрах и их роли в фитоценозах на всей территории Приволжской возвышенности практически одинаковы. Однако каждому физико-географическому региону (палинологическому району) свойственны свои характерные узколокальные и локальные компоненты спорово-пыльцевых спектров, адекватно отражающие особенности различных растительных экосистем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Благовещенская Н.В. Субрецентные спорово-пыльцевые спектры и их сопоставление с современной растительностью центральной части Приволжской возвышенности // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 10. С. 66–73 [Blagoveshchenskaya N.V. Subretsentnye sporovo-pyl'tsevye spektry i ikh sopostavlenie s sovremennoi rastitel'nost'yu tsentral'noi chasti Privolzhskoi vozvyshennosti // Botanicheskii zhurnal. 1995. T. 80. № 10. S. 66–73].
- Благовещенская Н.В. Динамика растительного покрова центральной части Приволжской возвышенности в голоцене. Ульяновск, 2009. 283 с. [Blagoveshchenskaya N.V. Dinamika rastitel'nogo pokrova tsentral'noi chasti Privolzhskoi vozvyshennosti v golotsene. Ul'yanovsk, 2009. 283 s.].
- Благовещенский В.В., Пчелкин Ю.А. и др. Определитель растений Среднего Поволжья. Л., 1984. 391 с. [Blagoveshchenskii V.V., Pchelkin Yu.A. i dr. Opredelitel' rastenii Srednego Povolzh'ya. L., 1984. 391 s.].
- Благовещенский И.В. Структура растительного покрова, систематический, географический и эколого-биологический анализ флоры болотных

- экосистем центральной части Приволжской возвышенности. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ульяновск, 2006. 41 с. [*Blagoveshchenskii I.V. Struktura rastitel'nogo pokrova, sistemacheskii, geograficheskii i ekologo-biologicheskii analiz flory bolotnykh ekosistem tsentral'noi chasti Privolzhskoi vozvyshennosti: Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. Ul'yanovsk, 2006. 41 s.*].
- Бляхарчук Т.А.* Последледниковая динамика растительного покрова Западно-Сибирской равнины и алтае-сааянской горной области (по данным спорово-пыльцевого анализа болотных и озерных отложений). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск, 2010. 43 с. [*Blyakharchuk T.A. Poslelednikovaya dinamika rastitel'nogo pokrova Zapadno-Sibirskoi ravniny i altae-sayanskoi gornoj oblasti (po dannym sporovo-pyl'tseвого analiza bolotnykh i ozernykh otlozhenii): Avtoref. diss. ... dokt. biol. nauk. Tomsk, 2010. 43 s.*].
- Воцилко М.Е., Кожевников Ю.П.* Отражение современной растительности поверхностными спорово-пыльцевыми спектрами в среднем течении р. Березовки // *Бот. журн.* 1982. Т. 67. № 8. С. 1100–1111. [*Voshchilko M.E. Kozhevnikov Yu.P. Otrazhenie sovremennoi rastitel'nosti poverkhnostnyimi sporovopyl'tsevymi spektromi v srednem techenii r. Berезovki // Bot. Zhurn. 1982. T. 67. № 8. S. 1100–1111.*].
- Гричук В.П., Заклинская Е.Д.* Анализ ископаемых пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. М., 1948. 223 с. [*Grichuk V.P. Zaklinskaya E.D. Analiz iskopaemykh pyl'tsy i spor i ego primenenie v paleogeografii. M., 1948. 223 s.*].
- Грищенко М.Н., Холмовой Г.В.* К методике корреляционного анализа в палинологии (на примере неогена Окско-Донской низменности) // *Методические вопросы палинологии.* М., 1973. С. 47–51 [*Grishchenko M.N., Kholmovoi G.V. K metodike korrelyatsionnogo analiza v palinologii (na primere neogena Oksko-Donskoi nizmennosti) // Metodicheskie voprosy palinologii. M., 1973. S. 47–51.*].
- Дирксен В.Г.* Исследование субрецентных спорово-пыльцевых спектров безлесных территорий для палеогеографических реконструкций // *Палеонтологический журнал.* 2000. № 2. С. 102–107 [*Dirksen V.G. Issledovanie subretsennykh sporovo-pyl'tsevyykh spektrov bezlesnykh territorii dlya paleogeograficheskikh rekonstruktsii // Paleontolog. zhurn. 2000. № 2. S. 102–107.*].
- Жуйкова И.А.* Соответствие субрецентных поверхностных проб составу растительности Вятско-Камского региона // *Методические аспекты палинологии.* М., 2002. С. 82–84.
- Научная библиотека диссертаций и авторефератов disserCat <http://www.dissercat.com/content/rastitelnost-i-klimat-golotsena-mezhgornykh-kotlovin-tsentralnogo-altaya#ixzz4SFIBTxqQ>
- Жуйкова И.А.* Соответствие субрецентных поверхностных проб составу растительности Вятско-Камского региона // *Методические аспекты палинологии. Мат-лы X Всерос. палинол. конф.* М., 2002. С. 82–84 [*Zhuykova I.A. Sootvetstvie subretsennykh poverkhnostnykh prob sostavu rastitel'nosti Vyatsko-Kamского региона // Metodicheskie aspekty palinologii. Mat-ly X Vseros. palinol. konf. M., 2002. S. 82–84.*].
- Заклинская Е.Д.* Материалы к изучению состава современной растительности и ее спорово-пыльцевых спектров для целей биостратиграфии четвертичных отложений (широколиственный и смешанный лес). М., 1951. Вып. 127. 99 с. [*Zaklinskaya E.D. Materialy k izucheniyu sostava sovremennoi rastitel'nosti i ee sporovo-pyl'tsevyykh spektrov dlya tselei biostratigrafii chetvertichnykh otlozhenii (shirokolistvennyi i smeshannyi les). M., 1951. Vyp. 127. 99 s.*].
- Лантева Е.Г.* Развитие растительности и климата восточного склона Урала во второй половине позднего неоплейстоцена и в голоцене: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 2007. 24 с. [*Lapteva E.G. Razvitie rastitel'nosti i klimata vostochnogo sklona Urala vo vto-roj polovine pozdnego neopleistotsena i v golotsene: Avtoref. dis. ... kand. geogr. nauk. M., 2007. 24 s.*].
- Лантева Е.Г.* Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры современной растительности Южного Урала // *Вестн. Башкирского ун-та.* 2013. Т. 18. № 1. С. 77–81 [*Lapteva E.G. Subfossil'nye sporovopyl'tsevye spektry sovremennoi rastitel'nosti Yuzhno Urala // Vestn. Bashkirskogo un-ta, 2013. T. 18. № 1. S. 77–81.*].
- Монозон М.Х.* Рассеивание воздушным путем пыльцы маревых // *Тр. Института географии АН СССР.* М., 1959. Т. 77. Вып. 21. С. 157–165 [*Monozon M.Kh. Rasseivanie vozdushnym putem pyl'tsy marevykh // Tr. Instituta geografii AN SSSR. M., 1959. T. 77. Vyp. 21. S. 157–165.*].
- Никифорова Л.Д.* Субрецентные спорово-пыльцевые спектры средней тайги Северо-Востока европейской части СССР // *Бот. журн.* 1978. Т. 63. № 6. С. 868–885 [*Nikiforova L.D. Subretsennyye sporovo-pyl'tsevyye spektry srednei taigi Severo-Vostoka evropeiskoi chasti SSSR // Bot. Zhurn. 1978. T. 63. № 6. S. 868–885.*].
- Николаева-Прохорова К.В., Шаландина В.Т.* Опыт сопоставления состава современных хвойных и широколиственных лесов Татарской АССР с субфоссильными спорово-пыльцевыми спектрами // *Бот. журн.* 1973. Т. 58. № 11. С. 1619–1627 [*Nikolaeva-Prokhorova K.V. Shalandina V.T. Opyt sopostavleniya sostava sovremennykh khvoynykh i shirokolistvennykh lesov Tatarskoi ASSR s subfossil'nyimi sporovo-pyl'tsevymi spektromi // Bot. zhurn. 1973. T. 58. № 11. S. 1619–1627.*].
- Новенко Е.Ю.* Растительность и климат центральной и восточной Европы в позднем плейстоцене и голоцене: Автореф. дис. ... докт. геогр. наук. М., 2016. 50 с. [*Novenko E.Yu. Rastitel'nost' i klimat tsentral'noi i vostochnoi Evropy v pozdnem pleistotsene i golotsene: Avtoref. dis. ... dokt. geogr. nauk. M., 2016. 50 s.*].
- Новенко Е.Ю., Носова М.Б., Красноруцкая К.В.* Особенности поверхностных спорово-пыльцевых спектров южной тайги восточно-европейской равнины // *Изв. Тульского государственного университета. Естественные науки.* 2011. Вып. 2. С. 345–354 [*Novenko E.Yu., Nosova M.B., Krasnorutskaya K.V. Osobennosti poverkhnostnykh sporovo-pyl'tsevyykh spektrov yuzhnoi taigi vostochno-evropeiskoi ravniny // Izvestiya Tul'skogo gosudarstvennogo universiteta. Estestvennyye nauki. 2011. Vyp. 2. S. 345–354.*].

- Носова М.Б. История лесной растительности Центрально-Лесного государственного заповедника в голоцене: По данным спорово-пыльцевого анализа. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 22 с. [Nosova M.B. Istoriya lesnoi rastitel'nosti Tsentral'no-Lesnogo gosudarstvennogo zapovednika v golotsene: Po dannym sporovo-pyl'tseвого analiza: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. M., 2008. 22 s.]
- Носова М.Б. Рецентные и субрецентные палиноспектры как инструмент для интерпретации фоссильных данных // Палеоботанический временник. Приложение к журналу «Lethaea Rossica». 2015. № 2. С. 270–271 [Nosova M.B. Retsentnye i subretsentnye palinospetkry kak instrument dlya interpretatsii fossil'nykh dannykh // Paleobotanicheskii vremennik. Prilozhenie k zhurnalu «Lethaea Rossica». 2015. № 2. S. 270–271].
- Носова М.Б., Новенко Е.Ю., Зерницкая В.П., Дюжова К.В. Палинологическая индикация антропогенных изменений растительности восточно-европейских хвойно-широколиственных лесов в позднем голоцене // Изв. РАН. Сер. географическая. 2014а. № 4. С. 72–84 [Nosova M.B., Novenko E.Yu., Zernitskaya V.P., Dyuzhova K.V. Palinologicheskaya in-dikatsiya antropogennykh izmenenii rastitel'nosti vostochno-evropeiskikh khvoino-shirokolistvennykh lesov v pozdnem golotsene // Izvestiya RAN. Ser. geograficheskaya. 2014a. № 4. S. 72–84].
- Носова М.Б., Северова Е.Э., Волкова О.А., Косенко Я.В. Палинологические исследования в государственном природном заповеднике Полистовский // Современные тенденции развития особо охраняемых природных территорий. Мат-лы науч.-практ. конф. посвященной 20-летию Государственного природного заповедника Полистовский, 2014б. С. 125–131 [Nosova M.B., Severova E.E., Volkova O.A., Kosenko Ya.V. Palinologicheskie issledovaniya v gosudarstvennom prirodnom zapovednike «Polistovskii» // Sovremennye tendentsii razvitiya osobo okhranyaemykh prirodnykh territorii. Mat-ly nauch.-prakt. konf. posvyashchenoi 20-letiyu Gosudarstvennogo prirodno go zapovednika Polistovskii. 2014b. S. 125–131].
- Носова М.Б., Северова Е.Э., Волкова О.А. Многолетние исследования современных палинологических спектров в средней полосе европейской части России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2015. Т. 120. № 6. С. 42–50. [Nosova M.B., Severova E.E., Volkova O.A. Mnogoletnie issledovaniya sovremennykh palinologicheskikh spektrov v srednei polose evropeiskoi chasti Rossii // Byul. MOIP. Otd. biol. 2015. T. 120. № 6. S. 42–50].
- Прохорова К.В. Сравнение состава современной растительности с субфоссильными спорово-пыльцевыми спектрами (в условиях северной тайги) // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 5. С. 626–638 [Prokhorova K.V. Sravnenie sostava sovremennoi rastitel'nosti s subfossil'nyimi sporovo-pyl'tsevymi spektami (v usloviyakh severnoi taigi) // Bot. zhurn. 1965. T. 50. № 5. S. 626–638].
- Рудая Н.А. Палинологический анализ. Новосибирск, 2010. 48 с. [Rudaya N.A. Palinologicheskii analiz. Novosibirsk, 2010. 48 s.]
- Руденко О.В., Новенко Е.Ю. Отражение состава современной растительности в субфоссильных спорово-пыльцевых спектрах экотона леса и степи Среднерусской возвышенности (на примере Орловской области) // Ученые записки Орловского государственного университета. 2015. Т. 67. № 4. С. 441–446 [Rudenko O.V., Novenko E.Yu. Otrazhenie sostava sovremennoi rastitel'nosti v subfossil'nykh sporovo-pyl'tsevyykh spektakh ekotona lesa i stepi Srednerusskoi vozvyshennosti (na primere Orlovskoi oblasti) // Uchenye zapiski Orlovskogo gosudarstvennogo universiteta. 2015. T. 67. № 4. S. 441–446].
- Тулицын С.С. Рецентные спорово-пыльцевые спектры в различных растительных сообществах на юге Тюменской области // Агроэкоинфо. 2015. № 5. С. 7. [Tupitsyn S.S. Retsentnye sporovo-pyl'tsevyye spektry v razlichnykh rastitel'nykh soobshchestvakh na yuge Tyumenskoi oblasti // Agroekoinfo. 2015. № 5. S. 7].
- Тулицын С.С., Рябогина Н.Е., Иванов С.Н. Поверхностные спорово-пыльцевые спектры на границе леса и степи Западной Сибири // Современные проблемы науки и образования. 2015. № 5; URL: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=21689> (дата обращения: 22.03.2016). [Tupitsyn S.S., Ryabogina N.E., Ivanov S.N. Poverkhnostnye sporovo-pyl'tsevyye spektry na granitse lesa i stepi Zapadnoi Sibiri // Sovremennyye problemy nauki i obrazovaniya. 2015. № 5; URL: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=21689> (data obrashcheniya: 22.03.2016).]
- Фатьянова М.С., Вершинин К.Е. Особенности состава современных спорово-пыльцевых спектров коренных сосняков разных природных зон // Изв. Самарского НЦ РАН. 2012. Т. 14. № 1 (8). С. 2012–2014 [Fat'yanova M.S., Vershinin K.E. Osobennosti sostava sovremennykh sporovo-pyl'tsevyykh spektrov korenykh sosnyakov raznykh prirodnykh zon // Izv. Samarskogo NTs RAN. 2012. T. 14. № 1 (8). S. 2012–2014].
- Федорова Р.В. Вронский В.А. О закономерностях рассеивания пыльцы и спор в воздухе (для целей палеогеографических реконструкций) // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. М., 1980. № 50. С. 153–165 [Fedorova R.V. Vronskii V.A. O zakonomernostyakh rasseivaniya pyl'tsy i spor v vozdukh (dlya tselei paleogeograficheskikh rekonstruktsii) // Byulleten' komissii po izucheniyu chetvertichnogo perioda. M., 1980. № 50. S. 153–165].
- Федорова Р.В. Распространение ветром пыльцы дуба // Тр. конф. по спорово-пыльцевому анализу 1948 г. М., 1950. С. 197–210 [Fedorova R.V. Rasprostranenie vetrom pyl'tsy duba // Tr. konf. po sporovo-pyl'tsevomu analizu 1948 g. M., 1950. S. 197–210].
- Филимонова Л.В. Поверхностные и приповерхностные спорово-пыльцевые спектры из среднетаежной подзоны Карелии // Актуальные проблемы палинологии на рубеже третьего тысячелетия. Мат-лы IX Всерос. палинологич. конф. М., 1999. С. 311–312 [Filimonova L.V. Poverkhnostnye i pripoverkhnostnye sporovo-pyl'tsevyye spektry iz srednetaezhnoi podzony Karelii // Aktual'nye problemy palinologii na rubezhe tret'ego tysyacheletiya. Mat-ly IX Vseros. palinologich. konf. M., 1999. S. 311–312].
- Филимонова Л.В. Динамика растительности среднетаежной подзоны Карелии в позднеледниковье

