

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 122, вып. 5 2017 Сентябрь – Октябрь
Выходит 6 раз в год

BULLETIN
OF MOSCOW SOCIETY
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 122, part 5 2017 September – October
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С О Д Е Р Ж А Н И Е

<i>Монахова М.А., Анучина А.А.</i> Хромосомная теория наследственности: 100 лет спустя	3
<i>Широков В.Н.</i> Сенсорные органы на антеннах, церках и парацерке личинок и имаго сахарной чешуйницы <i>Lepisma saccharina</i> L., 1758 (Zygentoma: Lepismatidae)	11
<i>Чайка С.Ю., Широков В.Н.</i> Соотношение морфогенеза центров мозга с эмбриональными линьками у саранчи <i>Locusta migratoria</i> (Orthoptera, Acrididae)	18
<i>Зосима архимандрит (Шевчук), Свиридов А.В.</i> Совки (Lepidoptera: Noctuidae) низовий р. Нерль по сборам архимандрита Зосимы (Шевчук) во Владимирской области	26
<i>Ишкаева А.Ф., Никитский Н.Б.</i> Эколого-фаунистическая характеристика жуков-лейодид (Coleoptera, Leiodidae) Республики Коми	32
<i>Семенюк О.В., Богатырев Л.Г., Ваганова М.А.</i> Характеристика подстилок парковых насаждений исторических ландшафтов на примере музея-усадьбы «Архангельское»	37
<i>Ширяев А.Г.</i> Дополнение к списку видов афиллофоровых грибов Ильменского государственного заповедника	50
<i>Алексеев Ю.Е., Мавродиев Е.В.</i> Полевичка Франка – <i>Eragrostis frankii</i> C.A. Mey. ex Steud., новый адвентивный вид во флоре Нижнего Поволжья	60
<i>Аверьянова Е.А.</i> Особенности биологии и распространения <i>Spiranthes spiralis</i> (L.) Chevall. (Orchidaceae) в Сочинском Причерноморье (Западное Закавказье)	65
<i>Критика и библиография</i>	
<i>Толышева Т.Ю.</i> Рецензия на книгу Л.В. Гагариной «Гиалектовые лишайники (семейства Gyalectaceae Stizenb. и Coenogoniaceae (Fr.) Stizenb.) внетропической Евразии»	76

УДК 575.11/22

ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ: 100 ЛЕТ СПУСТЯ

М.А. Монахова¹, А.А. Анучина²

Хромосомная теория наследственности – величайшее достижение естествознания первой половины XX в. В статье, посвященной юбилею этого открытия, представлено развитие теории от времен Т. Моргана до настоящих дней, положившей начало новому направлению в генетике – цитогенетике. Особенности цитогенетики второй половины двадцатого и начала двадцать первого веков связаны с появлением нового направления – интерфазной цитогенетики, которая позволила изучить организацию цитогенетической системы в процессе генетической активности и обнаружить важнейшую характеристику в организации хромосом – структурно-пространственную упорядоченность, нарушение которой приводит к системным заболеваниям. Разработка методов молекулярной цитогенетики и компьютерного анализа изображений позволяет использовать фенотип интерфазного ядра в качестве биосенсорной системы в клиническом мониторинге и при изучении эпигенетических механизмов наследственности.

Ключевые слова: хромосомная теория наследственности, интерфазное ядро, цитогенетика, обзор.

Формирование и развитие хромосомной теории наследственности в XX в.

В 2015 г. исполнилось 100 лет со дня выхода в свет монографии, изменившей представления о материальных носителях наследственности. Т. Морган, К. Бриджес, А. Стертевант и Г. Меллер пришли к выводу что «поведение наследственных факторов есть поведение хромосом», это явилось первым историческим прочтением хромосомной теории наследственности (Morgan et al., 1915).

В своей работе «Механизм менделевской наследственности» («The Mechanism of Mendelian Heredity») Т. Морган с коллегами обобщили результаты многолетних исследований коллектива ученых.

В лаборатории Т. Моргана на модельном объекте *Drosophila melanogaster* были изучены генетические явления, заложившие базис хромосомной теории наследственности (Инге-Вечтомов, 2010):

- 1) хромосомный механизм определения пола;
- 2) наследование признаков, сцепленных с полом;
- 3) нерасхождение хромосом в мейозе и в митозе;
- 5) сцепление генов и кроссинговер.

Определение материальных носителей наследственности положило начало новому направлению

в генетике – цитогенетике, основной задачей которой стало изучение цитологических основ наследственности. Дальнейшее развитие хромосомной теории связано с исследованием механизмов передачи наследственной программы в ряду клеточных и организменных поколений, т.е. механизмов митоза и мейоза, а также структурно-функциональной организации хромосом.

Выделяют следующие основные направления цитогенетики:

- изучение репликативной и транскрипционной организации хромосом;
- изучение поведения хромосом при сегрегации и рекомбинации;
- изучение влияния внешних неблагоприятных факторов на структуру хромосом;
- электронно-микроскопическое изучение хромосом;
- изучение преобразования хромосомного набора в онто- и филогенезе;
- изучение структурно-функциональной организации хромосомы.

В этот период развитие хромосомной теории наследственности сопровождалось исследованием поведения мейотических хромосом у межвидовых гибридов, благодаря чему была описана система генетического контроля мейоза (Baker et al., 1976). Обнаружено, что важнейшим событием

¹ Монахова Маргарита Александровна – мл. науч. сотр. кафедры генетики биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (monakhova@list.ru); ² Анучина Арина Артуровна – студентка биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (arinate@mail.ru).

мейоза является процесс конъюгации, или попарного сближения гомологичных хромосом, который определяет правильность расхождения гомологов и реализацию закономерностей наследования. Электронно-микроскопические исследования выявили специальную структуру – синаптонемный комплекс, обеспечивающий процессы специфического сближения гомологов (Moses, 1968).

Особенность цитогенетики середины прошлого века заключается в использовании в качестве основного объекта исследования метафазных хромосом, так как именно в период метафазы ядро обладает четко выраженной морфологией, которая позволяет различать каждую хромосому, проводить их подсчет и анализировать структуру.

Первые цитогенетические исследования в нашей стране проводились в цитологической лаборатории, организованной в 1925 г. Г.А. Левитским по инициативе Николая Ивановича Вавилова.

«...академик Н.И. Вавилов, обладавший огромной полнотой знаний в области генетики и эволюции, уже в 20-е годы предугадал важнейшее значение исследований хромосом для решения проблем видообразования и практической селекции. Он поручил Г.А. Левитскому организовать цитологическую лабораторию ВИРа (Всесоюзный Институт Растениеводства), которая в течение многих лет (1925–1939 гг.) была центром исследований по морфологии хромосом растений не только у нас в стране, но и за рубежом...» (Прокофьева-Бельговская, 1967).

Основным направлением работы лаборатории стало «овладение наследственным хромосомным механизмом культурных растений и получение возможности его надлежащих преобразований». В лаборатории были установлены хромосомные числа большинства сельскохозяйственных растений. Кроме того, Г.А. Левитский издал первое в нашей стране руководство по цитогенетике – «Материальные основы наследственности» (1921). В том же году Г.А. Левитский предложил термин «кариотип» для обозначения совокупности характерных признаков хромосомного набора вида (Прокофьева-Бельговская, 1967). Эти исследования предопределили особенности цитогенетики второй половины XX в., связанные с изучением метафазных хромосом и анализом кариотипа как наиболее раннего видового признака, который проявляется уже на стадии двухклеточного зародыша.

Еще одним важным открытием этого периода стало обнаружение функциональной неоднородности в организации хромосомы (Прокофьева-Бельговская, 1947). Эта неоднородность проявля-

ется в наличии двух типов хроматина (эухроматин и гетерохроматин), которые составляют основу хромосом, различающихся своими биохимическими, морфологическими и генетическими свойствами. Эухроматин – активный деспирализованный тип, а гетерохроматин (в силу конденсированности и транскрипционной неактивности) получил название «молчаливый, загадочный, репрессивный» (Прокофьева-Бельговская, 1986). Важнейшим свойством гетерохроматина является полиморфизм. Исследования по проблемам гетерохроматина были обобщены в книге «Гетерохроматические районы хромосом» (Прокофьева-Бельговская, 1986). В настоящее время изучение функциональных особенностей гетерохроматина – одно из ведущих направлений в цитогенетике.

В дальнейшем функциональная неоднородность хромосом была обнаружена в отношении концевых теломерных районов, состояние которых влияет на продолжительность жизни клеток в культуре. Это открытие было сделано А.М. Оловниковым. В 1971 г. он выдвинул теорию маргинотомии, которая заключается в невозможности бесконечного деления клетки вследствие недорепликации ДНК-полимеразой 5'-концов хромосом, укорачивания их с каждым циклом, следствием чего является прогрессирующее старение клеток и апоптоз.

В XX в. использовали в основном следующие методы кариологии: метод «давленных препаратов», пипетирование клеточных суспензий и гипотоническую предобработку тканей. Эти методы позволяли сохранить целостность хромосом, способствовали их разбросу, но нарушали их пространственное расположение. Тем не менее многие авторы отмечали неслучайный характер расположения метафазных хромосом в гаплоидном и диплоидном наборах. Наиболее убедительные данные в 1981–1982 гг. были представлены М. Беннетом. Проведя тщательный анализ метафазных пластинок более 200 видов растений, он вывел принцип упорядоченного взаимного расположения хромосом, согласно которому длинные плечи располагаются рядом с длинными, короткие – с короткими (рис. 1). Таким образом, во второй половине XX в. была обнаружена еще одна важнейшая характеристика цитогенетической системы – структурно-пространственная упорядоченность. Однако механизмы этой упорядоченности долгое время оставались непонятыми. Выявление причины пространственной упорядоченности хромосом в метафазе стало возможным лишь с изучением закономерностей их организации в интерфазном ядре.

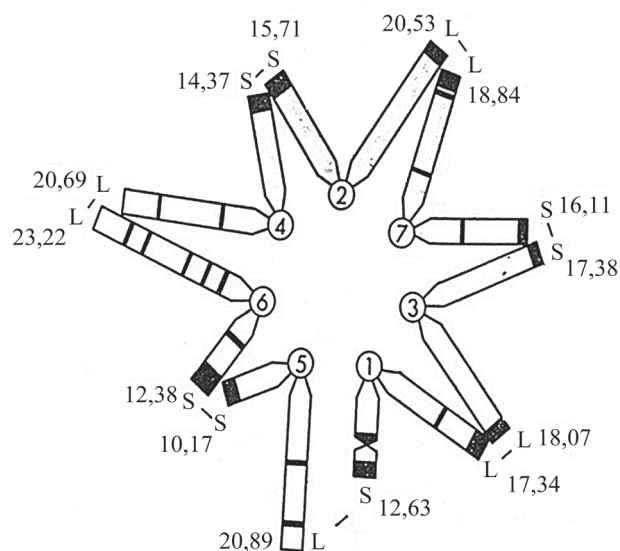


Рис. 1. Принцип соответствия длины плеч (Å) при случайном взаимном расположении хромосом на примере хромосомного набора *Secale cereale* L. (L – длинные плечи, S – короткие плечи) (Hutchinson et al., 1981)

Интерфазная цитогенетика

Первые элементы упорядоченности хромосом в интерфазном ядре обнаружены Карлом Раблом (1885) в клетках *Salamandra maculata* (Green.). Автор описал центромерный (верхний) и теломерный (нижний) полюса, где сконцентрированы соответствующие районы хромосом. Рабл предположил, что такая полярная организация характерна для всех интерфазных ядер.

В 1968 г. А.Н. Мосолов на основании принципа эволюционной преемственности в организации хромосом про- и эукариот сформулировал представление о динамической полярной модели орга-

низации хромосом в интерфазном ядре, согласно которой основным механизмом структурно-пространственной упорядоченности хромосом является их прикрепление к ядерной оболочке (рис. 2) (Мосолов, 1968).

Модель Мосолова опирается на идею о структурной и динамической связи ядра с хромосомами. Основа организации генетической системы прокариот состоит в том, что кольцевидная молекула ДНК прикреплена к клеточной оболочке в месте под названием «мезосома», а повреждение этой связи приводит к нарушению нормальной сегрегации дочерних хромосом при делении и, как следствие, к аномалиям развития клеток.

Кольцевая бактериальная хромосома сама по себе является единицей репликации, или репликоном. Мосолов предположил, что строение интерфазного ядра эукариот несет элементы прокариотической организации генетического материала с тем отличием, что эукариотический геном имеет не один, а множество репликонов. Будучи первоначально теоретической моделью, гипотеза была принята не сразу и прошла этапы, которые положено пройти научному открытию. Идея Мосолова о функциональной связи хроматина с ядерной оболочкой и ее роли в организации хромосом на стадии интерфазы и метафазы нашла экспериментальное подтверждение в работах Дэвида Камингса в 1968 г. Впоследствии (в 1990 г.) в обзоре «Цитогенетические аспекты пространственной организации интерфазного ядра» (Монахова, 1990) была обоснована роль пространственной организации интерфазного ядра в реализации важнейших закономерностей наследственности.

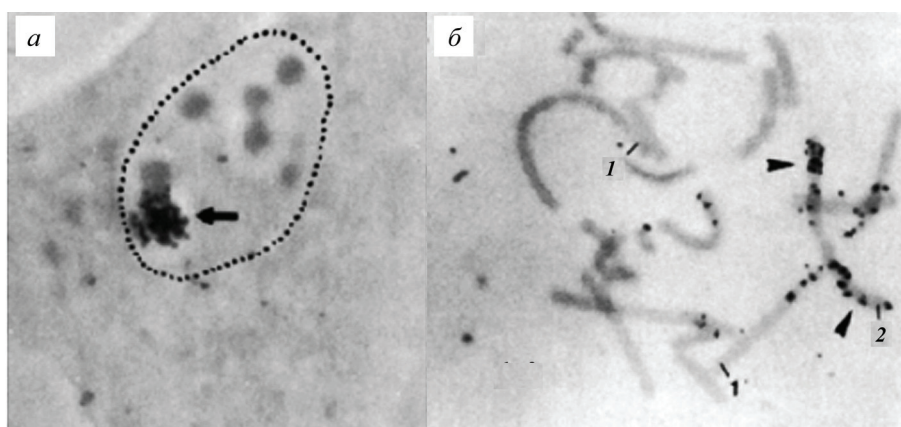


Рис. 2. Доказательство существования хромосомных территорий, полученное в лаборатории Т. Кремера: а – интерфазное ядро, фиксированное сразу после облучения; б – метафазная пластинка через 40 ч после облучения. Стрелками указаны скопления гранул серебра в местах воздействия лазера, цифрами 1 и 2 обозначены гомологи первой и второй хромосом соответственно (Cremer et al., 1982)

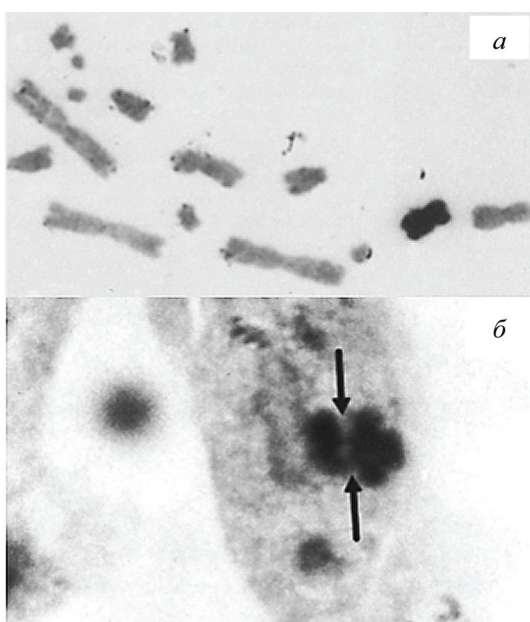


Рис. 3. Гибридизация *in situ* между биотинилированной ДНК человека и линией китайский хомячок – человек: *а* – препарат метафазной пластинки (черным цветом обозначена X-хромосома человека, остальные хромосомы окрашены красителем Гимза), *б* – препарат интерфазного ядра (трансмиссионная световая микроскопия; стрелками показана X-хромосома (Schardin et al., 1985))

В дальнейшем применение новых методов молекулярной цитогенетики (гибридизация *in situ*, методы многоцветной техники, дисекция, создание специфических зондов) позволило визуализировать целые хромосомы и отдельные их области в интерфазном ядре. Это дало возможность изучать структурно-пространственную организацию ядра в период прохождения таких процессов как репликация и транскрипция и обнаружить явление гомеологии участков хромосом у отдаленных видов, которое получило название «синтения». Примером консервативности может служить 17-я хромосома человека. Она имеет полную гомологию с соответствующими целыми хромосомами, плечами хромосом и отдельными сегментами у множества млекопитающих (Жимулев, 2002). Использование молекулярных методов позволило подтвердить, что хромосомы в интерфазном ядре расположены упорядоченно. Более того, каждая из них занимает определенную территорию (названную «хромосомной»). Таким образом, была увеличена разрешающая способность цитогенетического анализа интерфазного ядра и заложены основы нового направления исследований, получившего название «интерфазная цитогенетика».