- и голоцене. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2005. 24 с. [*Filimonova L.V.* Dinamika rastitel'nosti srednetaezhnoi podzony Karelii v pozdnelednikov'e i golotsene: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Petrozavodsk, 2005. 24 s.]
- Чепурная А.А., Новенко Е.Ю.* База данных спорово-пыльцевых спектров территории России и сопредельных стран как инструмент палеоэкологических исследований // Изв. РАН. Сер. Географическая. 2015. № 1. С. 119–128 [*Чепурная А.А., Новенко Е.Ю.* Baza dannykh sporovo-pyl'tsevykh spektrov territorii Rossii i sopredel'nykh stran kak instrument paleoekologicheskikh issledovaniy // Izv. RAN. Ser. Geograficheskaya. 2015. № 1. S. 119–128].
- Чигуряева А.А.* Учебное пособие по палинологии. Ч. II. Саратов, 1976. 48 с. [*Chiguryaeva A.A.* Uchebnoe posobie po palinologii. Ch. II. Saratov, 1976. 48 s.]
- Чураков Б.П., Пятаев И.А., Воецкий А.Д.* К проблеме отмирания дуба в Среднем Поволжье // Состояние растительных ресурсов Восточной Европы. Матлы Междунар. совещ. Ульяновск, 1992. С. 108–109 [*Churakov B.P., Pyataev I.A., Voetskii A.D.* K probleme otmiraniya duba v Srednem Povolzh'e // Sostoyanie rastitel'nykh resursov Vostochnoi Evropy: Mat-ly Mezhdunar. soveshch. Ul'yanovsk, 1992. S. 108–109].
- Шаландина В.Т.* История растительного покрова северо-востока Приволжской возвышенности в голоцене // Самарская Лука, 1993. № 4–93. С. 84–91 [*Shalandina V.T.* Istoriya rastitel'nogo pokrova severovostoka Privolzhskoi vozvyshennosti v golotsene // Samarskaya Luka, 1993. № 4–93. S. 84–91].
- Ятайкин Л.М.* Переотложенная пыльца и применение корреляционного анализа в целях ее распознавания // Систематика и методы изучения ископаемых пыльцы и спор. М., 1964. С. 169–176 [*Yataikin L.M.* Pereotlozhennaya pyl'tsa i primeneniye korrelyatsionnogo analiza v tselyakh ee raspoznaniya // Sistematika i metody izucheniya iskoपाemykh pyl'tsy i spor. M., 1964. S. 169–176].
- Ятайкин Л.М., Шаландина В.Т.* История растительного покрова в районе нижней Камы с третичного времени до современности. Казань, 1975. 199 с. [*Yataikin L.M., Shalandina V.T.* Istoriya rastitel'nogo pokrova v raione nizhnei Kamy s tretichnogo vremeni do sovremennosti. Kazan', 1975. 199 s.]
- Andersen S.* Pollen dispersal in forests // Bull. Ecol. Res. Comm. 1973. N 18. P. 139–140.
- Andersen S.* The relative pollen productivity and pollen representation of North European trees, and correction factors for tree pollen spectra. Determined by surface pollen analysis from forests // Dan. geol. 1970. N 2. P. 96–140.
- Bennett K.D., Hicks S.* Numerical analysis of surface and fossil pollen spectra from northern Fennoscandia // J. of Biogeography. 2005. Vol. 32. P. 407–423.
- Birks H.J.B., West R.G.* (Ed.) Modern pollen studies in some arctic and alpine environments // Quaternary Plant Ecology. Oxford, 1973. P. 143–168.
- Comanor Peter L.* Forest vegetation and the pollen spectrum an examination of the usefulness of the R. valie // Bull. N.J. Acad. Sci. 1968. Vol. 13. N. 1. P. 7–19.
- Crabtree K.* Polen analysis // Sci. progr. 1968. N 56. P. 83–101.
- Curtis J.* The vegetation of Wisconsin. Univ. Wisc. Press. Madison Wisc. 1959. 657 p.
- Davis M.* On the theory of pollen analysis // Am. J. Sci. 1963. N 261. P. 897–912.
- Dodson J.* Modern pollen rain and recent vegetation history on Zord Now Island: evidence of human impact // Rev. of palaeobot. and palynol. 1982. Vol. 39. N 1–2. P. 1–21.
- Dodson J.* Pollen deposition in a small closed drainage basin Lake // Rev. of palaeobot. and palynol. 1977. Vol. 24. N 4. P. 179–194.
- Faegri K., von der Pijl.* The principles of pollination ecology. Pergamon, 1966. 248 p.
- Giesecke T., Fontana S.L., van der Knaap W.O., Pardoe H.S., Pidek I.A.* From early pollen trapping experiments to the Pollen Monitoring Programme // Veg. Hist. Archaeobot. 2010. Vol. 19. P. 247–258.
- Hall S.* Deteriorated pollen grains and the interpretation of quaternary pollen diagrams // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1981. 32. N. 2–3. P. 193–206.
- Heide K.* The pollen-tree relationship within forests of Wisconsin and Upper Michigan, U.S.A // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1982. Vol. 36. N 1–2. P. 1–23.
- Hicks S.* Modern pollen rain in Finnish Lapland investigated by analysis of surface moss samples // New Phytol. 1977. N 78. P. 715–734.
- Hicks S.* Present and past pollen records of Lapland forest // Rev. of Palaeobot. and Palynol. 1994. 82. P. 17–35.
- Hicks S., Birks H.J.B.* Numerical analysis of modern and fossil pollen spectra as a tool for elucidating the nature of fine-scale human activities in boreal areas // Veget. Hist. Archaeobot. Vol. 5. 1996. P. 257–272.
- Nicholas J.* Pollen rain-present vegetation relations Starling Forest, New York // Bull. Torrey Bot. Club. 1970. Vol. 96. N 3. P. 361–369.
- Nosova M.B., Severova E.E., Volkova O.A., Kosenko J.V.* Representation of Picea pollen in modern and surface samples from Central European Russia // Veget. Hist. Archaeobot. 2015. Vol. 24. Iss. 2. P. 319–330.
- Pears N.* Pollen analysis a review of some developments and interpretation problems // Scot. Geogr. Mag. 1977. N 93. P. 32–44.
- Pohl F.* Die Pollenkorngewichte einiger windblütiger Pflanzen und ihre ökologische Bedeutung // Isid. 1937. Abt. A. N 1–2. P. 112–172.
- Polevova S., Skjoth C., Severova E., Kosenko Y.* Ragweed in aeropalynological spectrum of Moscow: long-distance transport or local flowering? // Proc. 6PMP Conference, 3–9 June 2007, Jurmala. Jurmala, 2007. P. 67–69.
- Rayner G., Ogden, C., Hayes V.* Dispersion of fern spores into and Within a forest // Rhodora, 1976. Vol. 78. N 815. P. 473–487.
- Seppä H., Birks H.J.B., Odland A., Poska A., Veski S.* A modern pollen-climate calibration set from Northern Europe: developing and testing a tool for palaeoclimatological reconstructions // Journal of Biogeography. 2004. T. 31. № 2. C. 251–267.
- Tynsley H., Smith R.* Surface pollen studies across a woodland/heath transition and their application to the interpretation of pollen diagrams // New Phytol. 1974. N 73. P. 547–565.
- Walker D.* Vegetation's fourth dimension // New Phytol. 1982. Vol. 90. N 3. P. 419–429.

**FEATURES OF INTERPRETATION SUBFOSSIL SPORE-POLLEN
SPECTRA VOLGA UPLAND (FOR PALAEOBOTANICAL
RECONSTRUCTION)**

N.V. Blagoveshchenskaya

This paper analyzes of subfossil spore-pollen spectra of 197 surface samples in six regions of the Volga Uplands. It has been established that they are sufficiently reliably reflect the composition of the forest plant communities, but the degree of participation in the pollen spectra of some tree species are not always consistent with their role in plant communities. Therefore, the interpretation of fossil pollen-spore spectra obtained must be considered for each forest species correction factors. The content of pollen *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *Alnus* spp., *Salix* spp. throughout the Volga Uplands significantly overstated in comparison with rocks in the woods. Moreover, with increasing opening area, the correction factor usually increases. On the contrary, the content of pollen broadleaf species, always underestimated compared to their role in plant communities. High correction factors for *Acer* spp., *Ulmus* spp., *Fraxinus excelsior* are associated with low productivity, volatility and poor preservation of pollen. They are about the same throughout the territory of the Volga Uplands, as well as for *Corylus avellana*, but the content of pollen in the spectra of rocks and plant communities in roughly equal. For *Quercus robur* increase correction factor depends on the increase in continental climate from west to east for *Tilia cordata* – from the expansion of forest land. The content of pollen in the spectra of *Picea abies* significantly underestimated in comparison with the role of breed in pine and pine-spruce-deciduous forests in the forest regions and significantly overstated in the open steppe, which is associated with the conditions for the separation of pollen. Pollen and spores of bushes, shrubs, herbaceous plants and mosses in the spectra adequately reflect the characteristics of different plant ecosystems of each region's Volga Upland. The data for all forest and forest-steppe regions of the study area were analyzed and compared with studies of other authors.

Key words: subfossil spore-pollen spectra, history of vegetations Volga Upland.

¹ Blagoveshchenskaya Nina Vasiljevna, Ulyanovsk State University, Faculty of Ecology, Department of General and Biological Chemistry (globularia@mail.ru).

УДК 581.524.441 : 582.287.237(238)

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МАКРОМИЦЕТАХ АРХИПЕЛАГА ЗЕМЛЯ ФРАНЦА-ИОСИФА

О.Н. Ежов¹, И.В. Змитрович², Р.В. Ершов³

Представлены данные о новых находках макромицетов на территории федерального заказника Земля Франца-Иосифа. Растительность Земли Франца-Иосифа относится к полярно-пустынный или высокоарктическому типу, а зональные сообщества представлены криптогамными разнотравно-подушечными пустошами, на плато развиты варианты щебнистых горных высокоарктических тундр. Макромицеты в примитивных перигляциальных экосистемах этой зоны играют существенную роль, регулируя влагообеспеченность водорослевых матов, разлагая тонкий слой моховой дернины и формируя эктомикоризу полярных ив и дриад. Оригинальный материал получен в ходе двух летних сезонов: в августе 2014 г. и июле – сентябре 2015 г. были выполнены 10 микологических сборов на трех островах архипелага (острова Гукера, Нортбрука и Хейса). В результате исследований для семи видов (*Arrhenia lobata*, *A. obatra*, *Clitocybe festiva*, *Galerina arctica*, *G. pseudocerina*, *G. pseudomycesopsis*, *Hebeloma gigaspermum*), ранее отмеченных на островах, зарегистрированы новые места находок (в таблице соответствующие виды и острова отмечены звездочкой). Кроме того, пять видов (*Arrhenia spathulata*, *Psilocybe coprophila*, *Pseudoomphalina pachyphylla*, *Peziza arenaria*, *P. cerea*) указываются впервые для архипелага; все они описаны по оригинальному материалу.