Первые доказательства существования хромосомных территорий были получены в лаборатории немецкого цитогенетика Томаса Кремера (1982),

разработавшего для этого специальные экспериментальные подходы (рис. 3).

Прямое доказательство существования хромосомных территорий было получено в той же лаборатории в 1985 г. Гибридизация *in situ* между ДНК ядер гибридной клеточной линии (получена при слиянии клеток китайского хомяка и клеток человека, содержащих только X-хромосому человека) с меченой тотальной геномной ДНК человека позволила избирательно выявить X-хромосому в интерфазном ядре и на препарате метафазной пластинки (рис. 4). Продемонстрировано, что человеческая X-хромосома в интерфазном ядре упакована по особому и занимает определенную территорию (Schardin et al., 1985).

Под «хромосомными территориями» стали понимать области интерфазного ядра, занятые хроматином отдельных хромосом, которые разделены межхроматиновым пространством. Хромосомные территории определяют при помощи *in situ* гибридизации с хромосом-специфическими ДНК-зондами и визуализируют методом флуоресцентной микроскопии 3D. Шамбейрон и Бикмор (2004) показали, что межхроматиновое пространство может содержать выпетливания хромосомного материала с транскрипционно активными генами. В их работе путем обработки ретиноевой кислотой запускалась дифференцировка клеток мыши, в процессе которой происходила транскрипция гомеобоксных Нох-генов 11-й хромосомы. При этом прослеживался четкий параллелизм между экспрессией гена и его позицией в межхроматиновом пространстве: на 4–10-й дни дифференцировки флуоресцентные ДНК-зонды к генам *Noxb1* и *Noxb9* перемещались из области хромосомной территории в межхроматиновое пространство.

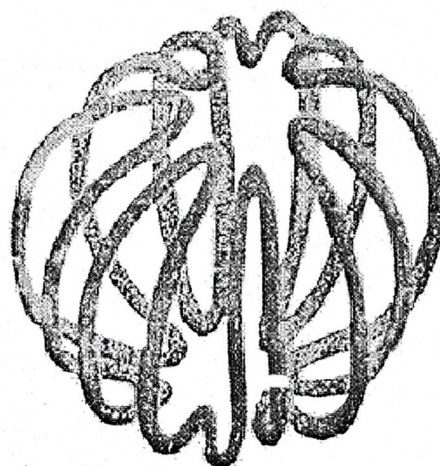


Рис. 4. Модель пространственной организации ядра: «полярная динамическая модель», учитывающая связь хромосом с ядерной оболочкой (Мосолов, 1968)

Структурно-пространственная организация – важнейшая характеристика цитогенетической системы

Достижением цитогенетики конца XX в. можно считать обнаружение важнейшей роли структурно-пространственной организации в регуляции генетической активности. Описаны три уровня цитогенетического контроля этого процесса. Первый уровень – нуклеотидная последовательность ДНК, второй – запрограммированное изменение состояния хроматина (ремоделирование) и третий – трехмерная организация хромосом интерфазного ядра, представляющая собой наименее исследованный уровень (Закиян, 2012). Доказательствами «роли пространственной локализации хромосом в регуляции активности генов» служат такие явления, как трансекция, эффекты положения гена, хорошо описанные в ранних генетических исследованиях на дрозофиле и дрожжах. Современные методы визуализации целых хромосом интерфазного ядра позволили обнаружить, что богатые активно транскрибируемыми генами хромосомы располагаются ближе к центру ядра, бедные генами – на периферии. Это было проиллюстрировано на примере 18-й (менее активной) и 19-й (активной) хромосом в ядрах клеток систематических групп приматов (Tanabe et al., 2002). Эксперимент этих авторов свидетельствует о том, что неслучайное радиальное распределение хромосом сохраняется в эволюции, несмотря на значительные перестройки генома. Ортологичный участок 19-й хромосомы во всех случаях располагается во внутренней части ядра, в то время как участки, соответствующие 18-й хромосоме человека, находятся на периферии.

Радиальный принцип расположения хромосом лежит в основе формирования особой области интерфазного ядра, получившей название периферического хроматина. В состав ядерной периферии входит как факультативный эухроматин (временно репрессированный), так и конститутивный гетерохроматин, в основном сконцентрированный в центромерных и теломерных районах.

Механизмы структурно-пространственной упорядоченности. Ядерная ламина

Ядерная ламина – один из важнейших элементов, принимающих участие в поддержании структурно-пространственной организации хроматина и регуляции его экспрессии. Она представляет собой сеть промежуточных филаментов, подстилающих внутреннюю ядерную оболочку, и сформирована последовательностью одинаково ориентированных полимерных белков-ламинов (A, B, C).

Получено много доказательств того, что ламина подавляет транскрипцию генов, находящихся с ней в непосредственной близости. Так, у дрозофилы описаны 500 участков хроматина, связанных с ядерной периферией (там расположены преимущественно «молчащие», поздно реплицирующиеся гены, обогащенные метками «репрессивного» хроматина) (Pickersgill et al., 2006). Аналогичный результат получен для клеток культуры фибробласта человека – 1300 хроматиновых доменов, ассоциированных с ядерной периферией (Guelen et al., 2013).

Болезни, обусловленные мутациями в генах, кодирующих белки ядерной ламины, получили название ламинопатии. Синдром Хатчинсона–Гилфорда или детская прогерия – одно из самых известных заболеваний этого класса, вызванное мутацией в гене LMNA (частота заболевания 1:10 000 000). Присутствие дефектного ламина приводит к тому, что клетки теряют способность делиться, ядро деформируется, не происходит замещения погибших клеток новыми, что приводит к различным системным нарушениям, проявляющимся в преждевременном старении организма.

Фенотип интерфазного ядра

Возможности методов молекулярной цитогенетики, техники многоцветного окрашивания и программного обеспечения для анализа изображений, позволили сделать хроматин интерфазного ядра основным объектом цитогенетических исследований. На основании визуализации его структурных компонентов сформулированы представления о фенотипе интерфазного ядра. Фенотип интерфазного ядра – это совокупность его генетически детерминированных цитологических компонентов структурно-пространственной и функциональной организации. К элементам фенотипа относятся: эухроматин и гетерохроматин, хромосомные территории, ядрышко, скелетные структуры ядра (ядерный матрикс, ламина и ядерная оболочка) (Беляков и др., 2014).

До недавнего времени считалось, что основу фенотипа составляют лишь два типа хроматина. Однако последние исследования показывают, что вариаций хроматина намного больше. Комплексный молекулярно-цитогенетический анализ позволил обнаружить структурно-функциональную неоднородность хроматина. Согласно В. Стинселу, выделены пять типов хроматина – YELLOW, RED, BLUE, BLACK, GREEN, которые различаются по белкам, входящим в тот или иной тип хроматина, и по вари-

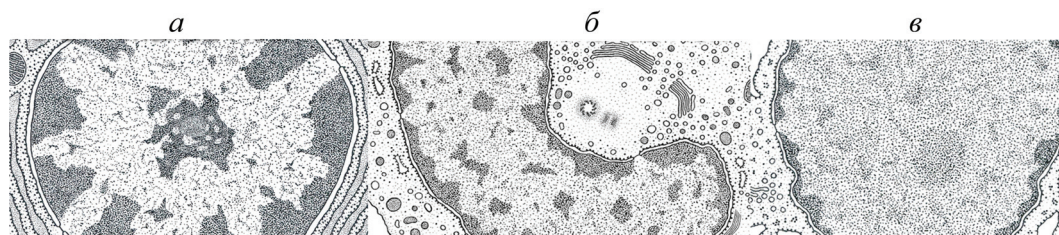


Рис. 5. Хроматиновый ландшафт в дифференцированных клетках разного типа: *а* – плазматическая клетка, *б* – моноцит, *в* – макрофаг. Хорошо заметны зоны периферического и внутриядерного хроматина, а также фенотипические различия в их расположении (www.amandasatoz.com)

антам модификаций гистонов (YELLOW, RED – активный хроматин, BLUE, BLACK – неактивный хроматин, GREEN – нейтральный хроматин) (van Steensel, 2011). На данный момент не существует единого мнения о числе типов хроматина, описаны от 4 до 51 типа (Roudier, Ahmed, 2011; Ernst, Kellis, 2010).

Удобная модель для изучения изменения состояния хроматина – дифференцирующиеся клетки. Дифференцированные («зрелые») клетки организма отличаются друг от друга набором активных генов, что отражается на уровне организации хроматина (рис. 5).

Организация хроматина может изменяться посредством механизмов ремоделирования. Под ремоделированием хроматина понимают ряд последовательных эпигенетических процессов, включающих метилирование ДНК, модификацию гистоновых белков и действие некодирующих РНК. Эти процессы участвуют в регуляции экспрессии генов и делают ДНК доступной либо недоступной для репликации, транскрипции, репарации и рекомбинации (Закиян, 2012). На цитогенетическом уровне ремоделирование проявляется в виде изменения структурно-пространственных характеристик хроматина, связанных с его компактизацией и декомпактизацией.

Все это создает теоретическую основу для использования фенотипа интерфазного ядра в качестве биосенсорной системы в клиническом и экологическом мониторинге, так как позволяет оценить изменение функционального состояния генома под влиянием внешних и внутренних факторов. Отмечено, что морфометрические характеристики ядра изменяются при апоптозе в процессе ракового перерождения. Например, цитогенетическими маркерами опухолевой клетки являются гипометилирование, нарушение репликации, транскрипционная активность «молчащих» областей, возникновение хромосомных aberrаций (Беляков и др., 2014), что сопровождается изменением морфологии хромосомов и периферического гетерохроматина.

Изучение фенотипа интерфазного ядра приобретает большое значение для мониторинга развития хронических патологических состояний. Предполагается, что ключевую роль в развитии многих хронических заболеваний играют именно нарушения эпигенетических механизмов регуляции, получившие название «эпимутации» (ЭМ) (Roach, 2011). ЭМ не являются мутациями в прямом смысле, так как в данном случае изменение активности генов происходит не за счет изменения их кодирующей последовательности, а с помощью вариаций структурной организации хроматина. ЭМ подразделяются на первичные (затрагивают сам ген) и вторичные (находятся в *цис*- или *транс*-положении по отношению к генам, ответственным за структурную организацию хроматина). На сегодняшний день о природе неблагоприятных эпимутаций известно крайне мало, однако первичные ЭМ, которые ведут к подавлению экспрессии и нарушению метилирования генов, известны для многих групп заболеваний (онкологических, аутоиммунных, сердечно-сосудистых, неврологических и др.) (Закиян, 2012). Эпимутации могут затрагивать как весь геном, так и отдельные хромосомы и даже отдельные гены.

Показателем фенотипа интерфазного ядра также служит частота соматического спаривания (цитогенетическое явление, выраженное в сближении центромерных и проксимальных районов гомологичных хромосом). Этот процесс оказывает влияние на экспрессию генов в спаренных районах. Частота соматических ассоциаций характеризуется тканеспецифичностью и различается в норме и патологии, что позволяет использовать данный признак для оценки патологических процессов в организме (Юров и др., 2012). Современные методы анализа изменения состояния интерфазного хроматина с применением витальной компьютерной морфометрии значительно превосходят возможности методов работы с фиксированными клетками, так как позволяют регистрировать преобразования хроматина в динамике. В качестве морфофункциональных параметров этих преоб-

разований используют площадь ядра, координаты центра ядра, величину периметра ядра, отношение диаметров (максимального к минимальному), относительную интенсивность, среднее значение и медиану распределения относительной интенсивности, а также соотношение максимальной интенсивности и интенсивности каждой области ядра (Беляков и др., 2014).

Таким образом, к началу XXI в. (через сто лет после своего изложения) хромосомная теория наследственности получила развитие благодаря использованию методов молекулярной цитогенетики, которые позволили визуализировать хромосомную организацию интерфазного ядра и наметить новые подходы к изучению структурно-функциональной организации материальных носителей наследственности в периоды репликации и транскрипции. Сформулировано представление о фенотипе интерфазного ядра как совокупности генетически детерминированных цитологических характеристик, которые могут быть использованы

в качестве параметров для компьютерного анализа. Значительно увеличена разрешающая способность цитогенетического анализа, позволяющая определить структурно-пространственную упорядоченность как механизм регуляции генетических функций. Найдены новые подходы к решению проблемы гетерохроматина, установлено, что полиморфизм гетерохроматина связан с эпигенетическими механизмами его преобразования, в основе которых лежат молекулярные механизмы ремоделирования. Активно развивается новое направление исследований, связанное с использованием ядра как высокочувствительной системы в клиническом мониторинге. Применение в этих целях компьютерных программ анализа изображения позволяет получить количественные и качественные характеристики фенотипа. Все это стимулирует интерес к проблемам интерфазного ядра и способствует развитию нового направления в цитогенетике, получившего название «интерфазная цитогенетика».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Беляков В.К., Билева Д.С., Василенко И.А., Горячева И.И., Кузнецов А.Б., Лукьяница А.А., Мантурова Н.Е., Монахова М.А., Ситников В.Ф., Сухенко Е.П., Тверье Е.А., Черепанова Е.В., Шмелькова А.О., Юсуфов М.И. Интерфазное ядро как биосенсорная система в клиническом мониторинге. М., 2014. 252 с. [Belyakov V.K., Bileva D.S., Vasilenko I.A., Goryacheva I.I., Kuznetsov A.B., Luk'yantsa A.A., Manturova N.E., Monakhova M.A., Sitnikov V.F., Sukhenko E.P., Tver'ye E.A., Cherepanova E.V., Shmel'kova A.O., Yusufov M.I. Interfaznoe yadro kak biosensornaya sistema v klinicheskom monitoringe. M., 2014. 252 s.].
- Жимулев И.Ф., Беляева Е.С., Акифьева А.П. Общая и молекулярная генетика. Новосибирск, 2002. 458 с. [Zhimulev I.F., Belyaeva E.S., Akif'eva A.P. Obshchaya i molekulyarnaya genetika. Novosibirsk, 2002. 458 s.].
- Закиян С.М., Артемов Г.Н., Баранов В.С., Белякин С.Н., Брусенцова И.В. Эпигенетика. Новосибирск, 2012. 586 с. [Zakiyan S.M., Artemov G.N., Baranov V.S., Belyakin S.N., Brusentsova I.V. Epigenetika. Novosibirsk, 2012. 586 s.].
- Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции. СПб., 2010. 591 с. [Inge-Vechtomov S.G. Genetika s osnovami seleksii. SPb., 2010. 591 s.].
- Монахова М.А. Цитогенетические аспекты пространственной организации интерфазного ядра // Усп. совр. биол. 1990. Т. 110. С. 163–179 [Monakhova M.A. Tsitogeneticheskie aspekty prostranstvennoy organizatsii interfaznogo yadra // Usp. sovr. biol. 1990. T. 110. S. 163–179].
- Мосолов А.Н. Динамическая модель функционирования и укладки ДНК в хромосоме, учитывающая связь генома с мембраной ядра // Усп. совр. генетики. 1971. № 3. С. 122–126 [Mosolov A.N. Dinamicheskaya model' funktsionirovaniya i ukladki DNK v khromosome, uchi-tyvayushchaya svyaz' genoma s membranoj yadra // Usp. sovr. genetiki. 1971. № 3. S. 122–126].
- Оловников А.М. Принцип маргинотомии в матричном синтезе полинуклеотидов // ДАН СССР. 1971. Т. 201. С. 1496–1499 [Olovnikov A.M. Printsip marginotomii v matrichnom sinteze polinukleotidov // DAN SSSR. 1971. T. 201. S. 1496–1499].
- Прокофьева-Бельговская А.А. Гетерохроматические районы хромосом. М., 1986. 430 с. [Prokof'eva-Bel'govskaya A.A. Geterokhromaticheskie rajony khromosom. M., 1986. 430 s.].
- Юров Ю.Б., Юров И.Ю., Тагирова М.К., Ворсанова С.Г. Молекулярно-цитогенетический анализ особенностей спаривания гетерохроматиновых районов хромосом в интерфазных ядрах клеток головного мозга при атаксии телеангиэктазии // Современные проблемы науки и образования. 2012. Вып. 3. URL: www.science-education.ru/103-6451 (дата обращения: 8.11.2016) [Yurov Yu.B., Yurov I.Yu., Tagirova M.K., Vorsanova S.G. Molekulyarno-tsitogeneticheskij analiz osobennostej sparivaniya geterokhromatinovykh rajonov khromosom v interfaznykh yadrakh kletok golovnoy mozga pri ataksii teleangiyektazii // Sovremennyye problemy nauki i obrazovaniya. 2012. Vyp. 3. URL: www.science-education.ru/103-6451 (data obrashcheniya: 8.11.2016)].
- Amanda's A to Z medical pocket books. [Электронный ресурс]. 2015. URL: www.amandasatoz.com (дата обращения 8.11.2016).
- Baker B.S., Carpenter A.T., Esposito M.S., Sandler L.A. The Genetic Control of Meiosis // Annual Review of Genetics. 1976. Vol. 10. № 1. P. 53–134.
- Chambeyron S., Bickmore W. Chromatin decondensation and nuclear reorganization of the HoxB locus upon induction of transcription // Genes and development. 2004. Vol.18. P. 1119–1130.