Ключевые слова: Арктика, архипелаг Земля Франца-Иосифа, особо охраняемые природные территории, грибы, аннотированные списки, новые находки.

Государственный природный заказник Земля Франца-Иосифа лежит в зоне полярных пустынь, и его биота представляет собой уникальный природный комплекс, сформировавшийся на полярном пределе жизни. Грибы макромицеты в примитивных перигляциальных экосистемах этой зоны играют существенную роль, регулируя влагообеспеченность водорослевых матов, разлагая тонкий слой моховой дернины и формируя эктомикоризу полярных ив и дриад (Матвеева и др., 2015). По сравнению со многими другими группами живых организмов, они изучены недостаточно и очень неравномерно. Первые микологические сборы на архипелаге были выполнены Гарри Фишером (H. Fischer) в 1895–1896 гг. в экспедиции Джексона–Хармсуорта 1894–1897 гг. (Каратыгин и др., 1999).

История микологических исследований приведена в работе О.Н. Ежова и соавторов (2014), где сведены данные о находках на данной территории 94 видов высших грибов (включая фитопатогенные и лихенофильные микромицеты),

принадлежащих к отделам Ascomycota (74 вида) и Basidiomycota (20 видов). Впоследствии микологические исследования на архипелаге были продолжены. Цель настоящей работы – представление данных о новых находках макромицетов на территории архипелага.

Материал и методы

Архипелаг Земля Франца-Иосифа расположен в полярно-арктической климатической зоне, для которой характерны близкие к нулю или отрицательные значения годового радиационного баланса и средней месячной температуры воздуха в течение всего года и, соответственно, очень короткий вегетационный период. В течение всех летних месяцев периодически наблюдались заморозки и выпадение снега.

Растительность Земли Франца-Иосифа относится к полярно-пустынный или высокоарктическому типу (Александрова, 1983; Юрцев и др., 1978; Матвеева и др., 2015). Зональные сообщества представлены криптогамными раз-

¹ Ежов Олег Николаевич – вед. науч. сотр. Национального парка Русская Арктика и Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики Российской академии наук, канд. биол. наук (olegezhik@gmail.com); ² Змитрович Иван Викторович – ст. науч. сотр. Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, канд. биол. наук (iv_zmitrovich@mail.ru; IZmitrovich@binran.ru); ³ Ершов Роман Викторович – ст. науч. сотр. Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики РАН, канд. биол. наук (zfi.ecolog@mail.ru).

нотравно-подушечными пустошами, на плато развиты варианты щербистых горных высокоарктических тундр (САУМ, 2003). Растительный покров преимущественно разомкнутый с общим проективным покрытием менее 40% на сухих и увлажненных пустошах. В более благоприятных условиях с умеренным и хорошим увлажнением покрытие повышается до 40–80%, в оптимальных местообитаниях формируется сплошной покров с преобладанием моховой дернины, нередко встречаются пышные подушки цветковых растений (Сафронова, 1986).

Оригинальный материал получен сотрудниками парка Русская Арктика М.В. Гаврило и Д.С. Менниковым в ходе двух летних сезонов: в августе 2014 г. и июле – сентябре 2015 г. были выполнены 10 микологических сборов на трех островах архипелага (острова Гукера, Нортбрука и Хейса).

Сбор материала проводили во время кратковременных высадок на побережье при проведении плановых работ. Найденные грибы фотографировали и гербаризировали, а также кратко описывали и фотографировали местообитание.

Определение собранного материала выполнено в лаборатории систематики и географии грибов Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Препараты мицелия и генеративных элементов грибов готовили с использованием 5%-го раствора КОН, реактива Мельцера, 0,1%-го раствора метиленового синего («cotton-blue»). Микроскопическое исследование гри-

бов и видовую идентификацию проводили по сводкам «Nordic Macromycetes» (1997, 2000) и «Funga Nordica» (2012).

Образцы хранятся в Федеральном исследовательском центре комплексного изучения Арктики Российской академии наук, г. Архангельск (AR).

Результаты и обсуждение

Данные о макромицетах Земли Франца-Иосифа сведены в таблице. В результате исследований, проведенных в 2014–2015 гг., для восьми видов, ранее отмеченных на островах, появились новые места находок (в таблице соответствующие виды и острова отмечены звездочкой). Кроме того, пять видов указаны впервые для архипелага (в таблице отмечены двумя звездочками). Виды, найденные А.Г. Ширяевым, отмечены тремя звездочками (Матвеева и др., 2015). Далее следует их характеристика.

Отдел Basidiomycota

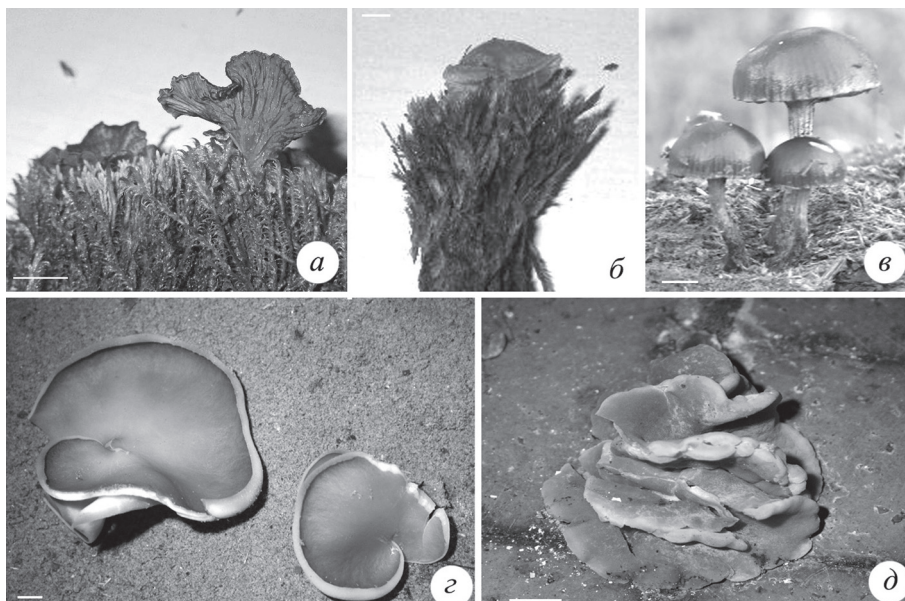
Класс Agaricomycetes

Порядок Agaricales

Семейство Tricholomataceae

Arrhenia spathulata (Fr.) Redhead, Can. J. Bot. 62(5): 876, 1984 (рисунок, a)

Базидиомы с зауженным в боковую или эксцентрическую ножку основанием, лепестковидные, шпательевидно-веерообразные с волнистым



Новые находки макромицетов на архипелаге Земля Франца-Иосифа: a – *Arrhenia spathulata*; б – *Pseudoomphalina pachyphylla*; в – *Psilocybe coprophila*; г – *Peziza arenaria*; д – *P. cerea* (фото М.В. Гаврило (а–в), Д.С. Менникова (г–д)). Масштабная линейка 5 мм

до лопастного краем, (2–3)×(0,5–2,5) см, тонкие (до 3 мм толщиной), серовато-коричневатые, гигрофаннные, при высыхании роговидной консистенции. Гименофор морщинистый или венозный, состоящий из более или менее радиальных, нередко дихотомически разветвленных и анастомозирующих складок. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Гифы 2,5–7 мкм в диаметре, без пружек, регулярно дихотомически ветвящиеся, в желатинизированных частях гименофора извилистые, в пилеипеллисе прямые, полосато-исчерченные. Цистид нет. Базидии (25–35)×(5–6,5) мкм, булавовидно-цилиндрические, четырехспоровые, с изогнутыми стеригмами длиной 4–6 мкм. Базидиоспоры (6–10)×(4–6) мкм, каплевидные, гиалиновые, тонкостенные, неамилоидные.

Мицелий гриба колонизирует побеги мхов, развиваясь на них биотрофно.

Изученный образец: о. Гукера, бухта Тихая, на мхах в моховых сообществах, 02.VIII 2015 и 18.VIII 2015. Коллектор М.В. Гаврило (AR 2427).

***Pseudoomphalina pachyphylla* (Fr.) Knudsen, Nordic J. Bot. 12(1): 76, 1992 (рисунок, б)**

Базидиомы агарикоидные, дифференцированные на шляпку и центральную ножку, растущие небольшими группами. Шляпка полукруглая, более или менее плоская с небольшим углублением, гладкая или слегка хлопьевидно-чешуйчатая, 1–3 см в диаметре, бледно-охряная до сероватой. Пластинки слегка низбегающие, широкие, толстые, часто нерегулярные, белые. Ножка высотой 1–4 см, толщиной 0,1–0,4 см, тонкая, цилиндрическая или слегка сжатая, прямая гладкая, беловатая. Мякоть тонкая, беловатая или одноцветная со шляпкой, с мучным запахом. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Гифы 2,5–6 мкм в диаметре, с пружками, в пилеипеллисе инкрустированные. Цистид нет. Базидии булавовидные (15–28)×(4–6) мкм, четырехспоровые. Споры (6,5–9)×(4,5–6) мкм, эллипсоидальные, тонкостенные, гиалиновые, гладкие, неамилоидные.

Обитает в качестве сапротрофа на разлагающейся моховой подстилке, обычно на бедных почвах.

Изученный образец: о. Гукера, бухта Тихая, на почве среди мхов, 18.VIII 2015. Коллектор М.В. Гаврило (AR 2510).

Семейство Strophariaceae

***Psilocybe coprophila* (Bull.) P. Kumm., Führ. Pilzk.: 71, 1871 (рисунок, в)**

Базидиомы агарикоидные, дифференцированные на шляпку и центральную ножку, растущие небольшими группами. Шляпка полукруглая, более или менее выпуклая, иногда с низким бугорком, гладкая, слабо слизистая, в молодом возрасте полосатая и покрыта белыми хлопьями по краям (следы частного покрывала), 1–3 см в диаметре, темно-коричневая, желтовато- или красновато-коричневая, кожистая, блестящая, со временем выцветающая. Пластинки приросшие, широкие, тонкие, с пластиночками, вначале серые, затем серовато-коричневые, красновато-коричневые, до темно-коричневых, со светлым краем. Ножка 1–5 см высотой и 0,1–0,5 см толщиной, тонкая, цилиндрическая, прямая или изогнутая, в молодом возрасте покрытая чешуйками или хлопьями, затем волокнистая или гладкая, вначале беловатая, затем рыжеватая-желтая или желтовато-беловатая, светлее шляпки. Мякоть тонкая, беловатая или одноцветная со шляпкой, с приятным грибным запахом. Споровый порошок темно-красно-коричневый.

Гифальная система мономитическая. Гифы 3–7 мкм в диаметре, с пружками и относительно вздутыми сегментами. Плевроцистид нет. Хейлоцистиды бутылковидные, (20–30)×(6,5–9) мкм. Базидии головчато-булавовидные, четырехспоровые, (15–32)×(5–10) мкм. Споры (11–14)×(6,5–8) мкм, гексагонально-эллипсоидальные, толстостенные, сажисто-серые, гладкие, с заметной порой прорастания. Обитает сапротрофно на помете различных животных, развивается во влажных местах.

Изученный образец: о. Гукера, бухта Тихая, на почве среди мхов и на помете различных животных. 04.VIII 2014. Коллектор М.В. Гаврило, (AR 2273).

Отдел Ascomycota

Класс Pezizomycetes

Порядок Pezizales

Семейство Pezizaceae

***Peziza arenaria* Osbeck., K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. 23: 288, 1762 (рисунок, г)**

Апотеции плоско-блюдцевидные, 0,5–3 см в диаметре; иногда имеется небольшая узелковидная ножка. Гимений сиреневато-фиолетовый или красновато-фиолетовый, гладкий, воско-

видной консистенции. Эксципул бледный, серовато-сиреневатый до бледно-коричневого, гладкий. Мякоть бледно-сиреневая, тонкая, хрупко-хрящевидная, без особого вкуса и запаха.

Эксципул округло-угловатой текстуры, монотический. Парафизы булавовидные, с изогнутыми концами. Аски (300–340)×(10–11) мкм, цилиндрические, с амилоидными верхушками, восьмиспоровые. Аскоспоры (13–17)×(7–10) мкм, эллипсоидальные, без капельно-зернистого содержимого, гладкие. В природных экосистемах отмечается как гумусовый сапротроф с лигнотрофной активностью.

Изученный образец: о. Хейса, отмечен на песчаной насыпке потолочного перекрытия (чердак одноэтажного заброшенного деревянного здания – бывшая обсерватория им. Кренкеля, не эксплуатируется более 20 лет). Субстрат – песок (супесь) с примесью мелких камней, местами лежал снег, который не таял на протяжении всего лета. 04.IX 2015. Коллектор Д.С. Менников (AR 2429).

***P. cerea* Sowerby ex Fr., Syst. Mycol. 2(1):
52, 1822 (рисунок, д)**

Апотеции сначала чашевидные, затем раскрывающиеся до блюдцевидных (1–15 см в диаметре), с волнистым, часто разрывающимся краем; нередко в сростках; иногда имеется небольшая узелковидно-корневидная ножка. Гимений серо-коричневатый до золотисто-коричневатого, с возрастом темнеющий, по краю более бледный, восковидно-мягкохрящевидной консистенции. Эксципул бледный, беловатый или серовато-буроватый, мелковолосистый или мелкозернистый. Мякоть ломкая, восковатая, белая или коричневатая.