- Comings D. The rationale for an ordered arrangement of chromatin in the interphase nucleus // *Human Genetics*. 1968. Vol. 20. N 5. P. 440–460.
- Cremer T., Cremer C., Baumann H., Luedtke E.-K., Sperling K., Teuber V., Zorn C. Rabl's model of the interphase chromosome arrangement tested in Chinese hamster cells by premature chromosome condensation and laser-UV-microbeam experiments. *Human genetics*. 1982. Vol. 60. N 1. P. 46–56.
- Ernst J., Kellis M. Discovery and characterization of chromatin states for systematic annotation of the human genome // *Nature biotechnology*. 2010. Vol. 28. N 8. P. 817–825.
- Guelen L., Pagie L., Brasset E., Meuleman W., Faza M.B., Talhout W., Eussen B.H., de Klein A., Wessels L., de Laat W., van Steensel B. Domain organization of human chromosomes revealed by mapping of nuclear lamina interactions // *Nature*. 2013. Vol. 500. N 7461. P. 242.
- Hutchinson J, Jones J, Flavell R.B. Physical mapping of plant chromosomes by in-situ hybridization // *Genetic engineering*. 1981. Vol. 3. P. 207–222.
- Moses M.J. Synaptonemal complex // *Annual review of genetics*. 1968. Vol. 2. P. 363–412.
- Morgan T., Sturtevant A., Muller H., Bridges C. *The Mechanism of Mendelian Heredity*. N.Y., 1915. 262 p.
- Pickersgill H., Kalverda B. Characterization of the *Drosophila melanogaster* genome at the nuclear lamina // *Nature genetics*. 2006. Vol. 38, N 9. P. 1005–1014.
- Rabl C. Über Zelltheilung // *Gegenbaurs Morphol. Jahrb.* 1885. Vol. 10. P. 214–330.
- Roach H., Bronner F., Oreffa R.O.C. Epigenetic Aspects of Chronic Diseases. L., 2011. 231 p.
- Roudier F., Ahmed I. Integrative epigenomic mapping defines four main chromatin states in *Arabidopsis* // *EMBO journ.* 2011. Vol. 30. N 10. P. 1928–1938.
- Schardin M., Cremer T., Hager H., Lang M. Specific staining of human chromosomes in Chinese Hamster man hybrid cell lines demonstrates interphase chromosome territories // *Human genetics*. 1985. Vol. 71. N 4. P. 281–287.
- Tanabe H., Muller S., Neusser M., von Hase J., Calcagno E., Cremer M., Solovei I., Cremer C., Cremer T. Evolutionary conservation of chromosome territory arrangements in cell nuclei from higher primates // *Proceedings of the National Academy of Sciences. Sci. USA*. 2002. Vol. 99, N 7. P. 4424–4429.
- Steensel van B. Chromatin: constructing the big picture // *EMBO journ.* 2011. Vol. 30. N 10. P. 1885–1895.

Поступила в редакцию / Received 16.02.2017
Принята к публикации / Accepted 21.03.2017

THE CHROMOSOMAL THEORY OF HEREDITY: A CENTURY LATER

M.A. Monakhova¹, A.A. Anuchina²

The chromosomal theory of heredity is the greatest achievement of natural sciences of the first half of the twentieth century. In this paper, which is dedicated to the anniversary of this discovery, we present the development of the theory from T. Morgan's time to the present day, which marked the beginning of a new trend in genetics – cytogenetics. Cytogenetics in the second half of the twentieth and early twenty-first century was greatly influenced by the emergence of a new direction – interphase cytogenetics, which allowed to study the organization of the cytogenetic system during genetic activity and discover the most important characteristic of the cytogenetic system – the structural and spatial regularity, the violation of which leads to systemic diseases. The development of molecular cytogenetic methods and methods of computer analysis of images allows to use the interphase nucleus as a biosensor system in clinical monitoring and in studies of heredity epigenetic mechanisms.

Key words: chromosomal theory of heredity, interphase nucleus, cytogenetics, review.

¹ Monakhova Margarita Aleksandrovna, Department of Genetics, School of Biology, Lomonosov Moscow State University (monakhova@list.ru); ² Anuchina Arina Arturovna, Department of Genetics, School of Biology, Lomonosov Moscow State University (arinate@mail.ru).

УДК 595.715.1: 591.487, 591.488

СЕНСОРНЫЕ ОРГАНЫ НА АНТЕННАХ, ЦЕРКАХ И ПАРАЦЕРКЕ ЛИЧИНОК И ИМАГО САХАРНОЙ ЧЕШУЙНИЦЫ *LEPISMA SACCHARINA* L., 1758 (ZYGENTOMA: LEPISMATIDAE)

В.Н. Широков¹

Морфология сенсилл у личинок первого возраста и имаго сахарной чешуйницы *Lepisma saccharina* L., 1758 (Zygentoma: Lepismatidae) была изучена с помощью сканирующей электронной микроскопии. В отличие от имаго, сенсиллы личинок сахарной чешуйницы ранее не исследовались. Целоконические сенсиллы, представленные у имаго, отсутствуют у личинок первого возраста. Различия между хетоидными и трихоидными сенсиллами на антеннах личинки первого возраста явно не выражены. Розетковидные сенсиллы, базиконические сенсиллы, трихоботрии и шаровидные сенсиллы найдены как у имаго, так и у личинок объекта.

Ключевые слова: сахарная чешуйница, личинки, сенсиллы, механорецепторы, хеморецепторы, морфология.

Изучение личинок первичнобескрылых насекомых имеет большое значение для понимания эволюции типов их постэмбрионального развития, так как представители этой группы характеризуются аметаболизмом (развитием без превращения), и такое состояние можно рассматривать как исходное для всего класса насекомых (Шаров, 1953). Целый ряд научных работ посвящен морфологии и строению сенсилл у личинок насекомых с полным и неполным превращением (Синицина, Чайка, 2006). Несмотря на то, что у *Zygentoma* сенсорные органы изучались в ряде работ (Adel, 1984; Berg, 1994; Matushkina, 2010), эти исследования были посвящены в основном изучению сенсилл взрослых насекомых и чаще сосредоточены на рассмотрении только одного или нескольких типов сенсилл.

Материал и методика

Исследование проведено на сахарной чешуйнице *Lepisma saccharina* L., 1758 (Zygentoma: Lepismatidae). Личинки и имаго сахарной чешуйницы были взяты из лабораторной культуры на кафедре энтомологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова. Их содержали при температуре 28 °С и относительной влажности 75%. Для исследования были взяты 5 личинок первого возраста и 4 имаго (2 самца и 2 самки). Возраст личинок определяли в соответствии с

данными, которые привел Шаров (1953), имаго отличали по сформированным гениталиям. Кормом для чешуйниц служили измельченные овсяные хлопья и сушеная дафния. Для изучения методом сканирующей электронной микроскопии насекомых фиксировали в 70%-м этиловом спирте. Имаго препарировали, отделяя голову и вершину брюшка, затем обезвоживали, используя серию спиртов возрастающей концентрации и ацетон. Образцы высушивали на установке «НСП-2 Hitachi» методом «критической точки». Личинок первого возраста приклеивали на столики целиком, а имаго частично – только головы и кончики брюшка с каудальными придатками. Затем образцы напыляли платино-палладиевой смесью. Просмотр и фотографирование материала осуществляли на сканирующих электронных микроскопах «Cambridge Instruments CamScan S2» и «Jeol JSM – 6380LA» с последующей обработкой изображений в программе Adobe Photoshop CS5.

Результаты

Личинка 1-го возраста. Антенны нитевидные, состоят из 21 членика, первые два крупнее остальных, прочие примерно одного размера (рис. 1, а). Их длина достигает 686–695 мкм, часто вершины антенн, как и церков, обламываются. Антенны несут многочисленные хетоидные и трихоидные сенсиллы (рис. 1, б, в, г). Длина

¹ Широков Валерий Николаевич – мл. науч. сотр. кафедры энтомологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (shirokovvn@gmail.com).

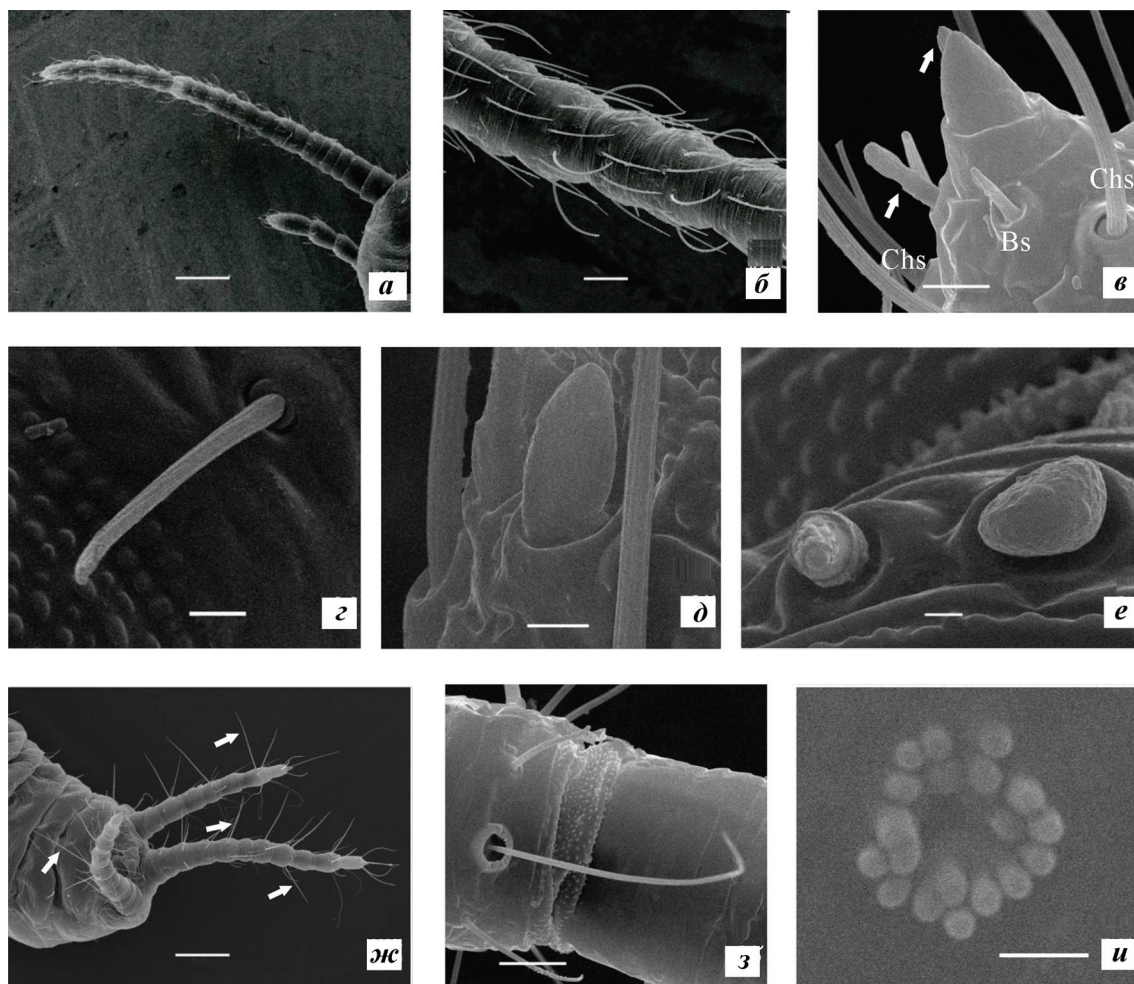


Рис. 1. Сенсиллы личинки 1-го возраста: *a* – антенна (вид сверху), *б* – участок дистальной части антенны, *в* – конусовидная структура на вершине антенны (стрелками отмечены базиконические сенсиллы типа Е или G), *з* – механорецепторная сенсилла на церке (вид сверху), *д* – шаровидная сенсилла на антенне (вид снизу), *е* – шаровидная (справа) и базиконическая (слева) сенсиллы на антенне, *ж* – общий вид церков и парацерка (стрелками отмечены крупные хетоидные сенсиллы), *з* – трихоботрия (церк, вид сбоку), *и* – розетковидная сенсилла на церке. Обозначения: Bs – базиконическая сенсилла, Chs – хетоидная сенсилла. Масштабная линейка: *a*, *ж* – 100 мкм; *б* – 20 мкм; *з* – 10 мкм; *в* – 5 мкм; *з*, *д* – 2 мкм; *е*, *и* – 1 мкм

хетоидных сенсилл наибольшая в вершинной части антенн и достигает 50 мкм, но в среднем составляет около 40 мкм. В базальной части антенн длина трихоидных и хетоидных сенсилл составляет 11–20 мкм (в среднем 16 мкм). Четко различить хетоидные и трихоидные сенсиллы у личинки 1-го возраста трудно, поскольку и те, и другие имеют тонкую и гибкую кутикулярную часть, несущую продольные гребни (рис. 1, *з*). Трихоботрии встречаются реже. Они представляют собой тонкие, сильно изогнутые сенсиллы, сидящие на широком кутикулярном основании (рис. 1, *з*). Трихоботрии на антеннах имеют длину 30–50 мкм. На антеннах обнаружены также базиконические сенсиллы и сенсиллы, описанные как шаровидные (Синицина, Чайка, 2006), иногда наблюдается расположение этих сенсилл пара-

ми (рис. 1, *д*, *ж*). Шаровидные сенсиллы располагаются по одной на каждом членике антенны, формируя продольный ряд. Высота шаровидных сенсилл достигает 6,3 мкм, диаметр в самой расширенной части составляет 3,6–6,7 мкм. На стенках этих сенсилл имеются многочисленные поры. На вершине последнего членика антенн располагается конусообразная структура высотой около 13 мкм с диаметром основания 11 мкм, вокруг нее расположены 4 хетоидные и 3 базиконические сенсиллы (рис. 1, *в*). Две из них относятся к базиконическим сенсиллам типа Е или G (Berg, Schmidt, 1997), их высота составляет 6,5 мкм, верхняя часть несет небольшие продольные гребни, ее диаметр достигает 1,8 мкм. Третья сенсилла имеет высоту 5 мкм, а диаметр в основании 1,2 мкм, к вершине она сужается до 0,5 мкм, ее

можно отнести к базиконическим сенсиллам типа D (Berg, Schmidt, 1997). Базиконические сенсиллы типов E или G в небольшом количестве располагаются и на других члениках антенны (в ее вершинной части), по одной сенсилле находится на дорсальной поверхности члеников, их высота также составляет примерно 6,5 мкм. На антеннах нами обнаружены также розетковидные сенсиллы, причем только на дорсальной стороне. На одном членике может находиться не более одной такой сенсиллы (на некоторых члениках сенсиллы отсутствуют), при этом они располагаются недалеко от основания крупных механорецепторных сенсилл. Розетковидные сенсиллы выглядят как отверстие в кутикуле, окруженное пальцевидными выростами (рис. 1, *и*). У розетковидных сенсилл на антеннах число выростов варьирует от 6 до 14, диаметр составляет 1,39–2,16 мкм.