Эксципул округло-угловатой текстуры, монотический. Парафизы септированные, с тонкими булавовидными вершинами. Аски (250–300)×(12–14) мкм, цилиндрические, с амилоидными концами, восьмиспоровые. Аскоспоры (14,5–17,5)×(8–10,5) мкм, эллипсоидальные, без капельно-зернистого содержимого, с гладкой или мелкокрапчатой поверхностью. В природных экосистемах отмечается как гумусовый сапротроф с лигнотрофной активностью.

Изученный образец: о. Хейса. Найден на кафельном полу в помещении бывшей столовой, на месте, где раньше находились раковины для умывания (помещение заброшено, не эксплуатируется более 20 лет). Плодовые тела росли на стыках керамических плиток, где скопилось

мелкодисперсное органическое вещество. Коллектор Д.С. Менников 04.IX 2015 (AR 2430). Ранее отмечен на Таймыре долина р. Хатанга (Каратыгин и др., 1999).

Заключение

Для сообществ на полярном пределе жизни характерны структурная простота и экономичность. Пессимальные гидротермические условия диктуют организмам необходимость тесной пространственной и функциональной ассоциации. Для сообществ перигляциальной зоны весьма характерно развитие микоризных, лишайниковых и лишайникоподобных симбиозов. Отсутствие сколь угодно существенного запаса нередуцированной биомассы – характерная черта перигляциальных биомов. В сообществах полярных пустынь нет ничего «лишнего», и численность организмов практически всех систематических групп жестко регулирована.

Для макромицетов существенно отсутствие в зоне полярных пустынь депо лигнина и других полифенольных композитов (ветровально-почвенные комплексы в лесной зоне и достаточно мощно развитая торфяная страта во многих типах тундровых сообществ). Биоморфологическая структура растительного покрова полярной пустыни практически не оставляет возможностей грибам для освоения этой зоны и в качестве микоризных симбионтов. Эта ниша ограничивается полярными ивами и дриадами. Именно этими обстоятельствами во многом определяются особенности таксономического состава и трофической структуры биоты агарикоидных грибов полярных пустынь. Здесь отсутствуют все таксоны, диверсификация которых связана с освоением древесной и подстилочной меганиш, а также микоризной специализацией на определенных видах лесных ценозообразователей. Видовой состав агарикоидных грибов зоны полярных пустынь крайне беден.

Трофическая структура биоты агарикомицетов полярной пустыни упрощена и «рационализирована»: важная роль принадлежит симбиотрофам – микоризообразователям и так называемым базидиолишайникам, являющимся заметным компонентом пионерных сообществ этой зоны. Численность сапротрофных групп лимитируется как отсутствием запаса мортмассы, так и гидротермическим фактором. В итоге здесь представлены немногочисленные экстремофилы (психрофилы), колонизирующие мортмассу, накапливающуюся в моховой дернине. Хорионо-

мический профиль биоты агарикоидных грибов имеет ярко выраженный арктоальпийский характер. Это, по сути, группировка «маргиналов», в своем большинстве не представленных на равнинных пространствах умеренного и аридного поясов. Их нахождение в перигляциальных сообществах Арктики, а также в соответствующих альпийских местообитаниях глубоко закономерно. Вероятно, мы имеем дело с достаточно консервативной и при этом «инте-

рактивной» сетью, определяющей стабильность перигляциальных сообществ и первой откликающейся на климатические изменения, способствующие расширению зоны жизни.

Авторы статьи выражают благодарность заместителю директора национального парка Русская Арктика по научной работе канд. биол. наук М.В. Гаврило и сотруднику отдела охраны парка Д.С. Менникову за предоставленные микологические сборы.

Исследования поддержаны Российским фондом фундаментальных исследований. Проект № 14-04-98810 р_север_а «Особенности и характер распределения микобиоты на прибрежных и островных арктических территориях Севера России (на примере Архангельской области)». Работа И.В. Змитровича выполнена в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН в рамках госзадания на 2016 г. «Биоразнообразие и пространственная структура сообществ грибов и миксомицетов в природных и антропогенных экосистемах», № 01201255604.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Александрова В.Д.* Растительность полярных пустынь СССР. Л., 1983. 142 с. [*Aleksandrova V.D.* Rastitel'nost' polyarnykh pustyn' SSSR. L., 1983. 142 s.].
- Говоруха Л.С.* К микрофлоре Земли Франца-Иосифа // Проблемы Арктики и Антарктики. 1960. Вып. 3. С. 119–121 [*Govorukha L.S.* K mikroflоре Zemli Frantsa-Iosifa // Problemy Arktiki i Antarktiki. 1960. Вып. 3. С. 119–121].
- Ежов О.Н., Гаврило М.В., Змитрович И.В.* Грибы архипелага Земля Франца-Иосифа. Тр. Кольского научного центра РАН. Океанология. № 4. Вып. 2. 2014. С. 288–299 [*Ezhov O.N., Gavrilov M.V., Zmitrovich I.V.* Griby arhipelaga Zemlya Frantsa-Iosifa. Tr. Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN. Okeanologiya. № 4. Вып. 2. 2014. С. 288–299].
- Каратыгин И.В., Нездоймино Э.Л., Новожил Ю.К., Журбенко М.П.* Грибы Российской Арктики. СПб., 1999. 212 с. [*Karatygin I.V., Nezdoiminogo E.L., Novozhilov Yu.K., Zhurbenko M.P.* Griby Rossiiskoi Arktiki. SPb., 1999. 212 s.].
- Матвеева Н.В., Заноха Л.Л., Афонина О.М., Потемкин А.Д., Патова Е.Н., Давыдов Д.А., Андреева В.М., Журбенко М.П., Конорева Л.А., Змитрович И.В., Ежов О.Н., Ширяев А.Г., Кирцидели И.Ю.* Растения и грибы полярных пустынь северного полушария. СПб., 2015. 320 с. [*Matveeva N.V., Zanozha L.L., Afonina O.M., Potemkin A.D., Patova E.N., Davydov D.A., Andreeva V.M., Zhurbenko M.P., Konoreva L.A.,*
- Zmitrovich I.V., Ezhov O.N., Shiryayev A.G., Kirtsideli I.Yu.* Rasteniya i griby polyarnykh pustyn' severnogo polushariya. SPb., 2015. 320 s.].
- Сафронова И.Н.* О растительности островов Мейбел и Гукера (архипелаг Земля Франца-Иосифа) // Природные комплексы Арктики и вопросы их охраны. Л., 1986. С. 51–62 [*Safronova I.N.* O rastitel'nosti ostrova Meibel i Gukera (arkhipelag Zemlya Frantsa-Iosifa) // Prirodnye komplekсы Arktiki i voprosy ikh okhrany. L., 1986. С. 51–62].
- Юрцев Б.А., Толмачев А.И., Ребристая О.В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9–104 [*Yurtsev B.A., Tolmachev A.I., Rebristaya O.V.* Floristicheskoe ogranichenie i razdelenie Arktiki // Arkticheskaya floristicheskaya oblast'. L., 1978. С. 9–104].
- CAVM Team. Circumpolar Arctic Vegetation Map. Scale 1:7,500,000. Conservation of Arctic Flora and Fauna (CAFF) Map No. 1. U.S. Fish and Wildlife Service, Anchorage, 2003.
- Funga Nordica* (Eds H. Knudsen, J. Vesterholt). Vol. 1–2. Agaricoid, Boletoid, clavarioid, cyphelloid, and gastroid genera. Copenhagen, 2012. 1083 p.
- Nordic Macromycetes* (Ed. L. Hansen, H. Knudsen). Vol. 1. Ascomycetes. Copenhagen, 2000. 301 p.
- Nordic Macromycetes* (Ed. L. Hansen, H. Knudsen). Vol. 3. Heterobasidioid, aphyllorphoroid and gastromycetoid basidiomycetes. Copenhagen, 1997. 445 p.

Поступила в редакцию / Received 25.03.2016
Принята к публикации / Accepted 16.06.2016

NEW DATA ON MACROMYCETES OF FRANZ JOSEF LAND ARCHIPELAGO

*O.N. Ezhov*¹, *I.V. Zmitrovich*², *R.V. Ershov*³

The present paper is devoted to new data report on macromycetes of the Franz Joseph Land (Russian Arctics). The vegetation of Franz Joseph Land treating a polar desert or high Arctic type and zonal communities are presented by cryptogamic dashes mosaics. In the northernmost limits of plant cover the macromycetes accomplish a range of sufficient ecological functions, as the winkle of mineral nutrients by mycorrhiza, the reduction of mort-mass in moss and herbs communities, the regulation of mineral and water nutrition within thallophyte communities of polygonal grounds. The field material was obtained during two summer seasons – August 2014 and July–September 2015 from Hooker, Northbruck and Heyss islands. In total, 7 new findings on uninspected islands were made as *Arrhenia lobata*, *A. obatra*, *Clitocybe festiva*, *Galerina arctica*, *G. pseudocerina*, *G. pseudomycenopsis*, *Hebeloma gigaspermum*, and 5 species (*Arrhenia spathulata*, *Psilocybe coprophila*, *Pseudoomphalina pachyphylla*, *Peziza arenaria*, *P. cerea*) were recorded as new for the archipelago. All the 5 species were described basing on original material.

Key words: Arctics, Franz Joseph Archipelago, protected nature areas, грибы, checklists, new finds.

Acknowledgement. The research was supported by RFBR [project N 14-04-98818 “Sufficient features and distributional patterns of mycobiota of coastal and island subarctic areas of Russian North (on the material of Arkhangelsk Region)”. The work by I.V. Zmitrovich was carried out in canvas of the State task N 01201255602 of the Laboratory of Systematics and Geography of Fungi of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences.

¹ Ezhov Oleg Nikolaevich, Russian Arctic National Park and Federal Center for Integrated Arctic Research (olegezhik@gmail.com); ² Zmitrovich Ivan Viktorovich, Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (iv_zmitrovich@mail.ru; IZmitrovich@binran.ru); ³ Ershov Roman Viktorovich, Russian Arctic National Park and Federal Center for Integrated Arctic Research (zfi.ecolog@mail.ru), Federal Center for Integrated Arctic Research.

УДК 581.4

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ И ОНТОМОРФОГЕНЕЗ *PLAGIORHEGMA DUBIA* MAXIM. В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ

Т.А. Безделева¹

Представлены результаты изучения развития *Plagiorhegma dubia* Maxim. в разных условиях обитания. Выявлен новый, ранее не отмечавшийся, подземно-надземный способ прорастания семян. Описаны разные жизненные формы, произрастающие в лесных формациях и в культуре. В лесу обитает длиннокорневищная, а на альпийской горке – короткокорневищная плотно-дерновинная жизненная форма.

Ключевые слова: *Plagiorhegma dubia*, семена, прорастание, жизненные формы, онтогенез, корневище, побег.

Как известно, жизненная форма (ЖФ) является категорией, которая наилучшим образом отражает связь организма со средой, и часто растения, произрастающие в различных эколого-ценотических условиях, могут быть представлены разными жизненными формами.

Наиболее существенными экологическими факторами, влияющими на структуру растений, являются влажность почвы и воздуха, свет, большое значение имеют также температурный режим, структурные и химические особенности почвы и др. (Серебрякова, Воронин, 2006, Комарова и др., 2009 и др.).

P. dubia (косоплодник сомнительный) – представитель семейства Berberidaceae Juss., восточно-азиатский вид, реликт третичного периода, произрастающий на российском Дальнем Востоке, в Китае и на п-ве Корея. По данным С.С. Харкевича (1987), на Дальнем Востоке России вид встречается в южной и центральной частях Уссурийского флористического района и очень редко в восточной части Буреинского флористического района («Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1987). Однако на карте, приведенной в этой же работе, указаны места сбора *P. dubia* только в Уссурийском флористическом районе, причем во всех его частях (рис. 1). На северном пределе ареала вид становится редким, нуждается в охране и поэтому внесен в Красную книгу Хабаровского края (2008).

P. dubia (*Jeffersonia dubia*) – одно из красивейших растений флоры российского Дальнего Востока. Особенно красиво оно ранней весной во

время цветения. Этот вид может быть широко использован в озеленении городов, парков и скверов, для чего необходимо знание биологии растения, онтогенеза и его поведения как в естественных условиях обитания, так и в культуре. Однако до сих пор известна только одна небольшая публикация М.Ю. Горбань (2003), касающаяся биоморфологических особенностей косоплодника сомнительного.

Перед нами стояла задача изучить онтоморфогенез *P. dubia* в природных популяциях и в культуре, выявить основные различия в ходе их онтоморфогенеза и структуры их жизненных форм.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили разновозрастные особи *P. dubia*, собранные автором в лиственных (Лазовский р-н) и кедрово-широколиственных лесах в окрестностях г. Владивосток, в природном заповеднике Уссурийский (Уссурийский р-н), а также на альпийской горке сотрудницы Ботанического сада-института ДВО РАН Т.А. Москалюк (пос. Горнотаежное, Уссурийский р-н). Условия произрастания в лесу и в культуре (на альпийской горке) резко отличаются по освещенности, структуре и химическому составу почв.

P. dubia – мезофит, обитает в неморальных кедрово-широколиственных и широколиственных лесах, отличающихся умеренно увлажненными, богатыми перегноем и хорошо дренированными почвами; изредка в кустарниковых зарослях (Харкевич, 1987; Шлотгауэр, Мельникова, 1990 и др.).

¹ Безделева Тамара Аркадьевна – вед. науч. сотр. Ботанического сада-института ДВО РАН, доцент, канд. биол. наук (18-02@mail.ru).

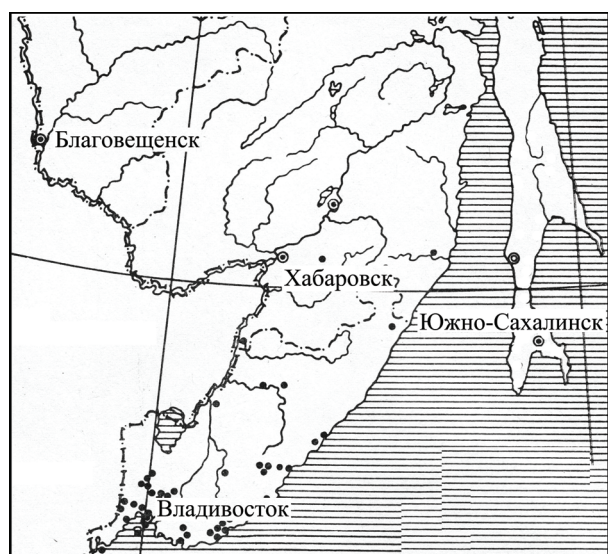


Рис. 1. Карта распространения (места сбора отмечены черными точками) *Plagiorhegma dubia* на российском Дальнем Востоке

Кедрово-широколиственные и широколиственные леса занимают пологие и покатые склоны, влажные плато и долины. Характерной особенностью почв в этих лесах является хорошая водо- и воздухопроницаемость верхнего слоя. Это мезофитные леса с богатым флористическим составом, в одном типе леса иногда насчитываются до 30–40 видов деревьев и кустарников, в связи с чем летом под пологом леса наблюдается значительное затенение. Кроме того, эти леса характеризуются большим разнообразием травянистых растений, которые создают высокую конкуренцию рассматриваемому виду.

Альпийская горка расположена на инсолируемом участке, и растения днем в течение всего вегетационного сезона освещаются солнечными лучами. Особенно хорошо освещена горка в мае – июне. Высота горки 0,8–0,9 м; протяженность с севера на юг составляет 6 м, а с запада на восток – 7 м до водоема и 20 м за водоемом. Особи *P. dubia* были посажены на северном откосе горки на высоте 20–30 см от подножия. Во время максимального наполнения водоема место произрастания косоплодника остается достаточно влажным, а в засушливую погоду, когда водоем пустеет, влагообеспеченность его снижается до критической, но в меньшей степени, чем на вершине. Затенения особей другими растениями, произрастающими на горке, или какими-либо выступами не наблюдается. Почва на альпийской горке уплотнена и слабо дренирована, т.е. имеет весьма неблагоприятный водно-воздушный и тепловой режимы, а летом под действием солнечных лучей пересыхает, и растения страдают от недостатка влаги.

На горке растут другие растения (эхинацея, карликовые ирисы, адонис, тимьяны, примулы, птицемлечники, хосты и др.), которые не оказывают неблагоприятного влияния на произрастающий рядом вид *P. dubia*.

При изучении онтогенеза и выделении возрастных состояний использовалась методика Т.А. Работнова (1950), дополненная А.А. Урановым (1975), Л.А. Жуковой (1995) и др., а также морфологические методы описания побегов, корневых систем и жизненных форм И.Г. Серебрякова (1962, 1964).

Результаты и обсуждение

При изучении онтоморфогенеза *P. dubia* в культуре и природных условиях выделены латентный, прегенеративный и генеративный периоды, а также соответствующие им онтогенетические состояния: проросток (*p*), ювенильное (*j*), имматурное (*imm*), виргинильное (*v*), молодое (*g*₁) и средневозрастное генеративное (*g*₂), которым соответствуют определенные фазы морфогенеза.

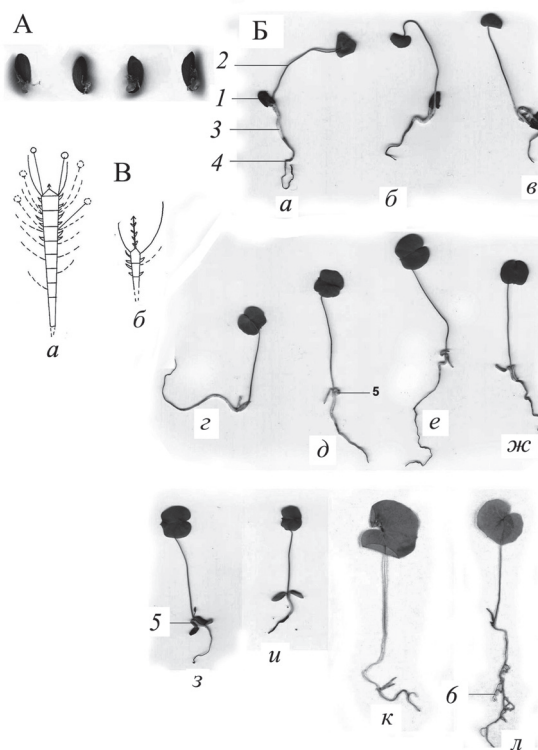


Рис. 2. Структура семян, нарастание и формирование проростков, типы побегов *Plagiorhegma dubia*. Семена *Plagiorhegma dubia* (А). Прорастание семян *Plagiorhegma dubia* (Б): а, б – подземный этап прорастания семян; г, д, е, ж – этап выхода семядолей из семенной кожуры; з, и – выход семядолей на дневную поверхность; к, л – проростки в конце вегетации (конец августа); 1 – семя, 2 – первый настоящий лист, 3 – гипокотиль, 4 – главный корень, 5 – семядоли, 6 – боковой корень. Типы побегов *Plagiorhegma dubia* (В)

Латентный период. Семена созревают и опадают в начале – середине июня и остаются в состоянии покоя до весны следующего года. Семена *P. dubia*, темно-коричневые, продолговато-овальной формы, длиной 0,5–0,6 см и шириной 0,18–0,2(0,3) см, с придатком в виде тонкой пластинки с бахромчатым краем (рис. 2, А). По данным И.А. Ивановой (1985), для семян *P. dubia* в период созревания и опадения характерны маленький недоразвитый зародыш и обильный эндосперм. В связи с этим семена не могут прорасти до тех пор, пока не завершится период внутрисеменного роста и развития зародыша, который длится не менее 6 месяцев (Иванова, 1985). Кроме того, исследования И.А. Ивановой и С.В. Нестеровой (1990) показали, что сеять нужно свежесобранные семена, в этом случае их всхожесть (по данным этих авторов) составляет 56 и 81,1%. Через 1–1,5 месяца хранения всхожесть семян резко снижается.

Прегенеративный период

Проросток. Семена прорастают в конце апреля – начале мая. Их важной биологической особенностью является способ прорастания. Вообще для семенных растений описаны два способа прорастания: надземный (на дневную поверхность выносятся семядоли) и подземный (семядоли остаются в семени под землей). В литературе встречаются два противоположных мнения о прорастании семян *P. dudia*: И.А. Иванова (1985) пишет о подземном, а М.Ю. Горбань (2003) – о надземном типе прорастания.

При изучении онтоморфогенеза *P. dubia* мы столкнулись со своеобразным способом прорастания его семян, который заключается в том, что вначале из семени появляется главный (зародышевый) корешок и гипокотиль, а затем на дневную поверхность выносятся первый ассимилирующий лист. Семядоли на этом этапе прорастания остаются под землей в семенной кожуре, как это бывает при подземном способе прорастания (рис. 2, Б, а, б, в). После выхода на дневную поверхность первого настоящего листа семядоли освобождаются от семенной кожуры. Затем в результате вытягивания клеток гипокотыля и его удлинения они поднимаются в верхние слои субстрата, выходят на дневную поверхность и располагаются в горизонтальной плоскости с двух сторон от стебля, как это обычно наблюдается при надземном способе прорастания (рис. 2, Б, г, д, е, ж, з, и). Находясь под землей, семядоли остаются светлыми, этиолированными, а выходя на дневную поверхность, начинают зеленеть. Подобный способ прорас-

тания занимает переходное положение между подземным и надземным способами прорастания и может быть назван подземно-надземным. Анализ многочисленных литературных источников (Васильченко, 1960 и др.; Покровская, 1960; Комарова, 1986 и др.; Безделева, 2012), в которых приведено описание проростков и способов прорастания семян большого числа видов, не выявил подземно-надземного способа прорастания.

Разные точки зрения на способ прорастания у *P. dubia*, можно объяснить только тем, что исследователи наблюдали разные этапы прорастания. И.А. Иванова изучала начальный этап прорастания (выход ассимилирующего листа), а М.Ю. Горбань – конечный этап (выход семядолей на дневную поверхность).

Несомненно, данный способ прорастания будет играть важную роль при обсуждении вопросов эволюции, как в пределах таксонов (в частности, сем. *Berberidaceae*), так и жизненных форм.

У проростков формируется первичный розеточный побег с парой семядольных и одним, реже двумя, ассимилирующими листьями, один из которых появляется на дневной поверхности раньше семядолей. Семядоли сидячие, овальные, длиной 0,6–0,7 см и шириной 0,15–0,2 см (рис. 2, Б, рис. 3, А, Б). В состоянии проростка растение остается практически до конца периода вегетации. За лето пластинки семядолей увеличиваются в размерах, вытягиваются в длину, приобретая удлиненно-продолговатую форму, их длина достигает 0,7–0,8 см (рис. 2, Б, к, л). В конце августа семядоли отмирают. Первый настоящий лист длинночерешковый: в начале прорастания длина черешка составляет 1,5–2,5 см, а к концу вегетации увеличивается до 7–8 см. Листовая пластинка с плоской, реже округлой, верхушкой и с шипиком в центре, который образует выходящая за пределы листа главная жилка (рис. 2, Б, з). Длина листовой пластинки в течение сезона увеличивается от 0,3 до (0,6) 1,6 см, а и ширина – от 0,6 до (0,7) 1,9 см. Заканчивается побег верхушечной, закрытой почкой с 2–3 чешуевидными листьями. Верхушечная почка продолговатая (до 1 мм в длину). Главный корень длиной 0,9–3,5 см, к концу вегетации иногда ветвится и несет до пяти боковых корней. Гипокотиль длиной 0,6–0,9 см и 0,07–0,1 см в диаметре вначале существенно отличается от главного корня по окраске и диаметру. В дальнейшем отличия сглаживаются и не так четко прослеживаются. К концу вегетации увеличивается длина корня, который ветвится до 2–3-го порядка (рис. 2, Б, к, л).

Ювенильные растения. После отмирания семядолей растение переходит в ювенильное онто-

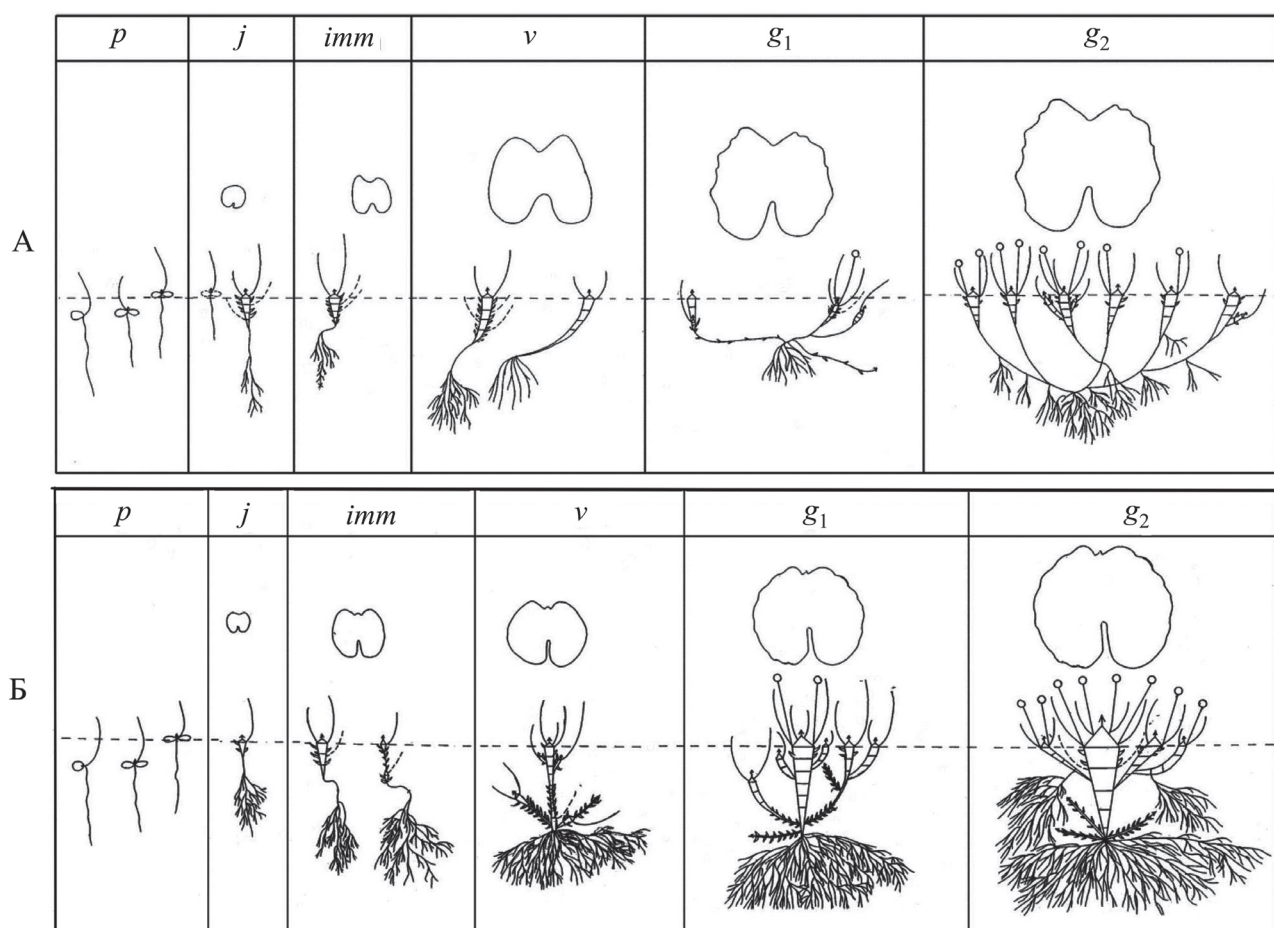


Рис. 3. Схемы онтоморфогенеза *Plagiorhegma dubia* в разных условиях произрастания: А – в природе (в лесу) Б – в культуре (на альпийской горке)

генетическое состояние, в котором может находиться в течение одного или нескольких лет. Побег розеточный, моноподиально нарастающий. В течение этого возрастного состояния усложняется структура побега, изменяются форма и размеры листовой пластинки, увеличиваются размеры и разветвленность корневой системы.