Церки личинок первого возраста имеют 9 члеников, парацерк – 12 члеников. Длина церков 312 мкм, парацерка 417 мкм (рис. 1, *ж*). У одной из изученных особей в церках насчитывалось 8 члеников, но в антеннах и парацерке сохранялось характерное для 1-го возраста число. Церки и парацерк личинки 1-го возраста несут в основном хетоидные сенсиллы. Вершинные членики церков и парацерков несут конусовидную структуру (рис. 1, *ж*). Ее ширина у основания составляет 10,0–10,5 мкм для церков и 14 мкм для парацерка. Высота 13,5–16,0 мкм для церков и 12,0 мкм для парацерка. Эта структура окружена четырьмя крупными хетоидными сенсиллами на церках и пятью на парацерке. Самые длинные из них на церках достигают 92–97 мкм. На парацерке и церках находятся крупные хетоидные сенсиллы длиной от 29 до 134 мкм на церках и от 30 до 126 мкм на парацерке. Трихоботрии на церках достигают длины 39–96 мкм (в среднем 61 мкм), а на парацерке 42–89 мкм (в среднем 63 мкм), диаметр их основания составляет 6–7 мкм (рис. 1, *з*). Каждый церк несет как минимум две трихоботрии, расположенные на 3-м и 5-м члениках, парацерк несет большее количество – до 3 на одном членике. На церках и парацерке также присутствуют розетковидные сенсиллы. Они представляют собой щелевидное отверстие, окруженное 18 кутикулярными выростами, расположенными в два более или менее оформленных ряда, общий диаметр сенсиллы достигает 2,4 мкм (рис. 1, *и*). Средний диаметр выростов составляет 0,34 мкм.

Имаго. У имаго сахарной чешуйницы антенны состоят из большого числа (около 100) члеников. Точное их число установить сложно, так как концы антенн часто обламываются, кроме

того чешуйницы продолжают линять на стадии имаго и число члеников антенн может расти. Антенны имаго *L. saccharina* несут несколько типов сенсилл. Преобладающими по численности являются трихотидные и хетоидные сенсиллы, а также базиконические (рис. 2, *а*). Хетоидные сенсиллы расположены кольцами по поверхности всех члеников антенны. Поверхность этих сенсилл покрыта продольными гребнями, для них характерна также раздвоенная заостренная вершина и плотный жесткий кутикулярный отдел, слегка дугообразно изогнутый (рис. 2, *б*; 3, *д*). Трихотидные сенсиллы имеют меньшие размеры и располагаются возле рядов хетоидных. Кроме того, для них характерна изогнутая форма, а поверхность, как и у хетоидных, покрыта продольными гребнями, но они располагаются более часто. Длина хетоидных сенсилл на вершине антенн составляет в среднем 84 мкм, отдельные самые крупные имеют длину более 100 мкм. В основании антенны хетоидные сенсиллы имеют длину 54–139 мкм (в среднем 80 мкм). Трихотидные сенсиллы на вершине антенн имеют длину 20–40 мкм (в среднем 31 мкм), у основания антенн их длина составляет 18–36 мкм (в среднем 27 мкм). На поверхности антенн имеются также трихоботрии. У имаго они располагаются как на вентральной, так и на дорсальной поверхности антенн. Их длина варьирует в пределах 23–66 мкм (рис. 2, *ж*). Высота кутикулярного отдела варьирует от 4 до 7 мкм, составляя в среднем 5,2 мкм. Сенсиллы уплощены, при этом наибольшая ширина достигает 6 мкм, а толщина 2,1–2,4 мкм. Основание сенсиллы окружено невысоким выростом кутикулы, образующим эллипс размером примерно 4×7 мкм. Как и у личинок, они располагаются по одной на каждом членике, формируя продольный ряд на антенне. Антенны несут большое число некрупных предположительно базиконических сенсилл, распределенных равномерно по поверхности кутикулы, их высота составляет 2–4 мкм (в среднем 2,7 мкм), диаметр основания 0,7–1,2 мкм (в среднем 0,98), к вершине они сужаются до 0,2–0,3 мкм. Однако морфология сенсилл данного типа не позволяет однозначно отнести их к базиконическим, часть из них может оказаться микротрихиями. Для прояснения этого вопроса требуется изучение сенсилл методом трансмиссионной электронной микроскопии. Некоторые сенсиллы явно можно отнести к базиконическим сенсиллам типа D, они достигают 3,5–4,0 мкм в высоту (рис. 2, *д*). Примечательно, что, как и у личинки, эти сенсиллы иногда располагаются непосредственно возле ушковидных сенсилл.

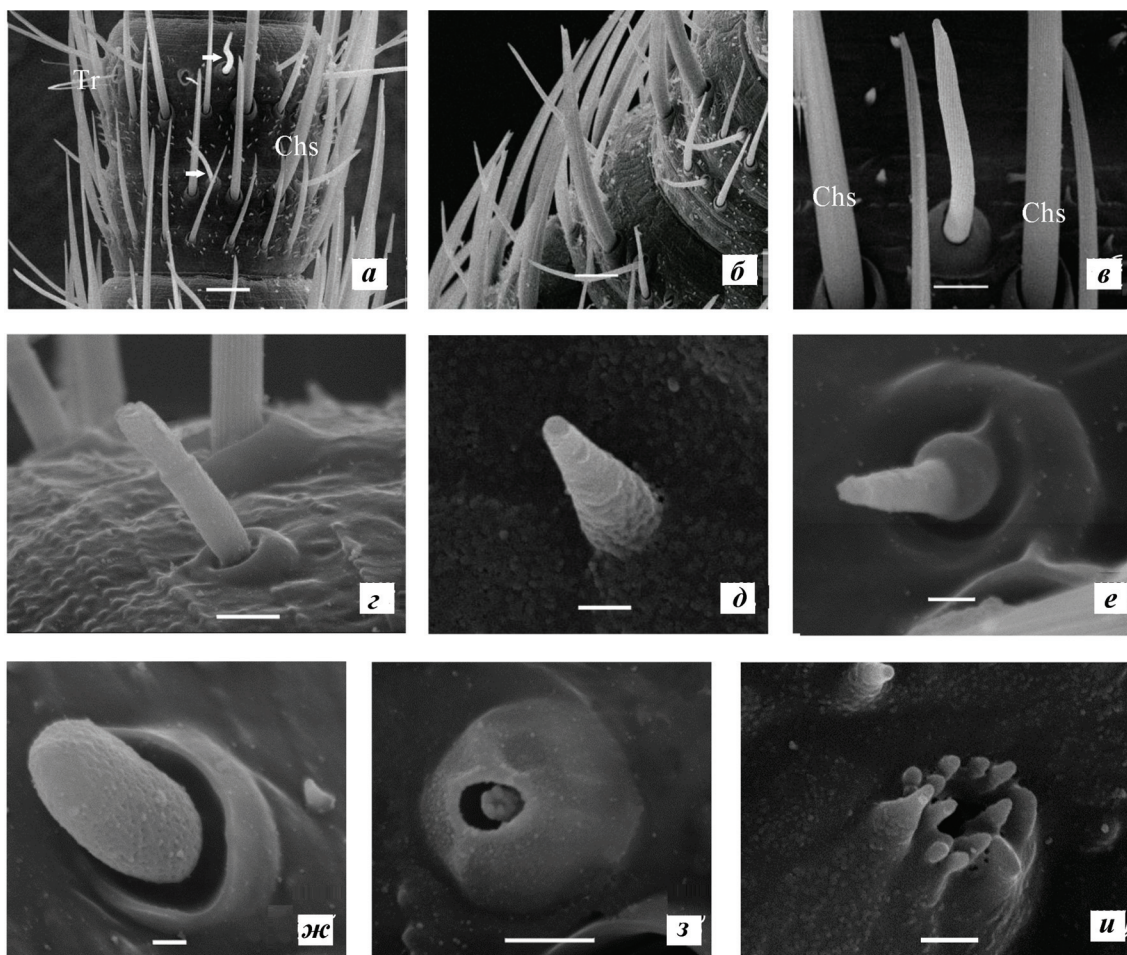


Рис. 2. Сенсиллы антенн имаго сахарной чешуйницы: *a* – общий вид членика антенны (стрелками отмечены трихоидные сенсиллы), *б* – хетоидная сенсилла (в центре), *в* – трихоидная сенсилла, *г* – базиконическая сенсилла типа E или G, *д* – базиконическая сенсилла, *е* – базиконическая сенсилла типа D, *ж* – шаровидная сенсилла, *з* – целокопическая сенсилла, *и* – розетковидная сенсилла. Обозначения: Chs – хетоидная сенсилла, Tr – трихоботрия. Масштабная линейка: *a*, *б* – 20 мкм; *в* – 5 мкм; *г*, *з* – 3 мкм; *д* – 0,5 мкм; *е*, *ж*, *и* – 1 мкм

Имеются также базиконические сенсиллы типа E или G, их высота достигает 9,5–10,0 мкм (нижняя цилиндрическая часть составляет примерно 5 мкм, верхний отдел со слабыми продольными гребнями – 4 мкм), ширина таких сенсилл около 2 мкм (рис. 2, *г*). На вентральной поверхности антенн располагаются целокопические сенсиллы, на одном членике антенны располагается не более одной сенсиллы такого типа. Их кутикулярные стенки образуют куполообразную структуру высотой 4–5 мкм и диаметром 7 мкм, на вершине расположено отверстие диаметром в среднем 1,8 мкм, а внутри – кутикулярный отдел (рис. 2, *з*). Дорсальная поверхность антенн несет также розетковидные сенсиллы (рис. 2, *и*), они часто расположены у основания крупной хетоидной сенсиллы, отверстие в кутикуле окружено 15–18 пальцевидными выростами разного размера. Диаметр таких сенсилл достигает 2,8–3,6 мкм.

Церки и парацерки имаго чешуйниц состоят из многих десятков члеников. Они несут в основном хетоидные сенсиллы и трихоботрии (рис. 3, *а*, *б*). На парацерке обнаружены самые крупные хетоидные сенсиллы, достигающие в длину 230–350 мкм, некоторые из них направлены в сторону и хорошо различимы даже при небольшом увеличении. Средняя длина хетоидных сенсилл в вершинной части парацерка составляет 150 мкм, при этом они сильно различаются в размерах, достигая в длину от 100 до 300 мкм, в средней и верхней частях церков длина сенсилл составляет от 34 до 190 мкм (в среднем 89 мкм). В основании парацерка сенсиллы несколько короче, их длина варьирует от 60 до 200 мкм, составляя в среднем 100 мкм, в основании церка их длина варьирует от 20 до 100 мкм (в среднем 40 мкм). На церках и парацерке трихоботрий больше, чем на антеннах (рис. 3, *а*, *в*, *д*). Их длина составляет 20–170 мкм на парацерке и 36–114 мкм на церках. Поверх-

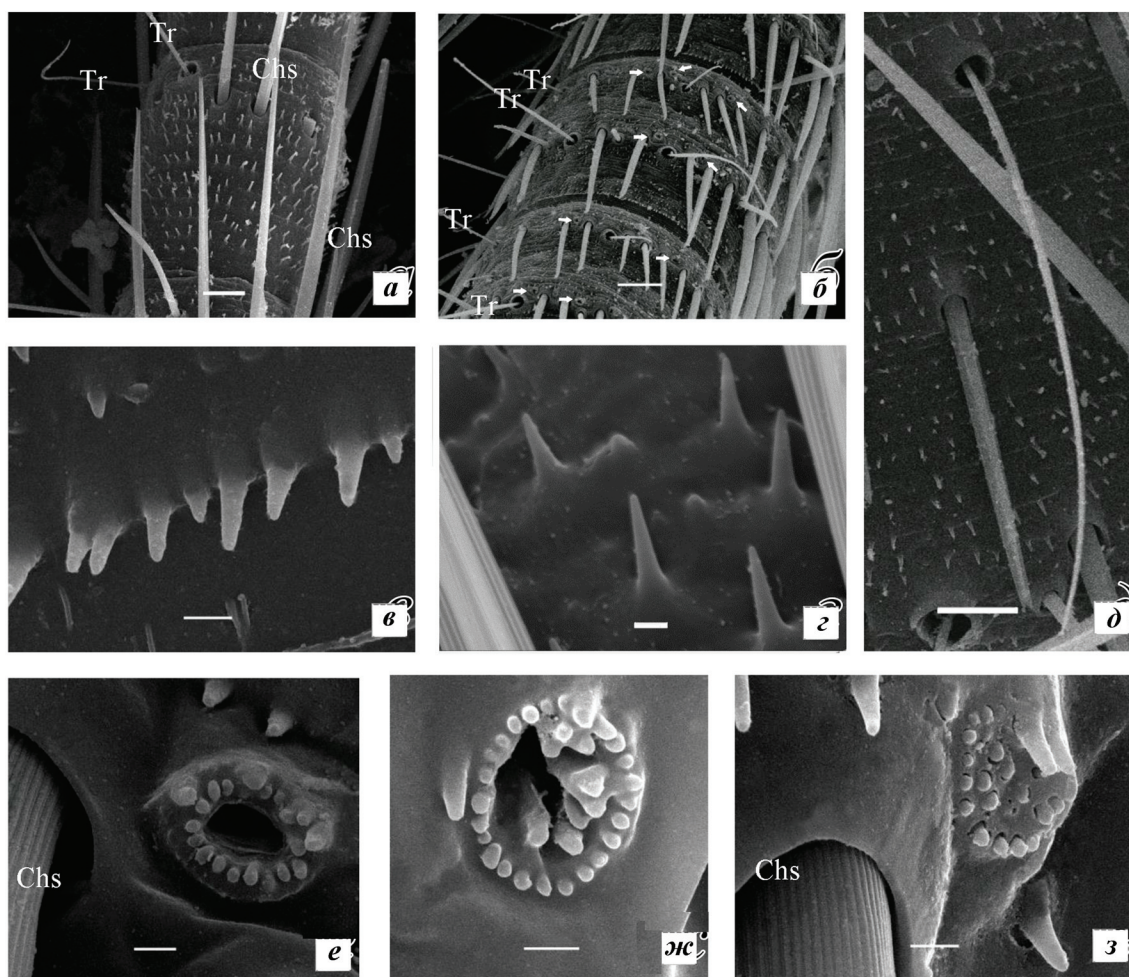


Рис. 3. Сенсиллы на парацерке и церках имаго сахарной чешуйницы: *a* – участок вершинной части церка, *б* – участок основания церка (стрелками отмечены розетковидные сенсиллы), *в* – ряд микротрихий на одном из члеников парацерка, *г* – микротрихии на одном из члеников церка, *д* – трихоботрия (справа) и хетоидная сенсилла (слева) в базальной части церка, *е* – розетковидная сенсилла в базальной части церка, *ж* – розетковидная сенсилла в вершинной части парацерка, *з* – розетковидная сенсилла в вершинной части парацерка. Обозначения см. на рис. 1 и 2. Масштабная линейка: *a*, *д* – 10 мкм; *б* – 20 мкм; *в*, *е*, *ж*, *з* – 1 мкм

ность церков и парацерка покрыта кутикулярными выростами (вероятно, микротрихиями). Их длина варьирует от 0,8 до 2,8 мкм (в среднем 2,2 мкм). При этом отчетливо выделяются ряды более длинных (рис. 3, *г*) и более коротких выростов (рис. 3, *в*), они также расположены рядами, опоясывая членики (рис. 3, *а*).