Уже в ювенильном состоянии заметны отличия в структуре особей, развивающихся в природных условиях и на альпийской горке.

В природных условиях растение в ювенильном состоянии находится в течение 6–10 лет. На побегах однолетних особей ниже ассимилирующих листьев сохраняются рубцы отмерших семядолей. Побеги 2–3-летних особей несут в основании два мелких (длиной менее 1 мм) и один более крупный (длиной до 3 мм) чешуевидный лист (рис. 3, А). Кроме чешуевидных, на побеге развиваются 1–2 ассимилирующих длинночерешковых листа. Длина черешка 3,2–3,4 см, длина и ширина листовой пластинки 0,6–1,7 и 0,8–2,0 см соответственно. На верхушке листа появляется выемка, глубина и ширина которой

достигают 0,12 мм и 0,5–1,0 см соответственно. Глубина выемки в основании листа составляет 0,25–0,5 см, а ширина – менее 0,1 см. Если на побеге развиваются два листа, то пластинка второго листа имеет меньшие размеры, а выемки в основании и на верхушке этого листа глубже и шире в сравнении с первым листом. Побег остается розеточным и нарастает моноподиально.

Главный корень (длина 3,0–4,2 см) ветвится, и число боковых корней на нем колеблется от 3 до 9 (17). Боковые корни достигают в длину 1,0–3,0 см и ветвятся до 3-го порядка. От основания гипокотила может отходить один придаточный корень длиной 0,7–1,0 см. Однако число боковых корней и их размеры значительно меньше в сравнении с корнями особей, выросших в культуре. Гипокотиль слабо отличается от главного корня и достигает в длину до 0,6–0,7 см, у некоторых особей он изгибается и принимает горизонтальное положение.

В культуре в ювенильном состоянии растение находится 1–2 года. У особей на альпийской горке, по сравнению с особями данного возрастного состояния в природе, отмечается более мощное

развитие корневой системы. Главный корень достигает в длину 3,2–4,9 см и несет от 10 до 20 боковых корней, ветвящихся до 2–3-го порядка (рис. 3, Б). Побег остается розеточным и нарастает моноподиально, формируя ежегодно укороченные приросты с тремя чешуевидными и одним-двумя ассимилирующими листьями. В пазухе чешуевидных листьев закладываются боковые почки, остающиеся некоторое время спящими. Листья длинночерешковые, длина черешка 3,6–3,8 см; листовая пластинка приобретает характерную для вида форму и достигает 1,8 см в длину и 2,1 см в ширину. Листья почковидные, по бокам округлые, на верхушке и в основании с хорошо заметными выемками. В основании листа глубина и ширина выемки составляют 0,4–0,5 и 0,08–0,4 см, а на верхушке листа 0,1 и 0,4–0,7 см соответственно. Заканчивается побег верхушечной почкой с несколькими чешуевидными листьями, которая к концу вегетации достигает 2 мм в длину. Длина гипокотыля 0,6–0,8 см, он трудноотличим от главного корня, как по цвету, так и по диаметру.

В связи с тем, что продолжительность ювенильного онтогенетического состояния в культуре короче в сравнении с продолжительностью данного состояния в природе, переход в следующую фазу развития в культуре наступает раньше.

Имматурные растения. В имматурном состоянии отличия в структуре особей, выросших в природе и на альпийской горке, проявляются еще более четко. В естественных условиях произрастания особи косоплодника в имматурном состоянии находятся в течение нескольких лет. Побег остается розеточным и продолжает нарастать моноподиально за счет верхушечной почки. На побеге развиваются три чешуевидных и один, редко два ассимилирующих листа. Листья длинночерешковые (длина черешка 7,6–14,2 см). Листовая пластинка имеет длину 2,6–3,15 см и ширину 2,3–3,6 см. В природных условиях гипокотиль изгибается, и основание побега может принимать наклонное положение. Корневая система становится более мощной за счет увеличения числа, разрастания и ветвления боковых и придаточных корней. Главный корень длиной 5,8–7,6 см ветвится до 2–4-го порядка и часто теряется среди боковых и придаточных корней, так как прекращает нарастать в длину и практически у всех особей наблюдается его частичное отмирание

У растений в культуре в данном возрастном состоянии также продолжается дальнейшее развитие корневой системы. Наблюдается увеличение числа и степени ветвления боковых и придаточных корней, которые хорошо отличаются по размерам от

главного корня. У имматурных особей на альпийской горке корневая система намного более мощная и разветвленная, чем у имматурных особей в природных условиях. Главный корень достигает в длину 6,0–9,0 см, придаточные корни – 8,3 см.

Побег продолжает нарастать моноподиально, формируя укороченные розеточные годичные побеги. В имматурном возрастном состоянии у особей, растущих на альпийской горке, гипокотиль под действием контрактильной деятельности корней изгибается, что способствует погружению верхушечной почки в субстрат. Побег остается ортотропным и на нем развиваются три чешуевидных и один-два ассимилирующих листа. Черешок листа имеет длину 4,7–7,6 см; у листовой пластинки длина 1,6–1,9 см, а ширина 2,0–3,4 см. У некоторых особей после образования розеточного побега из верхушечной почки развивается прирост длиной в несколько миллиметров с плотно расположенными очень мелкими чешуевидными листьями (рис. 2, В, б), который в дальнейшем продолжает нарастать, развивая характерный для вида розеточный побег. В данном возрастном состоянии растения на альпийской горке находятся не более 1–2 лет.

Виргинильные растения. В природных условиях побег в этом онтогенетическом состоянии продолжает нарастать моноподиально, ежегодно формируя укороченные розеточные приросты. Годичные розеточные побеги несут 3–4 чешуевидных и 2–3 ассимилирующих листа. Наиболее крупный чешуевидный лист имеет длину 0,6–0,7 см. Длина черешка увеличивается до 13,0–15,2 см, длина и ширина листовой пластинки – до 5,2 и 5,8 см соответственно. В июле побег заканчивается верхушечной почкой (длиной до 0,8 см) с 4–5 зачатками чешуевидных листьев. В конце периода вегетации в почке закладываются, кроме чешуевидных, 1–2 ассимилирующих листа. В природных условиях главный корень практически полностью отмирает, годичные приросты побега входят в состав эпигеогенного корневища, которое принимает наклонное положение. Корневая система представлена в основном придаточными корнями, ветвящимися до 2–4-го порядка.

У виргинильных растений, развивающихся на альпийской горке, трогаются в рост спящие почки, в результате чего увеличивается число побегов, каждый из которых нарастает моноподиально. Годичные приросты этих побегов постепенно втягиваются в почву и входят в состав формирующихся укороченных корневищ. Почки, расположенные на этих корневищах, трогаются в рост и дают начало побегам следующего порядка. Укороченный годичный прирост включает до 3–5 чешуевидных

и 1–2 ассимилирующих листьев. Чешуевидные листья имеют длину 2–7 мм. Ассимилирующие листья длинночерешковые, листовая пластинка 2,7–4,9 см в длину и 4,5–5,8 см в ширину. У многих особей наблюдается полное отмирание главного корня, значительно увеличивается число придаточных корней, отходящих от укороченных корневищ и ветвящихся до 3–4-го порядка, что приводит к увеличению размера корневой системы.

Генеративный период

Молодые генеративные растения. Накопив достаточное количество питательных веществ, особи *P. dubia* зацветают и переходят в молодое генеративное состояние. Этот вид по ритму сезонного развития относится к ранцветущим весенне-летнезеленым лесным растениям, цветение которых приходится на апрель и начало мая – период максимального освещения и благоприятного увлажнения под пологом леса.

На молодых генеративных растениях развиваются как генеративные, так и вегетативные побеги. Оба типа побегов розеточные и нарастают моноподиально. Генеративный побег несет 3–5 чешуевидных и 2–4 ассимилирующих листа. Генеративные органы представлены одиночными цветками, которые выходят из пазух ассимилирующих листьев розеточного побега. Верхушечная почка побега никогда не формирует генеративных органов, оставаясь в течение всей жизни побега вегетативной. Данный вид имеет моноподиальную розеточную модель побегообразования, описанную Т.И. Серебряковой (Серебрякова, Богомолова, 1984 и др.). По определению Т.Д. Михайловой (1970), побеги растений с моноподиальной розеточной моделью побегообразования следует называть поликарпическими, так как они по окончании первой генерации продолжают нарастать и в отличие от монокарпических побегов цветут многократно в течение жизни (рис. 2, В, а).

В природе у молодых генеративных растений спящие почки на корневищах, трогаясь в рост, формируют плагиотропные гипогейные корневища длиной до 2,5–6,7 см, а затем, переходя к ортотропному нарастанию, дают начало эпигейным участкам смешанного корневища. Корневая система представлена придаточными корнями, отходящими от корневищ.

Молодые генеративные растения *P. dubia*, развивающиеся на альпийской горке, существенно отличаются от растений данного вида, произрастающих под пологом леса. Побеги, нарастая

моноподиально, продолжают интенсивно ветвиться за счет почек, расположенных в пазухах чешуевидных листьев. Из пазушных почек близ верхушки побега развиваются укороченные розеточные побеги. Почки, находящиеся в основании побега, дают начало подземным плагиотропно нарастающим побегам длиной до 3–3,5 см с плотно расположенными чешуевидными листьями, а затем надземным розеточным побегам. В результате на особи значительно увеличивается число побегов и ассимилирующих листьев. Листья длинночерешковые. Генеративные органы, также как и у особей в природных условиях, представлены одиночными цветками, которые выходят из пазух ассимилирующих листьев. Верхушечная почка побега не формирует генеративных органов, оставаясь в течение всей жизни побега вегетативной. Таким образом, и в культуре данный вид имеет моноподиальную розеточную модель побегообразования. К концу данного возрастного состояния у растений на альпийской горке образуются раз-

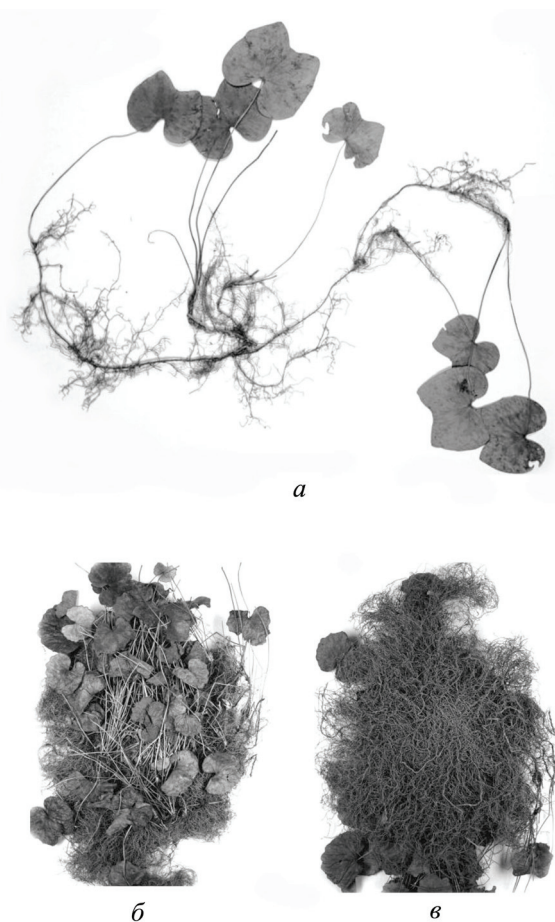


Рис. 4. Жизненные формы *Plagiorhegma dubia*: а – длиннокорневищная ЖФ в природе; б, в – плотнодерновинная ЖФ в культуре (б – вид особи сверху, в – вид особи снизу)

ветвленные особи с плотно расположенными розеточными моноподиально нарастающими побегами и мощной корневой системой.

Средневозрастное генеративное состояние. Во взрослом генеративном состоянии растения и в природных условиях, и на альпийской горке достигают максимального развития. Произрастая в лесу на хорошо дренированных, влажных, богатых лесных почвах, особи *P. dubia* формируют разветвленную систему удлиненных гипогеогенных корневищ длиной до 12–15 см, разрастаются и образуют куртины до 30–40 см в диаметре (рис. 4, а). Корневая система представлена небольшим числом придаточных корней, отходящих от корневищ.

По системе И.Г. Серебрякова (1964) косоплодник сомнительный относится к подклассу дерновинных травянистых поликарпиков, к группе длиннокорневищных травянистых растений, которые образуют крупные рыхлые куртины. Куртины, как правило, представляют собой систему парциальных кустов, соединенных между собой более или менее длинными подземными корневищами. Длина корневищ зависит от плотности почвы, степени ее аэрации и увлажненности.

Годичный побег генеративных растений остается розеточным, несет 3–5 чешуевидных и 2–3 ассимилирующих листа, заканчивается верхушечной почкой длиной до 8 мм. Одиночные цветки выходят из пазух ассимилирующих листьев (рис. 2, В, а). Во взрослом генеративном состоянии особи *P. dubia* могут достигать возраста в несколько десятков лет. Определить абсолютный возраст невозможно, так как корневище, нарастая на верхушке, отмирает в основании.

Таким образом, жизненная форма косоплодника сомнительного в природе – длиннокорневищный травянистый поликарпик с розеточными моноподиально нарастающими побегами и пазушными одиночными цветками. Боковые побеги, развивающиеся из спящих почек, также нарастают моноподиально. При этом наблюдается симподиальное ветвление особи и моноподиальное нарастание ее побегов. Пространственная структура особей и степень автономности парциальных кустов позволяют отнести молодые и средневозрастные растения в природных условиях произрастания к полицентрическим жизненным формам.

Во взрослом генеративном состоянии прослеживаются максимальные отличия жизненных форм растений *P. dubia*, произрастающих в лесах и на альпийской горке.

Особи, произрастающие на альпийской горке в условиях значительно отличающихся от условий естественных мест обитания, в средневозрастном генеративном состоянии достигают в диаметре до 40–80 см (рис. 4, б).

Главный корень либо полностью отмирает, либо теряется между придаточными корнями, которые представлены в большом количестве у средневозрастных генеративных растений, обладающих мощной корневой системой (рис. 4, в). Побеговая система насчитывает до 50–200 моноподиально нарастающих розеточных побегов. Их годовые приросты несут 3–5 чешуевидных и 2–3 ассимилирующих листа, из пазух которых выходят одиночные цветки. Годичные приросты побегов образуют укороченные эпигеогенные корневища, которые наряду с мощной корневой системой принимают участие в образовании плотно-дерновинной особи *P. dubia* (рис. 4, б, в). Генеративные особи косоплодника на альпийской горке достигают возраста 10–12 лет.

В связи с тем, что формируются плотно-дерновинные особи с большим числом плотно расположенных побегов, молодые и средневозрастные генеративные растения в культуре являются моноцентрическими.

Ранее мы (Безделев, Безделева, 2006) описывали жизненную форму *P. dubia* как многолетний летнезеленый травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с розеточным побегом.

Проведенные исследования позволили уточнить способ нарастания у особей данного вида, произрастающих в природе, где данный вид имеет жизненную форму длиннокорневищного травянистого поликарпика с розеточными моноподиально нарастающими поликарпическими побегами и одиночными цветками, выходящими из пазух ассимилирующих листьев.

Кроме того, описана жизненная форма особей, произрастающих на альпийской горке, которая резко отличается от жизненной формы, формирующейся в природе. В культуре косоплодник имеет жизненную форму короткорневищного плотно-дерновинного травянистого поликарпика с мощно развитой корневой системой и множеством розеточных моноподиально нарастающих поликарпических побегов. Исследования других ботаников подтверждают наши наблюдения.

Таким образом, в результате проведенного исследования выявлен новый, ранее неизвестный подземно-надземный способ прорастания семян,

свойственный *P. dubia*. Изучены жизненные формы данного вида и процессы их формирования в природных условиях и в культуре (на альпийской горке).

Жизненная форма особей, произрастающих на альпийской горке, резко отличается от ЖФ, формирующейся в природе. Несмотря на формирование разных жизненных форм для этого вида как в природных условиях, так и в культуре характерна розеточная моноподиальная модель побегообразования.

Пространственная структура особей, а также степень автономности побегов и парциальных кустов позволяет нам охарактеризовать растения из

естественных местообитаний как полицентрические, а выросшие на альпийской горке – как моноцентрические.

Исследования показали, что растения вида *P. dubia* на альпийской горке и в лесных ценозах различаются по длительности возрастных состояний (разница составляет несколько лет), а также по продолжительности жизни, которая у особей в культуре намного меньше, чем в природе.

Автор выражает благодарность сотруднице Ботанического сада ДВО РАН, докт. биол. наук Т.А. Москалюк за предоставленную возможность проведения исследования на альпийской горке и за помощь в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток, 2006. 295 с. [Bezdelev A.B., Bezdeleva T.A. Zhiznennyye formy semennykh rasteniy rossiskogo Dal'nego Vostoka. Vladivostok, 2006. 295 s.].
- Безделева Т.А. Морфолого-биологические особенности проростков некоторых растений флоры Приморского края // Актуальные проблемы современной биоморфологии. Киров, 2012. С. 283–294 [Bezdeleva T.A. Morfologo-biologicheskie osobennosti prorstkov nekotorykh rasteniy flory Primorskogo kraya // Aktual'nye problemy sovremennoy biomorfologii. Kirov, 2012. S. 283–294].
- Васильченко И.Т. Вскоды деревьев и кустарников. М.; Л., 1960. 301 с. [Vasil'chenko I.T. Vskhody derev'ev i kustarnikov. M.; L., 1960. 301 s.].
- Горбань М.Ю. Биоморфологические особенности косоплодника сомнительного (*Plagiorhegma dubia* Maxim.) // Биологическое разнообразие. Интродукция растений / Мат-лы третьей Междунар. науч. конф., 23–25 сентября 2003 г. С.-Петербург, 2003. С. 305–307 [Gorban' M.Yu. Biomorfologicheskie osobennosti kosoplodnika somnitel'nogo (*Plagiorhegma dubia* Maxim.) // Biologicheskoe raznoobrazie. Introduktsiya rasteniy / Mat-ly tret'ei Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, 23–25 sentyabrya 2003 g. S.-Peterburg, 2003. S. 305–307].
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 223 с. [Zhukova L.A. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy. Ioshkar-Ola, 1995. 223 s.].
- Иванова И.А. Морфология и особенности прорастания семян джефферсонии // Биология семян интродуцированных растений. М., 1985. С. 140–148 [Ivanova I.A. Morfologiya i osobennosti prorstaniya semyan dzhefersonii // Biologiya semyan introdutsirovannykh rasteniy. M., 1985. S. 140–148].
- Комарова Т.А. Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток, 1986. 221 с. [Komarova T.A. Semennoe vozobnovlenie rasteniy na svezhikh garyakh (lesa Yuzhnogo Sikhote-Alinya). Vladivostok, 1986. 221 s.].
- Комарова Т.А., Ловелиус Н.В., Жильцов А.С. Индикация природных процессов в лесах среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток, 2009. 200 с. [Komarova T.A., Lovelius N.V., Zhil'tsov A.S. Indikatsiya prirodnikh protsessov v lesakh srednegornogo poyasa Yuzhnogo Sikhote-Alinya. Vladivostok, 2009. 200 s.].
- приrodnikh protsessov v lesakh srednegornogo poyasa Yuzhnogo Sikhote-Alinya. Vladivostok, 2009. 200 s.].
- Красная книга Хабаровского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных: официальное издание / Министерство природных ресурсов Хабаровского края, институт водных и экологических проблем ДВО РАН. Хабаровск, 2008. 632 с. [Krasnaya kniga Khabarovskogo kraya: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoventiya vidy rasteniy i zhivotnykh: ofitsial'noe izdanie / Ministerstvo prirodnykh resursov Khabarovskogo kraya, institut vodnykh i ekologicheskikh problem DVO RAN. Khabarovsk, 2008. 632 s.].
- Михайлова Т.Д. Биоморфологические особенности *Astragalus glycyphyllus* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75. Вып. 5. С. 74–81 [Mikhailova T.D. Biomorfologicheskie osobennosti *Astragalus glycyphyllus* L. // Bul. MOIP. Otd. biol. 1970. T. 75. Vyp. 5. S. 74–81].
- Нестерова С.В. Изучение прорастания и изменения жизнеспособности семян некоторых травянистых растений // Охрана, обогащение, воспроизводство и использование растительных ресурсов. Ставрополь, 1990. С. 178–180 [Nesterova S.V. Izuchenie prorstaniya i izmeneniya zhiznesposobnosti semyan nekotorykh travyanistykh rasteniy // Okhrana, obogashchenie, vosproizvodstvo i ispol'zovanie rastitel'nykh resursov. Stavropol', 1990. S. 178–180].
- Покровская В.М. Материалы по морфологии проростков и всходов растений северных степей // Тр. Центр. Черноз. гос. заповедника, 1960. Вып. 6. С. 173–198. [Pokrovskaya V.M. Materialy po morfologii prorstkov i vskhodov rasteniy severnykh stepei // Tr. Tsent. Chernoz. gos. zapovednika, 1960. Vyp. 6. S. 173–198].
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. Геоботаника, 1950. Вып. 6. С. 7–204 [Rabotnov T.A. Zhiznennyyi tsikl mnogoletnikh travyanistykh rasteniy v lugovykh tsenozakh // Tr. Botan. in-ta im. V.L. Komarova AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika, 1950. Vyp. 6. S. 7–204].
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: жизненные формы покрытосеменных и хвойных // М., 1962. 378 с. [Serebryakov I.G. Ekologicheskaya

- morfologiya rastenii: zhiznennye formy pokrytosemennykh i khvoinykh // М., 1962. 378 s.].
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. 1964. Т. 3. С. 146–205 [Serebryakov I.G. Zhiznennye formy vysshikh rastenii i ikh izuchenie // Polevaya geobotanika. 1964. Т. 3. S. 146–205].
- Серебрякова Т.И., Богомолова Т.В. Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Viola* (Violaceae) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 729–742 [Serebryakova T.I., Bogomolova T.V. Modeli pobegoobrazovaniya i zhiznennye formy v rode *Viola* (Violaceae) // Bot. zhurn. 1984. Т. 69. № 6. S. 729–742].
- Серебрякова Т.И., Воронин Н.С. // Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. М., 2006. С. 485–525 [Serebryakova T.I., Voronin N.S. // Botanika s osnovami fitotsenologii: Anatomiya i morfologiya rastenii. М., 2006. S. 485–525].
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. 339 с. [Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka. L., 1985. Т. 1. 339 s.].
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–24 [Uranov A.A. Vozrastnoi spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov // Nauch. dokl. vyssh. shk. Biol. nauki, 1975. № 2. S. 7–24].
- Харкевич С.С. Сем. Барбарисовые – *Berberidaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 31–37 [Kharkevich S.S. Sem. Barbarisovye – *Berberidaceae* Juss. // Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka. L., 1987. Т. 2. S. 31–37].
- Шлотгауэр С.Д., Мельникова А.Б. Они нуждаются в защите. Редкие растения Хабаровского края. Хабаровск, 1990. 287 с. [Shlotgauer S.D., Mel'nikova A.B. Oni nuzhdayutsya v zashchite. Redkie rasteniya Khabarovskogo kraia. Khabarovsk, 1990. 287 s.].

Поступила в редакцию / Received 21.09.2015
Принята к публикации / Accepted 10.05.2016

LIFE FORMS AND ONTOMORPHOGENES OF THE *PLAGIORHEGMA DUBIA* MAXIM. IN THE DIFFERENT ECOLOGICAL CONDITIONS

T.A. Bezdeleva¹

Results of studying development of the life forms *Plagiorhegma dubia* Maxim. forms in different conditions of dwelling are presented. The new, earlier not noted, hypogeal-epigeal germination of seeds is revealed. The different life forms which are formed in forest formations and on the Alpine hill are revealed. In the wood it is formed long-short rhizome the life form; on the Alpine hill – dense-cespitose life form.

Key words: *Plagiorhegma dubia*, seems, germination, life forms, ontogeny, rhizome, stem.

¹ Bezdeleva Tamara Arkadjevna, Botanical Garden-Institute FEB RAS (18-02@mail.ru).

УДК 581.6

ОТКРЫТАЯ ИНФОРМАЦИОННАЯ СИСТЕМА ПО АНАТОМИИ И МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ИДЕНТИФИКАЦИИ ОБЪЕКТОВ РАСТИТЕЛЬНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

*Е.Э. Северова¹, М.В. Нилова², А.Г. Девятков³, О.А. Волкова⁴, С.В. Полевова⁵,
А.Г. Платонова⁶, А.И. Рудько⁷, В.Р. Филлин⁸, Д.М. Фырнин⁹*

Идентификация объектов растительного происхождения – задача, актуальная для решения многих фундаментальных проблем и прикладных вопросов. Она не может быть реализована без опоры на обширные эталонные коллекции. Развитие цифровых технологий позволяет решить проблему доступа к ботаническим коллекциям на новом методологическом уровне, обеспечив не только открытый доступ к информации, но и возможность дистанционного пополнения коллекции, а также консультации в режиме реального времени. В статье описана открытая информационная система в виде веб-сайта (<http://botany-collection.bio.msu.ru>), сочетающая в себе материалы палинологической, карпологической коллекций и коллекции анатомических срезов и образцов древесины, созданных на биологическом факультете МГУ за последние 70 лет.