Церки и парацерк несут большое число розетковидных сенсилл, особенно в базальной части (рис. 3, *б*), где они расположены возле рядов хетоидных сенсилл. Как и на антеннах, розетковидные сенсиллы лежат чаще всего возле основания крупных хетоидных сенсилл (рис. 3, *е*, *ж*, *з*). При этом морфологически они более разнообразны, чем на антеннах (рис. 3, *е*, *ж*, *з*). Диаметр таких сенсилл составляет 3–4 мкм (самые крупные имеют диаметр 4,3 мкм). Число, пальцевидных выростов, окружающих отверстие, может достигать 18–31.

Обсуждение

Судить с полной уверенностью о функциях тех или иных сенсилл нельзя без исследований методом трансмиссионной электронной микроскопии, однако данные по морфологии часто указывают на их назначение. Хетоидные и трихоидные сенсиллы, как и трихоботрии, несомненно выполняют функции механорецепторов, об этом свидетельствует подвижность их прикрепления. О функциях других сенсилл можно судить по литературным данным.

Некоторые трихоидные сенсиллы у щетинохвосток *Thermobia domestica* (Packard, 1873) (*Zygentoma*: *Lepismatidae*) и *L. saccharina* являются вкусовыми рецепторами (Hansen-Delkeskamp, 2001). Шаровидные сенсиллы являются, вероятно, хеморецепторными, о чем свидетельствует пористость их стенок. Им соответствуют бази-

конические сенсиллы, также имеющие пористые стенки, у *Archaeognatha* (Missbach et al., 2011). Целоконические сенсиллы предположительно являются хемо-, гигро- и термочувствительными, что установлено для *Locusta migratoria* (L., 1758) (Altner et al., 1981; Altner, Loftus, 1985), однако точное выяснение их функций у чешуйниц требует специального исследования. Показана роль розетковидных сенсилл как протоков желез у *Petrobius brevistylis* Carpenter, 1913 (*Archaeognatha*, *Machilidae*) (Fröhlich, Lu, 2013). Имеются данные о том, что они связаны с выделением феромонов (Sturm, Machida, 2001). Однако другие авторы рассматривали их в качестве сенсилл (Bockhorst, 1988 – цит. по: Matushkina, 2010). В то же время трудно установить гомологию между розетковидными сенсиллами у представителей *Zygentoma* и *Archaeognatha*, поскольку у *Zygentoma* они сравнительно однородны морфологически, а у *Archaeognatha* присутствуют несколько морфологически различающихся типов (Matushkina, 2010).

Целоконические сенсиллы – единственный тип, представленный у имаго, но полностью

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ и Российского фонда фундаментальных исследований (проект 16-04-01464-А).

отсутствующий на антеннах и церках личинок первого возраста. Целоконические и шаровидные сенсиллы представлены только на антеннах и отсутствуют на церках и парацерке. Это свидетельствует о том, что церки служат прежде всего для механорецепции, а антенны совмещают функции механорецепции и хеморецепции, а также, возможно, термо- и гигро-рецепции. Роль церков и парацерка как органов для восприятия механических стимулов, позволяющих чешуйницам избегать хищников, была исследована на примере *T. domestica* (Edwards, Rajarami, 1986).

Автор выражает благодарность сотрудникам Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ Г.Н. Давидовичу, А.Г. Богданову и Н.Я. Агалаковой за техническое обеспечение и помощь в проведении электронно-микроскопических работ, докт. биол. наук С.Ю. Чайке за ценные советы по подготовке данной статьи.

Электронно-микроскопическая часть работы выполнена на оборудовании ЦКП МГУ имени М.В. Ломоносова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Синицина Е.Е., Чайка С.Ю. Атлас электронно-микроскопической морфологии хеморецепторных органов насекомых. М., 2006, 343 с. [Sinitina E.E., Chaika S.Yu. Atlas elektronno-mikroskopicheskoy morfologii khemoretseptornykh organov nasekomykh. M., 2006. 343 s.]
- Шаров А.Г. Развитие щетинохвосток (*Thysanura*, *Apterygota*) в связи с проблемой филогенеза насекомых // Тр. Ин-та морфол. животных. Т. VIII. М., 1953. С. 63–127 [Sharov A.G. Razvitie shchetinikhvostok (*Thysanura*, *Apterygota*) v svyazi s problemoj filogeneza nasekomykh // Tr. In-ta morfol. zhivotnykh. T. VIII. M., 1953. S. 63–127].
- Adel T. Sensilleninventar und Sensillennuster auf den Antennen von *Thermobia domestica* und *Lepisma saccharina* (Insecta: *Zygentoma*) // Braunschweiger Naturkunde Schriften. 1984. Vol. 2. P. 191–217.
- Altner H., Routil C., Loftus R. The structure of bimodal chemo-, thermo-, and hygroreceptive sensilla on the antenna of *Locusta migratoria* // Cell Tissue Res. 1981. Vol. 215. N 2. P. 289–308.
- Altner H., Loftus R. Ultrastructure and function of insect thermo- and hygroreceptors // Annual review of entomology. 1985. Vol. 30. N 1. P. 273–295.
- Berg J. Feinstruktur und Hautung der Sensillen der Antennengeißel von *Lepisma saccharina* und *Machilis* // Thesis, University of Karlsruhe. 1994 (цит. по: Berg, Schmidt, 1997).
- Berg J., Schmidt K. Comparative morphology and moulting of sensilla basiconica of *Lepisma saccharina* Linnaeus (*Zygentoma*: *Lepismatidae*) and *Machilis* sp. (*Archaeognatha*: *Machilidae*) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. 1997. Vol. 26. Issue 3. P. 161–172.
- Edwards J. S., Rajarami R. G. Mechanosensory appendages and giant interneurons in the firebrat (*Thermobia domestica*, *Thysanura*): A prototype system for terrestrial predator evasion // J. Comp. Neurol. 1986. Vol. 243. Issue 4. P. 535–546.
- Fröhlich A., Lu Z. The “rosette-like” structures in the cuticle of *Petrobius brevistylis* are the openings of epidermal glands // Arthropod Structure and Development. 2013. Vol. 42. Issue 1. P. 89–94.
- Hansen-Delkeskamp E. Responsiveness of antennal taste hairs of the apterygotan insect, *Thermobia domestica* (*Zygentoma*); an electrophysiological investigation // Journal of Insect Physiology. 2001. Vol. 47. Issue 7. P. 689–697.
- Matushkina N.A. Integumentary “rosette-like structures” in *Microcoryphia* and *Zygentoma* (Insecta): SEM morphological and topographic surveys // Entomological Science. 2010. Vol. 13. Issue 4. P. 392–407.

Missbach C., Harzsch S., Hansson B.S. New insights into an ancient insect nose: the olfactory pathway of *Lepismachilis y-signata* (Archaeognatha: Machilidae) // Arthropod

Struct. Dev. 2011. Vol. 40. N 4. P. 317–333.
Sturm H., Machida R. Archaeognatha. Handbuch der Zoologie. T. 4. Berlin, 2001. 213 p.

Поступила в редакцию / Received 15.03.2017
Принята к публикации / Accepted 12.08.2017

**THE SENSE ORGANS ON THE ANTENNAE, CERCI AND TERMINAL
FILAMENT OF LARVAE AND IMAGO OF THE SILVERFISH *LEPISMA
SACCHARINA* L., 1758 (ZYGENTOMA: LEPISMATIDAE)**

*V.N. Shirokov*¹

The morphology of the sensillae in the first instar larvae and imago of the silverfish *Lepisma saccharina* L., 1758 (Zygentoma: Lepismatidae) was studied using scanning electron microscopy. In contrast with imago, sensillae of larvae of the silverfish were not previously studied. Coeloconic sensillae present in imago but absent in first instar larvae. Differences between antennal sensillae chaetica and sensilla trichodea not obvious in the first instar larvae. «Rosette-like» sensillae, sensillae basiconica, trichobotria and spheroidal sensillae found in both larvae and imago silverfish.

Key words: silverfish, larvae, sensillae, mechanoreceptors, chemoreceptors, morphology.

Acknowledgement. The work was financially supported by the Ministry of Education and Science of the Russian Federation and the Russian Foundation for Basic Research (project 16-04-01464-A).

¹ Shirokov Valerii Nikolaevich, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University (shirokovvn@gmail.com).

УДК 595.727: 591.481.42

СООТНОШЕНИЕ МОРФОГЕНЕЗА ЦЕНТРОВ МОЗГА С ЭМБРИОНАЛЬНЫМИ ЛИНЬКАМИ У САРАНЧИ *LOCUSTA MIGRATORIA* (ORTHOPTERA, ACRIDIDAE)

С.Ю. Чайка¹, В.Н. Широков²

Изучение эмбриогенеза саранчи перелетной (*Locusta migratoria*) позволило установить корреляции морфогенеза чувствующих и ассоциативных центров мозга с эмбриональными линьками. У эмбрионов, покрытых I эмбриональной кутикулой, в надглоточном ганглии отсутствуют оформленные нейропильные центры, за исключением комиссур, которые войдут составной частью в центральный комплекс. У эмбрионов, покрытых II эмбриональной кутикулой, имеются формирующиеся оптические доли и грибовидные тела в виде чашечек и стебельков. У эмбрионов со сформированной III эмбриональной кутикулой, помимо рассмотренных выше структур, в оптических долях имеются дифференцированные ламина, медулла и лобула. В центральном комплексе сформированы протоцеребральный мост и центральное тело, состоящее из двух структур – эллипсоидного и веерообразного тел. Сравнение хода эмбриогенеза центров мозга насекомых с неполным (Hemimetabola) и полным (Holometabola) превращением указывает на то, что у большинства изученных насекомых с полным превращением происходит смещение ограниченных II и III кутикулярными линьками этапов индивидуального развития центров мозга на разные стадии постэмбрионального развития.

Ключевые слова: саранча перелетная, *Locusta migratoria*, центры мозга, морфогенез, эмбриональные линьки.

В процессе эмбрионального развития насекомых происходит смена кутикулярного покрова зародыша. Смена эмбрионом кутикулы теоретически может свидетельствовать о прохождении им онтогенетических стадий, которые у предков вели свободное существование, но в результате эмбрионизации приобрели статус этапов эмбрионального развития (Чайка, 2013). Следовательно, о степени эмбрионизации стадий развития конкретного вида или групп насекомых можно судить не только по конечным результатам эмбриогенеза, т.е. по оценке морфологии вышедшей из яйца личинки, но и по числу формирующихся в течение эмбриогенеза кутикул.

Обычно ход эмбриогенеза изучается регистрацией формирования важнейших структур и органов с указанием времени их появления с начала эмбрионального развития без учета эмбриональных линек (Bentley et al., 1979). Однако временная шкала эмбрионального развития различается у разных видов и групп насекомых. Поэтому возникла необходимость в поиске и обосновании иного маркера этапов эмбриогенеза насекомых для его

использования при проведении сравнительных исследований.

Нервная система у представителей семейства Acrididae изучается на протяжении длительного времени. Модельными объектами для многочисленных исследований служат перелетная саранча *Locusta migratoria* и пустынная саранча *Schistocerca gregaria*. У имаго этих видов подробно изучен тритоцеребрум надглоточного ганглия (Aubele, Klemm, 1977), подглоточный ганглий (Tyter, Gregory, 1982), центральный комплекс протоцеребрума (Heinze, Homberg, 2008). У *S. gregaria* изучено постэмбриональное развитие оптических долей (Anderson, 1978a, 1978b). Имеются некоторые данные по развитию мозга во время эмбриогенеза: у *S. gregaria* изучено формирование центрального комплекса (Williams, Boyan, 2008) и особенности очагов размножения клеток в мозге (Boyan et al., 1995). Однако отсутствуют обобщающие работы, посвященные формированию в эмбриогенезе всех центров мозга.

Цель настоящей работы – изучение морфогенеза мозга саранчи *Locusta migratoria*, в осо-

¹ Чайка Станислав Юрьевич – профессор кафедры энтомологии Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук (biochaika@mail.ru); ² Широков Валерий Николаевич – мл. науч. сотр. кафедры энтомологии Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (shirokovvn@gmail.com).

бенности его чувствующих и ассоциативных центров, в связи с периодизацией индивидуального развития данного вида. При этом признаком-маркером этапов индивидуального развития служат линьки, сопровождающиеся процессами сбрасывания старой кутикулы и формирования новой. Таким образом, общепризнанный принцип выделения стадий и возрастов насекомых при их постэмбриональном развитии, базирующийся на линьках покрова, перенесен и на эмбриональную стадию.

Материал и методы

Исследование проведено на саранче перелетной (*Locusta migratoria* (Linnaeus, 1758), Orthoptera, Acrididae) из лабораторной культуры Московского зоопарка. Пластиковые контейнеры с кубышками саранчи содержали в термостате при температуре 37 °С до вылупления личинок. Для проведения светооптического исследования насекомых фиксировали в ФСУ (формалин, этиловый спирт, уксусная кислота). Для изготовления полутонких срезов материал после обезвоживания заключали в аралдит и готовили срезы на пирамитоме толщиной 3–5 мкм. Полученные срезы окрашивали толуидиновым синим. Просмотр и фотографирование срезов осуществляли с помощью микроскопа «Микромед 3 Professional» и видеоокуляра «ТоурСам 5.1 МР». Для проведения трансмиссионной электронной микроскопии материал фиксировали в 2,5%-м растворе глутарового альдегида на какодилатном буфере в течение двух часов, а после промывки в том же буфере материал дополнительно фиксировали в 1%-м растворе оксида осмия также в течение двух часов. После обезвоживания материал, помещенный в насыщенный раствор уранилацетата в 70%-м спирте, хранили в течение 12–16 ч в холодильнике. Затем проводили окончательное обезвоживание материала в спиртах и ацетоне и заключали его в эпон. Срезы окрашивали по методу Рейнольдса и исследовали в трансмиссионном электронном микроскопе «JEM-1011» с цифровой камерой «Gatan ES500W».

Результаты

Как показано в предыдущих исследованиях, в процессе эмбрионального развития саранчи формируются три кутикулы покрова собственно эмбриона (Lagueux et al., 1979; Chaika, Orlova, 2009; Чайка, 2013). Тонкую кутикулу, выделяемую приблизительно на 3-й день эмбрионального развития клетками серозной оболочки, мы при анализе

числа эмбриональных кутикул не учитывали, поскольку эта кутикула секретируется не гиподермальными клетками эмбриона, а внезародышевой эктодермой.

По истечении приблизительно 3,5 суток эмбрионального развития I эмбриональная кутикула секретируется клетками гиподермы эмбриона и сохраняется в течение 5,5 суток эмбриогенеза. Эта кутикула однослойная, представлена кутикулиновым слоем эпикуткулы и лишена кутикулярных сенсорных образований. Формирование II эмбриональной кутикулы начинается по истечении 5,5 суток эмбрионального развития, и до конца 8-х суток эмбриогенеза она является составной частью покрова эмбриона. В конце этого периода II эмбриональная кутикула отслаивается от гиподермы. В таком виде она сохраняется не только в течение всего срока формирования III эмбриональной кутикулы, но и некоторое время после выхода личинки из яйца. II эмбриональная кутикула состоит из двухслойной эпикуткулы и прокутикулы. На ней также отсутствуют кутикулярные отделы сенсилл. В процессе следующей линьки формируется III эмбриональная кутикула, являющаяся кутикулой покрова нимфы I возраста. В отличие от двух предыдущих кутикул она несет кутикулярные отделы сенсорных органов.

Как соотносится эмбриональное развитие головных ганглиев с линьками эмбриона? Нами показано, что на 3–4-е сутки эмбрионального развития саранчи *L. migratoria*, т.е. когда эмбрион покрыт I эмбриональной кутикулой, его нервная система уже состоит из отдельных ганглиев. Ширина надглоточного ганглия достигает 300 мкм. Он состоит из двух половин, имеющих грушевидную форму (рис. 1, а). Оболочка ганглия представлена тонкой нейрилеммой, под которой расположены удлиненные клетки перинейриума. Длина ядер клеток перинейриума достигает в среднем 13,1 мкм. Перинейриум формирует тонкий слой цитоплазмы клеток, поскольку ядра клеток редко расположены. Клеточный состав ганглия представлен крупными нейробластами диаметром 14,5–20,3 мкм (диаметр их ядер достигает 14,2 мкм), материнскими ганглионарными клетками диаметром в среднем 15,9 мкм (диаметр ядер составляет в среднем 10,9 мкм) и нейронами диаметром 11 мкм (диаметр ядер достигает 10 мкм). Среди нейронов есть и крупные клетки диаметром 19–20 мкм, диаметр ядер которых достигает 16–17 мкм. В надглоточном ганглии имеется формирующийся нейропил, но какие-либо заметные нейропильные структуры отсутствуют,

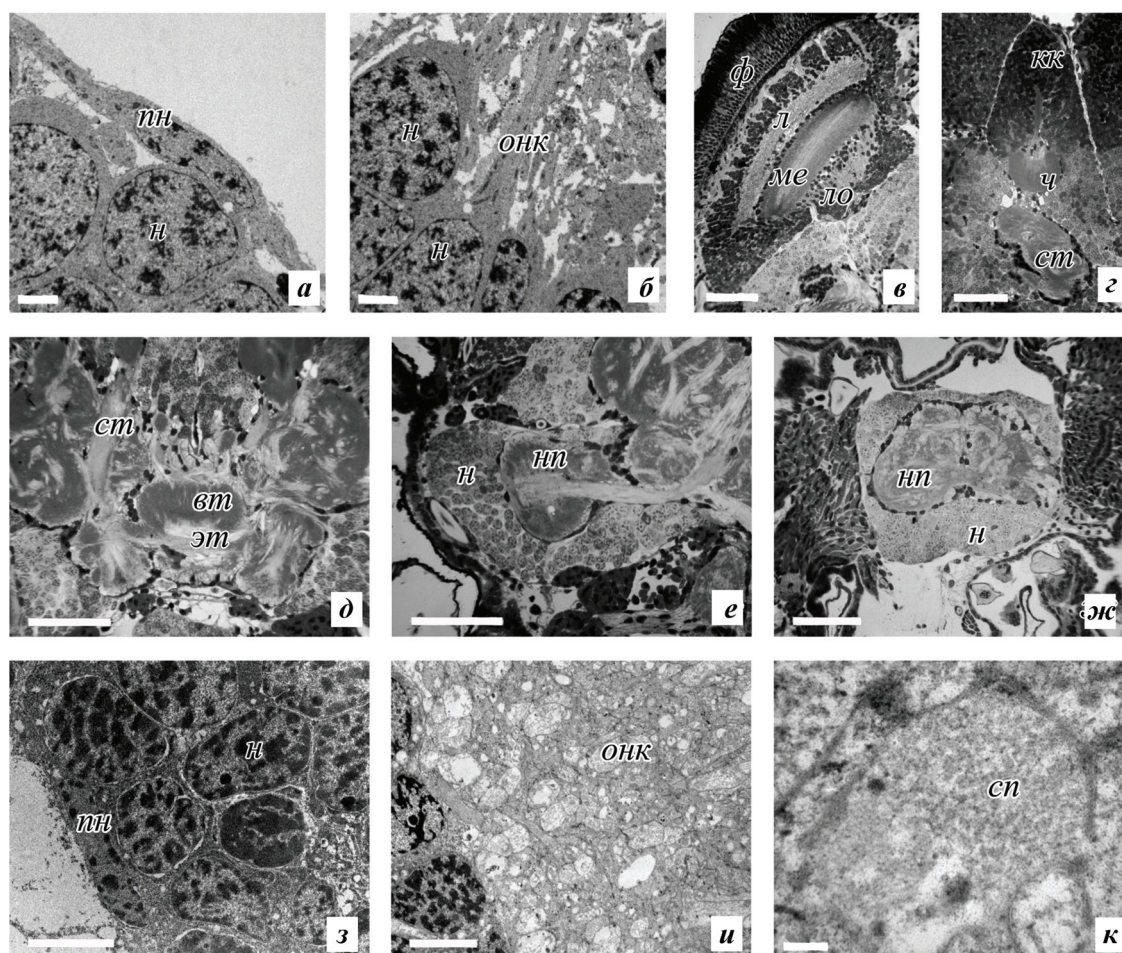


Рис. 2. Строение головных ганглиев у эмбрионов и личинки 1-го возраста *Locusta migratoria*: а – участок перинеиума надглоточного ганглия 8–9-дневного эмбриона, б – участок нейропиля оптических долей 8–9-дневного эмбриона, в – оптические доли личинки 1-го возраста, г – грибовидное тело личинки 1-го возраста, д – центральный комплекс личинки 1-го возраста, е – дейтоцеребрум личинки 1-го возраста, ж – подглоточный ганглий личинки 1-го возраста, з – участок коры надглоточного ганглия личинки 1-го возраста, и – участок нейропиля оптических долей личинки 1-го возраста, к – нейропиль оптической доли личинки 1-го возраста. Обозначения: онк – отростки нервных клеток, пн – перинеиум, сп – синаптические пузырьки. Остальные обозначения см. на рис. 1. Масштабная линейка, мкм: а, б – 2 мкм; в, г, д, е, ж – 100 мкм, з, и – 5 мкм; к – 0,2 мкм

кутикулой. Изучение мозга светооптическими и электронно-микроскопическими методами показало, что на этом этапе эмбрионального развития надглоточный ганглий имеет оболочку из полностью сформированного перинеиума (рис. 2, а). Его толщина в среднем составляет 0,7 мкм, а на уровне расположения ядер – 2,3 мкм, достигая в отдельных местах 2,9 мкм. Длина удлинённых ядер клеток перинеиума достигает 13 мкм. В отличие от предыдущих этапов эмбрионального развития ядра клеток перинеиума расположены более плотно. Однако формирование нейрилеммы еще продолжается. Она обнаруживается в виде тонкого слоя толщиной 0,10–0,15 мкм, местами едва различимого. На этом этапе эмбриогенеза ширина надглоточного ганглия составляет 740 мкм. Значительного развития достигают

основные центры головного мозга, в том числе и оптические ганглии (рис. 1, д). Различимы нейропили ламины, медуллы и лобулы. Несмотря на наличие развитых омматидиев сложных глаз, основание которых выстлано базальной мембраной, нейропиль оптических долей имеет рыхлое расположение клеточных отростков (рис. 2, б), что свидетельствует о продолжающемся активном росте этого отдела мозга. Выделяются также структуры центрального комплекса, где хорошо различимы протоцеребральный мост и центральное тело. Последнее состоит из эллипсоидного и веерообразного тел (рис. 1, ж). Чашечки и стебельки грибовидных тел еще имеют простое строение (рис. 1, е).

В протоцеребруме наряду с нейронами диаметром 6,6 мкм имеются немногочисленные нейро-

бласты диаметром в среднем 19,7 мкм и материнские ганглионарные клетки диаметром в среднем 13,2 мкм. Диаметр ядер нейронов составляет около 5,6 мкм. Для ядер нейронов характерна глыбчатая структура хроматина.

В дейтоцеребруме гломерулы явно не выражены (рис. 1, з). Это обусловлено прежде всего тем, что в антеннальных долях саранчи *L. migratoria* формируется около 1 тыс. гломерул небольшого размера, что затрудняет их индивидуальную идентификацию, следовательно и подсчет их числа даже у имаго.

Структуры нейропиля окружены глиальными клетками, лежащими более плотно, чем клетки перинейриума и выделяющимися интенсивной темной окраской при использовании толуидинового синего. В целом нейропилльные структуры уже на этом этапе характеризуются высокой степенью дифференцировки и сложности.

В подглоточном ганглии (рис. 1, и) имеются все три типа нейральных клеток: нейробласты, материнские ганглионарные клетки и дифференцированные нейроны. Ширина ганглия достигает 314 мкм. Нейропиль приобрел компактность. Помимо подглоточного ганглия выявляются парные ганглии вегетативной нервной системы, контактирующие с подглоточным ганглием.

У личинки I возраста все центры мозга сформированы. Ширина надглоточного ганглия достигает 740 мкм. Зрительные ганглии содержат собственные нейроны и отростки нейронов (рис. 2, в, з, и). Для нейронов зрительных ганглиев характерно наличие крупного ядра (до 8,7 мкм) и тонкого слоя цитоплазмы (рис. 2, з). Строение грибовидных тел остается таким же, как у эмбрионов на 8–9-е сутки (рис. 2, г). Нейропиль дейтоцеребрума по-прежнему не имеет выраженного гломерулярного строения (рис. 2, е). В центральном комплексе сформированы нейропилльные столбики протоцеребрального моста и центрального тела (рис. 2, д). Ширина подглоточного ганглия достигает 392 мкм (рис. 2, ж).

Продолжается увеличение числа клеток оптических долей в результате митотических делений нейробластов и ганглионарных материнских клеток. Нейропиль во всех его отделах представлен плотно расположенными отростками нервных клеток (рис. 2, и). Диаметр нервных волокон варьирует от 0,4 до 2,4 мкм. В нервных волокнах расположены микроволокна, микротрубочки, небольшие пузырьки. В некоторых волокнах имеются округлые электронно-плотные включения диаметром до 0,15 мкм. В нейропиле обнаруживаются сформированные синапсы (рис. 2, к).

Обсуждение результатов

Наличие у саранчи *L. migratoria* трех эмбриональных кутикул соответствует данным по числу этих кутикул у других исследованных видов насекомых с неполным превращением (Hemimetabola). В частности, три эмбриональные кутикулы выявлены у видов из отрядов поденок, стрекоз, веснянок, прямокрылых, таракановых, уховертков и клопов (Чайка, 2013).

У насекомых с прямым развитием (Ametabola) – *Stenolepisma longicaudata* Esch. (Truman, Riddiford, 2002) и *Thermobia domestica* (Packard) (Konopová, Zrzavý, 2005) – выявлены две эмбриональные кутикулы, а у насекомых с полным превращением (Holometabola) – одна или две (Поливанова, 1979, 1982). И только у златогазки перламутровой *Chrysopa perla* (L.) (Neuroptera) обнаружены три эмбриональные кутикулы (Konopová, Zrzavý, 2005).

По нашим данным, у эмбриона *L. migratoria*, покрытого I эмбриональной кутикулой, в надглоточном ганглии отсутствуют какие-либо оформленные нейропилльные центры, за исключением комиссур, которые войдут составной частью в центральный комплекс. У эмбрионов, покрытых II эмбриональной кутикулой, имеются формирующиеся оптические доли и грибовидные тела. У эмбрионов со сформированной III эмбриональной кутикулой, в оптических долях имеются дифференцированные ламина, медулла и лобула, а центральный комплекс сформирован из протоцеребрального моста и центрального тела.

Схожий ход морфогенеза свойствен и изученному нами ранее таракану *Nauphoeta cinerea* Oliv. (Blattodea). В первой декаде эмбрионального развития, когда эмбрион покрыт I эмбриональной кутикулой, в формирующемся мозге отсутствуют какие-либо нейропилльные центры, однако в формирующемся надглоточном ганглии имеется комиссура (Чайка, Широков, 2010). Формирование основных нервных центров происходит во вторую декаду эмбриогенеза, т.е. у эмбриона, покрытого II эмбриональной кутикулой. В этот период имеются дифференцированные нейромеры надглоточного и подглоточного ганглиев. На стадии позднего эмбриогенеза, соответствующей наличию III эмбриональной кутикулы, имеются все нейропилльные центры.

Формирование основных центров мозга на стадии эмбриогенеза показано и для насекомых других отрядов. У личинок I возраста кузнечика *Metrioptera sepium*, саранчи *Calliptamus italicus*, таракана *Blattella germanica* и богомола *Ameles taurica* грибовидные тела уже имеются (Панов,

1957а). Центральный комплекс имагинального типа, кроме перечисленных выше видов, имеется также у личинок I возраста палочника *Dixippus morosus* и клопа *Palomena* (Панов, 1959).

Как соотносится развитие центров мозга саранчи и других насекомых Hemimetabola с развитием сходных центров у насекомых с полным превращением (Holometabola)? Поскольку данных по эмбриональному развитию центров мозга насекомых Holometabola немного, целесообразно сравнить степень развития центров по завершении эмбрионального развития, т.е. у личинок I возраста. При этом мы полагаем, что отсутствие центров у новорожденных личинок свидетельствует и об их отсутствии в процессе всего периода эмбриогенеза, поскольку не установлены факты инволюции центров мозга в эмбриогенезе насекомых.

У насекомых с полным превращением процесс формирования центров мозга характеризуется большим разнообразием. Так, у новорожденных личинок пчелы медоносной *Apis mellifera* (Hymenoptera) и цветоеда малинного *Anthonomus rubi* (Coleoptera) грибовидные тела отсутствуют, у аскалафа *Ascalaphus* sp. (Neuroptera) имеются только стебельчатые тела, а у хрущака мучного *Tenebrio molitor* (Coleoptera) и китайского дубового шелкопряда *Antheraea pernyi* Guér. (Lepidoptera) они состоят из всех структур, характерных для грибовидных тел (Панов, 1957а). Среди двукрылых все структуры грибовидного тела выявлены у личинок I возраста мухи падальной *Phormia regina* (Gundersen, Larsen, 1978), однако у дрозофилы обыкновенной *Drosophila melanogaster* формирование грибовидных тел имагинального типа начинается только у личинок III возраста (Noveen et al., 2000). У медоносной пчелы *Apis mellifera* образование зрительных ганглиев (Панов, 1960) и нейропильных структур грибовидных тел (Панов, 1957б) также начинается на стадии личинки III возраста.

Центральное тело у голометаболических насекомых формируется в разные сроки их индивидуального развития. У новорожденных личинок *Musca domestica*, *Anthonomus rubi* и *Apis mellifera* его еще нет, а у личинок *Tenebrio molitor*, *Chrysopa* sp. и *Ascalaphus* sp. центральное тело имеется (Панов, 1959).

Трудность сравнения нейропильных центров обусловлена неоднозначной трактовкой разными авторами степени их развития, которое продолжается и на постэмбриональных стадиях онтогенеза, а также тем фактом, что центры мозга у

Holometabola представлены двумя типами – личиночным и имагинальным. Тем не менее имеющиеся данные свидетельствуют о явной тенденции смещения формирования центров мозга у насекомых с полным превращением на постэмбриональный период развития.

На примере изученных нами видов можно заключить, что формирование основных центров головных ганглиев, происходящее у насекомых с неполным превращением (*L. migratoria*) на стадии эмбриогенеза, у насекомых с полным превращением (*Calliphora vomitoria* и *Archips podana*) осуществляется на постэмбриональных стадиях развития (Широков, Чайка, 2014, 2017). В частности, у эмбриона саранчи, покрытого III эмбриональной кутикулой, уже сформированы все основные центры надглоточного ганглия. У мухи *C. vomitoria* эти центры формируются в течение всего личиночного развития, а имагинальный вид они приобретают только на стадии куколки: грибовидные тела и центральный комплекс приобретаются на стадии трехдневной куколки, а оптические ганглии – на стадии одиннадцатидневной куколки. Сходное состояние степени развития центров надглоточного ганглия свойственно и листовертке *A. podana*. Формирование оптических долей и структур центрального комплекса имагинального типа у листовертки происходит у личинки 4-го возраста. Приобретение структуры чашечки и долей грибовидного тела, характерных для имаго, осуществляется только на стадии куколки.

Таким образом, у насекомых с полным превращением можно наблюдать смещение ограниченных кутикулярными линьками этапов индивидуального развития центров мозга на разные стадии постэмбрионального развития.