Ключевые слова: цифровые коллекции, высшие растения, морфология, анатомия, палинология, древесина, карпология, информационная система, база данных.

Определение объектов растительного происхождения – задача, актуальная для решения многих фундаментальных и прикладных проблем. Идентификация растительных остатков лежит в основе реконструкций растительности и климата прошлого, широко используется в археологии и экологии, для решения вопросов систематики и филогении таксонов различного ранга, в криминалистических исследованиях, при реставрации и экспертизе памятников культуры и произведений искусства, в аллергологии и иммунологии. Такие исследования не могут быть реализованы без опоры на эталонные коллекции, охватывающие широкий спектр видов на больших территориях. Создание комплексных информационных систем, сочетающих в себе несколько коллекций, взаимно дополняющих друг друга, значительно расширяют возможности экспертов при идентификации растительного материала.

Такая открытая информационная система в виде веб-сайта, развернутого над базой данных (<http://botany-collection.bio.msu.ru>), была создана на базе коллекций кафедры высших растений биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, собранных за последние 70 лет. Система включает в себя три блока, соответствующих трем коллекциям: «Пыльца» (палинологическая коллекция), «Древесина» (коллекция древесины) и «Плоды и семена» (карпологическая коллекция). Система имеет общий интерактивный каталог всех введенных в систему образцов с функцией поиска по названиям родов, видов, семейств и жизненным формам. Кроме того, каждая коллекция имеет отдельный каталог образцов с функциями поиска по различным параметрам в зависимости от особенностей материала. Среди образцов палинологической коллекции сортировка и поиск могут осуществляться по признакам морфологии

¹ Северова Елена Эрастовна – вед. науч. сотр. биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (elena.severova@mail.ru); ² Нилова Майя Владимировна – науч. сотр. биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (nilova_maja@mail.ru); ³ Девятков Андрей Григорьевич – ст. науч. сотр. биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (adeviatov@yandex.ru); ⁴ Волкова Ольга Александровна – мл. науч. сотр. биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (centaurea57@yandex.ru); ⁵ Полевова Светлана Вячеславовна – науч. сотр. биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (svetlanapoljevova@mail.ru); ⁶ Платонова Анна Глебовна – аспирант биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (platon-anna@yandex.ru); ⁷ Рудько Алексей Иванович – инженер биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (al_rudko@mail.ru); ⁸ Филлин Владимир Романович – доцент биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (filin_vl@mail.ru); ⁹ Фырнин Дмитрий Михайлович – специалист Научно-исследовательского вычислительного центра МГУ имени М.В. Ломоносова (firmind@gmail.com).

пыльцевых зерен и спор (единица распространения, размер, тип апертуры, положение апертуры, число апертур, особенности скульптуры поверхности), среди образцов коллекции по анатомии древесины – по наличию или отсутствию сосудов в древесине, наличию или отсутствию смоляных ходов в древесине хвойных, распределению сосудов на поперечном срезе (покрытосеменные) и особенностям их строения, типу поровости на радиальных стенках проводящих элементов, поровости на полях перекреста (хвойные), особенностям строения лучей. Среди образцов карпологической коллекции сортировку и поиск можно проводить по типу плода и типу распространения плодов и семян. Полные каталоги всех коллекций размещены на сайте в виде отдельных файлов Excel.

В палинологической коллекции для каждого образца представлены 2–8 изображений пыльце-

Оцифровка коллекций выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ 15-29-02508, поддержание и расширение коллекции осуществляется при финансовой поддержке гранта РНФ 14-50-00029 (палинологическая коллекция и коллекция древесины) и в рамках Госзадания Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова, тема № АААА-А16-116021660045-2 (карпологическая коллекция).

вых зерен/спор при увеличениях $\times 400$ или $\times 1000$ в стандартных проекциях и морфологическое описание. В коллекции по анатомии древесины для каждого образца приведены 6–12 изображений анатомических срезов, сделанные в трех проекциях (поперечный, радиальный, тангенциальный срезы) при увеличении объектива $\times 25 \dots \times 400$, с описанием строения древесины и некоторыми данными морфометрии (рядность и слойность лучей, число пор на полях перекреста в древесине хвойных). Для карпологической коллекции нативные изображения плодов и семян сопровождаются морфометрическими параметрами и библиографическими ссылками. Пользователи после регистрации получают доступ к изображениям в высоком разрешении.

Создание комплексной информационной системы реализовано в российской научной практике впервые.

Поступила в редакцию / Received 12.04.2016
Принята к публикации / Accepted 02.06.2016

OPEN INFORMATION SYSTEM ON PLANT ANATOMY AND MORPHOLOGY FOR IDENTIFICATION OF BOTANICAL OBJECTS

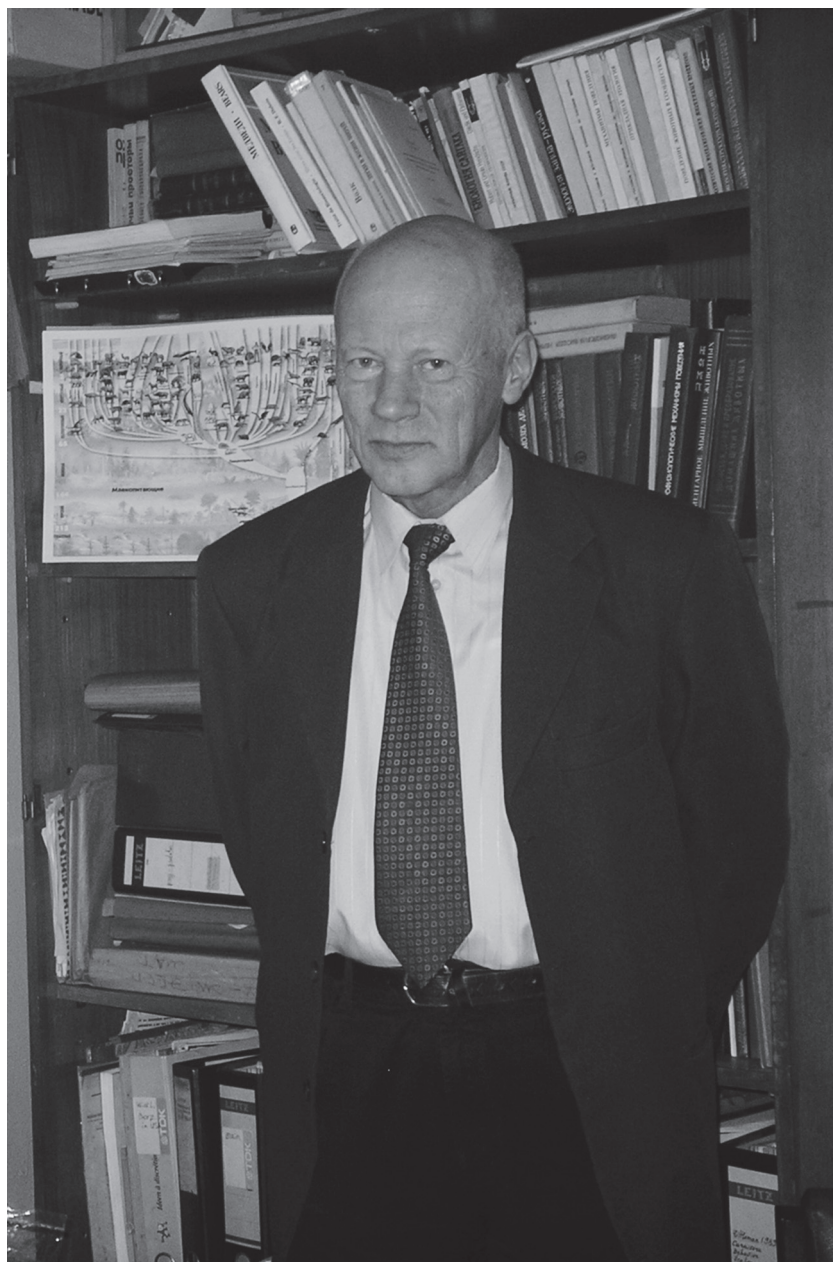
*E.E. Severova¹, M.V. Nilova², A.G. Devyatov³, O.A. Volkova⁴, S.V. Polevova⁵,
A.G. Platonova⁶, A.I. Rudko⁷, V.R. Filin⁸, D.M. Firnin⁹*

Identification of plant remains is an important part of many fundamental and applied researches. It can't be carried out without reference collections. Information technologies and digital collections not only open access to numerous actual data but allow to enrich the collections distantly and give possibility for online consulting. The article describes open information system (<http://botany-collection.bio.msu.ru>) combining 3 collections (palynological, carpological and wood anatomy) that were bagged during last 70 years at Biological faculty of Moscow State University.

Key words: digital collections, plants, morphology, anatomy, palynology, wood, carpology, information system, database.

Acknowledgement. The collections were digitized with financial support of Russian Foundation for Basic Research, grant 15-29-02508. Maintenance and development of collections are funded by grant 14-50-00029 “Scientific basis of the national biobank – depository of the living systems” (branch “Plants”) from Russian Science Foundation (RNF) (palynological and wood anatomy collections) and by the government contract № АААА-А16-116021660045-2 (carpological collection).

¹ Severova Elena Erastovna (elena.severova@mail.ru); ² Nilova Mayya Vladimirovna (nilova_maja@mail.ru); ³ Devyatov Andrei Grigor'evich (adeviatov@yandex.ru); ⁴ Volkova Olga Alexandrovna (centaurea57@yandex.ru); ⁵ Polevova Svetlana Vyacheslavovna (svetlanapolevova@mail.ru); ⁶ Platonova Anna Glebovna (platon-anna@yandex.ru); ⁷ Rudko Alexey Ivanovich (al_rudko@mail.ru); ⁸ Filin Vladimir Romanovich (filin_vl@mail.ru) – all are staff members of Biological Faculty of M.V.Lomonosov Moscow State University; ⁹ Firnin Dmitry Mikhailovich, Research Computing Center of M.V.Lomonosov Moscow State University (firmind@gmail.com).



Поздравляем профессора Алексея Сергеевича Северцова – большого ученого-эволюциониста, блестящего педагога высшей школы, многолетнего главного редактора старейшего биологического журнала «Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел биологический» со славным юбилеем – 80-летием со дня рождения! Желаем Вам, дорогой Алексей Сергеевич, дальнейших успехов на ниве теоретической биологии, доброго здоровья на долгие годы и благополучия!

Biological series
Volume 121. Part 5
2016

C O N T E N T S

<i>Kolesnichenko K.A.</i> To the Distribution of <i>Melitaea turkmanica</i> Higgins, 1940 (Lepidoptera, Nymphalidae) in Iran and the Eastern Area Limits of this Species	3
<i>Bessonova I.D., Galinskaya T.V.</i> New Data of Morphology and Systematics of <i>Sicus</i> Scopoli, 1763 (Diptera: Conopidae) of Russia	7
<i>Izzatullaev Z.I., Boymurodov H.T.</i> The Results of the Pearl's Growing of Bivalve Freshwater Mollusks (Bivalvia: Unionidae, Anadontinae) of Uzbekistan	16
<i>Orlova M.V., Kazakov D.V., Gashev S.N.</i> New Data on Bat (Chiroptera: Vespertilionidae) Ectoparasites (Acarina; Insecta) in Baikalian Siberia	20
<i>Adaev M.B., Grinchenko V.D., Gruzdev G.A., Lapshin D.N.</i> Behavioral Responses of Swarming Chironomids <i>Cladotanytarsus</i> sp. (Chironomidae, Diptera) to Acoustic Stimulation	26
<i>Negrobov O.P., Selivanova O.V., Maslova O.O.</i> New Species of the Genus <i>Dolichopus</i> Latr. (Diptera, Dolichopodidae) from Sakhalin and Kuril Islands	33
<i>Lasareva N.S., Polevova S.V., Leunova V.M.</i> The Spore Morphology and Ultrasculpture of Horsetails (<i>Equisetum</i>)	37
<i>Blagoveshchenskaya N.V.</i> Features of Interpretation Subfossil Spore-Pollen Spectra Volga Upland (for Palaeobotanical Reconstruction)	48
<i>Ezhov O.N., Zmitrovich I.V., Ershov R.V.</i> New Data on Macromycetes of Franz Josef Land Archipelago	64
<i>Bezdeleva T.A.</i> Life Forms and Ontomorphogenes of the <i>Plagiorhegma dubia</i> Maxim. In the Different Ecological Conditions	72
<i>Severova E.E., Nilova M.V., Devyatov A.G., Volkova O.A., Polevova S.V., Platonova A.G., Rudko A.I., Filin V.R., Firnin D.M.</i> Open Information System on Plant Anatomy and Morphology for Identification of Botanical Objects	81

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

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

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

3. **Текст работы должен быть набран на компьютере**. В редакцию 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 глянцевого бумажке с накатом. Изображение должно быть четким, без серых тонов. На обороте одного из экземпляров карандашом следует указать номер иллюстрации, фамилию первого автора статьи, название статьи, **верх** и **низ**. В статье не должно быть более трех иллюстраций (включая и рисунки, и фотографии). Цветные иллюстрации не принимаются. Электронный вариант иллюстрации принимается в формате TIFF, JPG или CDR. Подписи к иллюстрациям даются только на отдельной странице.

6. **Резюме и название работы** даются на английском и русском языках. Приводится английское написание фамилий авторов. Редакция не будет возражать против пространного 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., 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.