Выражаем благодарность сотруднику инсектария Московского зоопарка Т.В. Компанцевой за любезно предоставленные кубышки саранчи, профессору МГУ А.А. Полилову за консультации по изготовлению и окрашиванию полутонких срезов, а также сотрудникам Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова Г.Н. Давидовичу, А.Г. Богданову и Н.Я. Агалаковой за техническое обеспечение проведения электронно-микроскопических исследований. Электронно-микроскопическая часть работы выполнена на оборудовании ЦКП Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ и Российского фонда фундаментальных исследований (проект 16-04-01464-А).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Панов А.А. Строение головного мозга насекомых на последовательных этапах постэмбрионального развития // Энтомологическое обозрение. 1957а. Т. 36. Вып. 2. С. 269–284 [Panov A.A. Stroenie golovnogo mozga na posledovatelnykh etapakh postembrional'nogo razvitiya // Entomologicheskoe obozrenie. 1957a. T. 36. Vyp. 2. S. 269–284].
- Панов А.А. Развитие грибовидных тел мозга медоносной пчелы в течение личиночной и куколочной фаз // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии, почвоведения, геологии, географии. 1957б. № 2. С. 47–54 [Panov A.A. Razvitie gribovidnykh tel mozga medonosnoj pchely v techenie lichinochnoj i kukolochnoj faz // Vestn. Mosk. Un-ta. Ser. biologii, pochvovedeniya, geologii, geographii. 1957b. № 2. S. 47–54].
- Панов А.А. Строение головного мозга насекомых на последовательных этапах постэмбрионального развития. 2. Центральное тело // Энтомологическое обозрение. 1959. Т. 38. Вып. 2. С. 301–311 [Panov A.A. Stroenie golovnogo mozga na posledovatelnykh etapakh postembrional'nogo razvitiya. 2. Centralnoe telo // Entomologicheskoe obozrenie. 1959. T. 38. Vyp. 2. S. 301–311].
- Панов А.А. Строение головного мозга насекомых на последовательных этапах постэмбрионального развития. 3. Зрительные доли // Энтомологическое обозрение. 1960. Т. 39. Вып. 1. С. 86–105 [Panov A.A. Stroenie golovnogo mozga na posledovatelnykh etapakh postembrional'nogo razvitiya. 3. Zritelnye doli // Entomologicheskoe obozrenie. 1960. T. 39. Vyp. 1. S. 86–105].
- Поливанова Е.Н. Эмбрионизация онтогенеза, происхождение эмбриональных линек и типы развития насекомых // Зоологический журнал. 1979. Т. 58. Вып. 9. С. 1269–1280 [Polivanova E.N. Embri-onizatsiya ontogeneza, proiskhozhdenie embrionalnykh linek i tipy razvitiya nasekomykh // Zoologicheskij zhurnal. 1979. T. 58. Vyp. 9. S. 1269–1280].
- Поливанова Е.Н. Функциональный аспект эмбриогенеза насекомых. М., 1982. 188 с. [Polivanova E.N. Funktsionalnyj aspekt embriogeneza nasekomykh. M., 1982. 188 s.].
- Чайка С.Ю. К вопросу о стадии прониимфы саранчи *Locusta migratoria* (Orthoptera, Acrididae) // Зоологический журнал. 2013. Т. 92. Вып. 3. С. 264–277 [Chaika S.Yu. K voprosu o stadii pronimfy saranchi *Locusta migratoria* (Orthoptera, Acrididae) // Zoologicheskij zhurnal. 2013. T. 92. Vyp. 3. S. 264–277].
- Чайка С.Ю., Широков В.Н. Формирование надглоточного ганглия таракана *Nauphoeta cinerea* (Blattodea) // Фундаментальные науки и практика: Сб. науч. трудов 3-й Международной телеконференции [Томск, 25 октября – 6 ноября 2010]. Т. 1. № 4. Томск, 2010. С. 181–182 [Chaika S.Yu., Shirokov V.N. Formirovanie nadglotochnogo gangliya tarakana *Nauphoeta cinerea* (Blattodea) // Fundamentalnye nauki i praktika: Sbornik nauchnykh trudov 3-j Mezhdunarodnoj telekonferentsii [Tomsk, 25 oktyabrya – 6 noyabrya 2010]. T. 1. № 4. Tomsk, 2010. S. 181–182].
- Широков В.Н., Чайка С.Ю. Строение головных ганглиев у личинки и куколки листовертки всеядной *Archips podana* Scopoli (Lepidoptera, Tortricidae) // Энтомологическое обозрение. 2014. Т. 93. Вып. 2. С. 390–402 [Shirokov V.N., Chaika S.Yu. Stroenie golovnykh ganglijev u lichinki i kukolki listovertki vsejadnoj *Archips podana* Scopoli (Lepidoptera, Tortricidae) // Entomologicheskoe obozrenie. 2014. T. 93. Vyp. 2. S. 390–402].
- Широков В.Н., Чайка С.Ю. Строение головных ганглиев и их изменение в процессе постэмбрионального развития *Calliphora vomitoria* (L.) (Diptera: Calliphoridae) // Энтомологическое обозрение. 2017. Т. 96. Вып. 1. С. 75–85 [Shirokov V.N., Chaika S.Yu. Stroenie golovnykh ganglijev i ikh izmenenie v prozesse postembrional'nogo razvitiya // Entomologicheskoe obozrenie. 2017. T. 96. Vyp. 1. S. 75–85].
- Anderson H. Postembryonic development of the visual system of the locust, *Schistocerca gregaria*. I. Patterns of growth and developmental interactions in the retina and optic lobe // Journal of Embryology and Experimental Morphology. 1978a. Vol. 45. P. 55–83.
- Anderson H. Postembryonic development of the visual system of the locust, *Schistocerca gregaria*. II. An experimental investigation of the formation of the retina-lamina projection // Journal of Embryology and Experimental Morphology. 1978b. Vol. 46. P. 147–170.
- Aubele E., Klemm N. Origin, destination and mapping of tritocerebral neurons of locust // Cell and Tissue Research. 1977. Vol. 178. P. 199–219.
- Bentley D., Keshishian H., Shankland M., Toroian-Raymond A. Quantitative staging of embryonic development of the grasshopper, *Schistocerca nitens* // J. Embryol. Exp. Morphol. 1979. Vol. 54. P. 47–74.
- Boyan G.S., Williams L.D., Reichert H. Morphogenetic Reorganization of the brain during embryogenesis in the grasshopper // The Journal of Comparative Neurology. 1995. Vol. 361. P. 429–440.
- Chaika S.Yu., Orlova E.Yu. Embryonic molt numbers in hemimetabolous and holometabolous insects // Russian Entomol. J. 2009. Vol. 18. P. 157–164.
- Gundersen R.W., Larsen J.R. Postembryonic development of the lateral protocerebral lobes, corpora pedunculata, deutocerebrum and tritocerebrum of *Phormia regina* Meigen (Diptera: Calliphoridae) // Inter. J. Insect Morphol. and Embryol. 1978. Vol. 7. P. 467–477.
- Heinze S., Homberg U. Neuroarchitecture of the central complex of the desert locust: Intrinsic and columnar neurons // The Journal of Comparative Neurology. 2008. Vol. 511. P. 454–478.
- Konopová B., Zrzavý J. Ultrastructure, development, and homology of insect embryonic cuticles // J. Morphol. 2005. Vol. 264. P. 339–362.
- Lagueux M., Hetru H., Goltzene F., Kappler C., Hoffmann J.A. Ecdysone titre and metabolism in relation to cuticulogenesis in embryos of *Locusta migratoria* // J. Insect Physiol. 1979. Vol. 25. P. 709–723.
- Novreen F., Daniel A., Hartenstein V. Early development of the *Drosophila* mushroom body: the roles of eyeless and dachshung // Development. 2000. Vol. 127. P. 3475–3488.
- Truman J.W., Riddiford L.M. Endocrine insights into the evolution of metamorphosis in insects // Annu. Rev. Entomol. 2002. Vol. 47. P. 467–500.

Tyrer N., Gregory G. A guide to the neuroanatomy of locust suboesophageal and thoracic ganglia // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 1982. Vol. 297. P. 91–123.

Williams J., Boyan G. Building the central complex of the

grasshopper *Schistocerca gregaria*: axons pioneering the w, x, y, z tracts project onto the primary commissural fascicle of the brain // Arthropod Structure and Development. 2008. Vol. 37. P. 129–140.

Поступила в редакцию / Received 23.07.2017

Принята к публикации / Accepted 12.09.2017

THE CORRELATION OF MORPHOGENESIS OF THE BRAIN CENTERS WITH EMBRYONIC MOLTS IN THE LOCUST *LOCUSTA MIGRATORIA* (ORTHOPTERA, ACRIDIDAE)

S.Yu. Chaika¹, V.N. Shirokov²

Studying the embryogenesis of the migratory locust *Locusta migratoria* has established the correlations of morphogenesis of the sensory compartments and associative centers of the brain with embryonic molts. In embryos, covered of the I embryonic cuticle, supraoesophageal ganglion missing formed neuropile centers, with the exception of commissure which will include a part in the central complex. In the embryo, covered with of II embryonic cuticle, there is an emerging optical lobes and the mushroom bodies in the form of calyx and pedunculus. In embryos with formed the III embryonic cuticle, in addition to the above structures, in the optical lobes are differentiated lamina, medulla and lobula, and in the central complex is formed protocerebral bridge and the central body consisting of two structures – ellipsoid and fan-shaped bodies. A comparison of the course of embryogenesis of the brain centers of insects with incomplete (Hemimetabola) and complete (Holometabola) transformation indicates that the most studied insects with complete metamorphosis there is a shift of limited II and III cuticular molts stages of individual development centers of the brain at different stages of postembryonic development.

Key words: migratory locust, *Locusta migratoria*, the centers of the brain, morphogenesis, embryonic molting.

Acknowledgement. The work was financially supported by the Ministry of Education and Science of the Russian Federation and the Russian Foundation for Basic Research (project 16-04-01464-A).

¹ Chaika Stanislav Yurievich, Department of Entomology, Lomonosov Moscow State University (biochaika@mail.ru); ² Shirokov Valery Nikolayevich, Department of Entomology, Lomonosov Moscow State University (shirokovn@gmail.com).

УДК 585.786

СОВКИ (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE) НИЗОВИЙ Р. НЕРЛЬ ПО СБОРАМ АРХИМАНДРИТА ЗОСИМЫ (ШЕВЧУК) ВО ВЛАДИМИРСКОЙ ОБЛАСТИ

Архимандрит Зосима (Шевчук)¹, А.В. Свиридов²

Изучена фауна совок (Lepidoptera: Noctuidae) низовий р. Нерль (Владимирская обл.), собранных архимандритом о. Зосимой (Шевчук) и определенных (включая проверку определений) А.В. Свиридовым в регионе исследования обнаружены 116 видов, среди них много редких. Шесть видов приводятся впервые для территории области.

Ключевые слова: отряд Lepidoptera, совки, Noctuidae, Владимирская область, новые для территории, низовья р. Нерль.

Все материалы для этого энтомофаунистического исследования собраны за очень небольшой период (с 2010 по 2016 г.) трудами архимандрита о. Зосимы (Шевчука). Причем в первый сезон специально сборы не осуществлялись, в это время были собраны один экземпляр так называемой синеголовки (*Diloba caeruleocephala*) и три экземпляра совки тайной, или оккультной (*Eurois occulta*), а в последние годы исследования проводились очень интенсивно, собраны экземпляры таких совок, как тогоносная (*Xanthia togata*), прозрачная (*Mythimna pallens*) и «ц»-черное (*Xestia c-nigrum*). Все экземпляры происходят из одной географической точки – с. Ославское Суздальского р-на, изредка из Боголюбова или Владимира.

Село Ославское расположено в Суздальском р-не области, в 8 км северо-восточнее г. Владимир. в низовьях р. Нерль. Эта река всемирно известна замечательным памятником церковного зодчества – храмом Покрова на Нерли. Село входит в состав Боголюбовского сельского поселения. Места сбора расположены на территории Мещерской ландшафтной провинции у стыка со Смоленско-Московской провинцией – в ландшафтном округе Нерлинско-Уводской низменности (Принерлинский ландшафтный район, Нижненерлинский ландшафтный подрайон). В окрестностях села преобладают луговые, полевые и отчасти приозерные и болотные пространства. В составе древостоя (не более 35% площади) преобладают береза, осина, иногда с сосной и елью (Романов, 2013).

За время энтомологических исследований обнаружено 116 видов и собрано, по нашим под-

счетам, 504 экз. Отметим, что в базовом списке совок Владимирской обл. ранее были приведены 257 видов из более чем 50 обследованных точек (Свиридов, Усков, Горькавый, 2003). Здесь всего в одной точке обнаружена примерно половина состава фауны. Сборы, рассматриваемые в настоящей статье, представляют собой аккуратно и профессионально оформленную коллекцию архимандрита. Все виды определены А.В. Свиридовым или им же подтверждено определение о. Зосимы. Виды, ранее отмеченные в базовом списке совок Владимирской обл. (Свиридов, Усков, Горькавый, 2003) как редкие, очень редкие и единичные – всего 57 видов (примерно половина собранных архимандритом Зосимой), мы отметили буквой «р.», стоящей после номера вида в списке. Виды, впервые приведенные для территории области, отмечены звездочкой (*), стоящей перед номером. К ним относятся шесть видов – *Diachrysia zosimi*, *Acontia lucida*, *Simyra albovenosa*, *Eucarta virgo*, *Apamea anceps* и *Xestia xanthographa*. Это виды влажных лугов, на стадии гусеницы – полифаги, за исключением *Diachrysia zosimi*, гусеница которого – олигофаг на растениях рода *Sanguisorba* (представители флоры сырых лугов из семейства розоцветных, обладающие лекарственными кровоостанавливающими свойствами). Из названных видов *Eucarta virgo* (отмечен двумя звездочками) приводится также впервые для Европейского Центрального региона академического «Каталога чешуекрылых (Lepidoptera) России» (2008), в который входит Владимирская обл., что планируется учесть Свиридовым при

¹ Архимандрит Зосима (Шевчук) – священник Владимирской епархии, энтомолог – исследователь фауны чешуекрылых Владимирской обл. (o.zosima@mail.ru); ² Свиридов Андрей Валентинович – ст. науч. сотр. Научно-исследовательского Зоологического музея МГУ, канд. биол. наук (sviridov@zmmu.msu.ru).

подготовке 2-го издания каталога. Любопытно отметить, что один из видов, найденных впервые в области, именуется металловидкой Зосимы. Это название дано еще в 1822 г. Якобом Хюбнером (1761–1826). С учетом более поздних дополнений к базовой статье по Владимирской обл. (Свиридов и др., 2006; 2009) и рассматриваемого здесь материала список фауны совок достигает ныне 281 вида. Для области это значительное число, хотя, конечно, дальнейшее исследование фауны совок области было бы полезным. Считаю нужным отметить, что ценность представленной работы состоит также в том, что дает возможность использовать коллекцию чешуекрылых о. Зосимы для полезного досуга юношества. Кроме того, было бы разумно привлечь приведенные в статье данные и к делу охраны животного мира в регионе.

Примечание А.В. Свиридова. Архимандрит о. Зосима (Шевчук) – яркий пример служителя Церкви, вносящего достойный вклад в изучение природы региона и дело ее охраны. О. Зосима является квалифицированным энтомологом, а материалы, собранные им, – образец высококачественной работы энтомолога-коллекционера. Порой качеству материала у о. Зосимы стоило бы поучиться и некоторым профессионалам-зоологам. Интерес к отряду «прекрасных насекомых» присущ о. Зосиме с детства, как это обычно и бывает у будущих энтомологов. Мирянина не может не радовать, как в лице о. Зосимы продолжается славная и добрая традиция включения лиц духовного звания или их потомков в процесс познания окружающего мира. Пожелаем о. Зосиме долгих лет жизни, доброго здоровья и новых успехов в его благородной деятельности!

СПИСОК ВИДОВ

Семейство Noctuidae

Названия таксонов и их систематический порядок даны по Каталогу чешуекрылых (Lepidoptera) России (2008). Приведены все даты находок экземпляров, предоставленных для определения в музей А.В. Свиридову. Небольшое количество видов здесь не приводится, так как следует дополнительно изучить и обсудить их систематический статус с учетом материала из различных регионов России. Название основной точки сборов – с. Ославское в списке опущено, названия точек, близких территориально (они редки в сбо-

рах), приведены. В случае обнаружения одного экземпляра не указано число экземпляров при дате сбора.

Подсемейство Hypeninae

1. *Hypena proboscidalis* (Linnaeus, 1758)

28.05.2015; 27.06.2015; 16.06.2016; 9.09.2016.

Подсемейство Scoliopteryginae

2. *Scoliopteryx libatrix* (Linnaeus, 1758)

16.04.2016; 12.08.2016.

Подсемейство Ophiderinae

3. *p. Calyptra thalictri* (Borkhausen, 1790)

5.08.2016.

Подсемейство Catocalinae

4. *p. Catocala fraxini* (Linnaeus, 1758)

1.09.2012; 9.08.2014; Владимир 8.08.2011.

5. *Catocala fulminea* (Scopoli, 1763)

Боголюбово 22.07.2011.

6. *Catocala nupta* (Linnaeus, 1767)

7.08.2011; 3.08.2014; Владимир 29.07.2011 (2 экз.).

7. *p. Aedia funesta* (Esper, [1766])

16.06.2012; 7.07.2014; 27.06.2015; 10.06.2016; 22.08.2016; 23.08.2016.

8. *p. Tyta luctuosa* ([Denis et Schiffermüller], 1775)

18.08.2011; 9.08.2016 (2 экз.).

9. *Laspeyria flexula* ([Denis et Schiffermüller], 1775)

23.08.2016.

Подсемейство Chloephorinae

10. *p. Earias clorana* (Linnaeus, 1761)

28.05.2015.

Подсемейство Dilobinae

11. *p. Diloba caeruleocephala* (Linnaeus, 1758)

лето 2010; 8.09.2011 (2 экз.); 9.09.2011.

Подсемейство Acronictinae

12. *p. Acronicta psi* (Linnaeus, 1758)

24.06.2012.

13. *Acronicta rumicis* (Linnaeus, 1758)

25.07.2012; 30.07.2013 (2 экз.); 1.08.2013 (2 экз.); 2.08.2013 (7 экз.); 29.04.2015; 10.05.2015 (2 экз.); 17.05.2015; 21.05.2015; 27.05.2015 (2 экз.); 05.2016; 8.05.2016; 13.05.2016; 27.05.2016; 4.06.2016; 1.08.2016; 5.08.2016; 6.08.2016 (2 экз.); 9.08.2016 (2 экз.); 10.08.2016 (2 экз.); 22.08.2016.

*14. *Simyra albovenosa* (Goeze, 1781)

25.07.2012; 10.05.2016.

Подсемейство Acontiinae

15. *p. Emmelia trabealis* (Scopoli, 1763)
18.08.2011; 28.05.2015.
*16. *Acontia lucida* (Hufnagel, 1766)
1.08.2013.
17. *Pseudeustrotia candidula* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
18.08.2011.

Подсемейство Plusiinae

- *18. *Diachrysia zosimi* (Hübner, [1822])
16.06.2012 (2 экз.).
19. *Macdunnoughia confusa* (Stephens, 1850)
6.07.2014; 31.05.2015.
20. *p. Plusia festucae* (Linnaeus, 1758)
1.08.2013; 3.08.2014 (2 экз.); 31.05.2015 (2 экз.);
3.06.2015 (2 экз.).
21. *p. Autographa jota* (Linnaeus, 1758)
25.06.2015.
22. *Abrostola tripartita* (Hufnagel, 1766)
(=*triplasia* auct.)
21.05.2015; 3.06.2015 (2 экз.); 17.06.2015;
25.06.2015 (2 экз.).

Подсемейство Cuculliinae

23. *p. Cucullia absinthii* (Linnaeus, 1761)
1.08.2013.
24. *p. Cucullia fraudatrix* Eversmann, 1837
25.07.2012 (2 экз.); 7.07.2014; 27.06.2015.
25. *p. Cucullia lucifuga* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
2.08.2013; 28.05.2015; 1.06.2015; 21.08.2016.
26. *Cucullia umbratica* (Linnaeus, 1758)
29.05.2012; 3.06.2015; 17.06.2015; 20.06.2015;
27.06.2015; 11.06.2016.
27. *p. Calophasia lunula* (Hufnagel, 1766)
10.05.2016; 21.05.2016.
28. *p. Amphipyra pyramidea* (Linnaeus, 1758)
6.08.2016; 12.08.2016.

Подсемейство Heliothinae

29. *Schinia scutosa* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
9.08.2016.
30. *Heliothis viriplaca* (Hufnagel, 1766)
3.08.2016; 9.08.2016; 10.08.2016.
31. *Pyrrhia umbra* (Hufnagel, 1766)
17.06.2016.

Подсемейство Irimorphinae

32. *Caradrina morpheus* (Hufnagel, 1766)
19.06.2015; 4.06.2016; 16.06.2016; 7.09.2016.
33. *Trachea atriplicis* (Linnaeus, 1758)
25.06.2012; 2.08.2013; 31.05.2015; 3.06.2015;

- 20.06.2015; 27.06.2015 (2 экз.); 28.05.2016 (2 экз.);
11.06.2016; 10.08.2016; 23.08.2016 (2 экз.)
34. *p. Euplexia lucipara* (Linnaeus, 1758)
17.06.2016.
**35. *Eucartha virgo* (Treitschke, 1835)
25.06.2015.
36. *p. Enargia paleacea* (Esper, [1788])
30.07.2016 (2 экз.); 3.08.2016; 10.08.2016;
12.08.2016.
37. *p. Cosmia affinis* (Linnaeus, 1767)
9.08.2016
38. *p. Actinotia polyodon* (Clerck, 1759)
22.05.2012; 31.05.2015; 6.08.2016; 11.08.2016.
39. *Xanthia icteritia* (Hufnagel, 1766) (= *fulvago*)
23.08.2011 (3 экз.); 1.09.2012 (2 экз.); 6.08.2016;
9.08.2016 (6 экз.); 10.08.2016; 11.08.2016 (4 экз.);
22.08.2016; 23.08.2016; 3.09.2016.
40. *p. Xanthia togata* (Esper, [1788]) (= *lutea*)
5.09.2011; 1.09.2012; 3.09.2016 (6 экз.); 6.09.2016
(3 экз.); 12.09.2016.
41. *Eupsilia transversa* (Hufnagel, 1766)
18.04.2015; 17.04.2016; 3.09.2016; 8.09.2016.
42. *Conistra vaccinii* (Linnaeus, 1761) (= *vau-punctatum*)
26.08.2015; 8.05.2016; 10.05.2016.
43. *p. Lithophane furcifera* (Hufnagel, 1766)
24.04.2012 (2 экз.); 28.04.2015; 8.05.2015;
13.04.2016; 17.04.2016 (2 экз.); 6.09.2016.
44. *p. Lithophane ornitopus* (Hufnagel, 1766)
26.04.2015; 15.04.2016; 2.09.2016.
45. *Lithophane socia* (Hufnagel, 1766)
13.04.2016; 17.04.2016; 8.05.2016 (2 экз.);
10.05.2016; 4.09.2016.
46. *p. Xylena vetusta* (Hübner, [1813])
24.04.2012; 26.04.2015; 8.05.2015; 5.05.2016.
47. *p. Allophyes oxyacanthae* (Linnaeus, 1758)
08–09.2011; 8.09.2011 (3 экз.).
48. *Blepharita amica* (Treitschke, 1825)
8.09.2011; 9.09.2011 (3 экз.); 17.09.2013;
6.09.2016; 7.09.2016; 10.09.2016.
49. *p. Blepharita satura* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
1.09.2012.
*50. *Apamea anceps* ([Denis et Schiffermüller], 1775) (= *sordida*)
16.06.2016.
51. *Apamea crenata* (Hufnagel, 1766) (= *rurea*)
31.05.2015; 1.06.2015 (2 экз.); 19.06.2015
(2 экз.); 4.06.2016.

- 52. p. *Apamea monoglypha* (Hufnagel, 1766)**
2.08.2013; 27.06.2015; 28.07.2016.
- 53. *Apamea sordens* (Hufnagel, 1766) (=basilinea)**
3.06.2015; 27.05.2016 (4 экз.); 28.05.2016;
4.06.2016 (4 экз.); 16.06.2016 (4 экз.); 17.06.2016.
- 54. p. *Apamea unanimitis* (Hübner, [1813])**
4.06.2016; 10.06.2016.
- 55. *Oligia latruncula* ([Denis et Schiffermüller], 1775)**
17.06.2016.
- 56. *Mesapamea didyma* (Esper, 1788)**
3.08.2016.
- 57. *Mesapamea secalis* (Linnaeus, 1758)**
28.07.2016; 3.08.2016 (2 экз.); 6.08.2016;
9.08.2016.
- 58. p. *Rhizedra lutosa* (Hübner, [1803])**
3.09.2016; 4.09.2016 (2 экз.); 7.09.2016; 8.09.2016
(2 экз.); 9.09.2016; 17.09.2016.
- 59. *Amphipoea fucosa* (Freyer, 1830)**
30.07.2016 (3 экз.); 5.08.2016; 9.08.2016.
- 60. *Hydraecia micacea* (Esper, [1789])**
1.09.2012; 2.08.2016; 9.08.2016; 2.09.2016;
3.09.2016 (2 экз.); 9.09.2016.
- 61. *Hydraecia ultima* Holst, 1965**
1.08.2016; 3.08.2016; 5.08.2016; 9.08.2016;
10.08.2016.
- 62. p. *Gortyna flavago* ([Denis et Schiffermüller], 1775)**
5.09.2011; 17.09.2013; 2.09.2016; 3.09.2016;
4.09.2016 (2 экз.); 9.09.2016 (3 экз.).
- 63. p. *Staurophora celsia* (Linnaeus, 1758)**
6.09.2016.
- 64. *Celaena leucostigma* (Hübner, [1808])**
30.07.2016; 3.08.2016; 5.08.2016 (2 экз.);
6.08.2016.
- 65. p. *Nonagria typhae* (Thunberg, 1784)**
21.08.2016.
- 66. p. *Archana sparganii* (Esper, [1790])**
3.08.2016; 9.08.2016 (2 экз.).
- Подсемейство Hadeninae**
- 67. *Hadula trifolii* (Hufnagel, 1766)**
18.08.2011; 23.08.2011; 1.09.2011; 1.06.2012;
4.06.2016; 16.06.2016; 12.08.2016; 21.08.2016;
2.09.2016; 6.09.2016; 9.09.2016.
- 68. p. *Lacanobia contigua* ([Denis et Schiffermüller], 1775)**
19.06.2015; 23.05.2016.
- 69. *Lacanobia oleracea* (Linnaeus, 1758)**
4.06.2016; 3.09.2016 (2 экз.); 6.09.2016 (2 экз.).
- 70. *Lacanobia suasa* ([Denis et Schiffermüller], 1775)**
25.07.2012; 3.05.2015; 28.05.2015; 16.06.2015;
21.05.2016 (2 экз.); 27.05.2016; 4.06.2016 (3 экз.);
16.06.2016; 5.08.2016 (2 экз.); 6.08.2016 (3 экз.);
9.08.2016 (4 экз.); 3.09.2016 (2 экз.).
- 71. *Lacanobia thalassina* (Hufnagel, 1766)**
24.06.2013; 7.07.2014; 20.06.2015 (2 экз.).
- 72. p. *Hecatera bicolorata* (Hufnagel, 1766) (=serena)**
3.06.2015.
- 73. p. *Hadena capsincola* ([Denis et Schiffermüller], 1775) (=bicruris)**
24.06.2013.
- 74. p. *Hadena confusa* (Hufnagel, 1766) (=nana)**
31.05.2015.
- 75. p. *Sideridis reticulata* (Goeze, 1781)**
27.06.2015.
- 76. *Sideridis rivularis* (Fabricius, 1775)**
31.05.2015 (2 экз.); 4.06.2016; 5.08.2016;
6.08.2016 (2 экз.).
- 77. p. *Conisania luteago* ([Denis et Schiffermüller], 1775)**
4.06.2016; 20.06.2016.
- 78. p. *Melanchra persicariae* (Linnaeus, 1761)**
16.06.2016.
- 79. *Melanchra pisi* (Linnaeus, 1758)**
19.06.2015; 20.06.2015; 27.06.2015.
- 80. *Mamestra brassicae* (Linnaeus, 1758)**
1.09.2012; 27.05.2016; 4.06.2016; 22.08.2016.
- 81. *Polia bombycina* (Hufnagel, 1766)**
25.06.2015.
- 82. p. *Polia nebulosa* (Hufnagel, 1766)**
20.06.2015; 25.06.2015; 27.06.2015; 17.06.2016;
20.06.2016.
- 83. *Leucania comma* (Linnaeus, 1761)**
16.06.2016 (2 экз.); 17.06.2016.
- 84. p. *Mythimna albipuncta* ([Denis et Schiffermüller], 1775)**
1.06.2015.
- 85. *Mythimna conigera* ([Denis et Schiffermüller], 1775)**
28.07.2016.
- 86. *Mythimna ferrago* (Fabricius, 1787)**
20.06.2015 (2 экз.).
- 87. *Mythimna impura* (Hübner, [1808])**
19.06.2015.
- 88. p. *Mythimna pallens* (Linnaeus, 1758)**
8.09.2011 (2 экз.); 19.06.2015 (2 экз.); 16.06.2016;
17.06.2016; 3.08.2016; 10.08.2016; 3.09.2016;
4.09.2016 (2 экз.); 8.09.2016; 9.09.2016 (3 экз.);
12.09.2016.
- 89. p. *Mythimna pudorina* ([Denis et Schiffermüller], 1775)**
26.06.2012.
- 90. p. *Orthosia cerasi* (Fabricius, 1775) (=stabilis)**
8.05.2016.

- 91. p. *Orthosia cruda* ([Denis et Schiffermüller], 1775)**
10.05.2016.
- 92. *Orthosia gothica* (Linnaeus, 1758)**
24.04.2012; 27.04.2015; 8.05.2015; 16.04.2016; 17.04.2016 (3 экз.); 8.05.2016.
- 93. p. *Orthosia gracilis* ([Denis et Schiffermüller], 1775)**
2.05.2014; 8.05.2015; 10.05.2015; 5.05.2016; 8.05.2016 (2 экз.); 23.05.2016.
- 94. *Orthosia incerta* (Hufnagel, 1766)**
24.04.2012 (2 экз.); 8.05.2016.
- 95. p. *Orthosia populeti* (Fabricius, 1781)**
23.04.2015; 29.04.2015.
- 96. *Tholera cespitis* ([Denis et Schiffermüller], 1775)**
22.08.2016.
- 97. *Tholera decimalis* (Poda, 1761)**
23.08.2011 (2 экз.); 10.08.2016 (3 экз.); 11.08.2016 (2 экз.); 19.08.2016; 22.08.2016.
- 98. p. *Eriopygodes imbecilla* (Fabricius, 1794)**
16.06.2015.
- Подсемейство Noctuinae**
- 99. p. *Euxoa nigricans* (Linnaeus, 1761)**
3.08.2016.
- 100. *Agrotis exclamationis* (Linnaeus, 1758)**
27.05.2016; 4.06.2016 (2 экз.); 11.06.2016; 3.09.2016.
- 101. *Agrotis segetum* ([Denis et Schiffermüller], 1775)**
7.09.2016.
- 102. *Axylia putris* (Linnaeus, 1761)**
4.06.2016 (2 экз.); 16.06.2016; 17.06.2016 (2 экз.); 3.09.2016; 8.09.2016; 9.09.2016.
- 103. *Ochropleura plecta* (Linnaeus, 1761)**
25.06.2015; 17.06.2016; 10.08.2016.
- 104. p. *Noctua fimbriata* (Schreber, 1759)**
29.07.2016; 2.08.2016.
- 105. p. *Noctua interposita* (Hübner, [1790])**
3.08.2016; 5.08.2016; 9.08.2016; 21.08.2016.
- 106. p. *Noctua pronuba* (Linnaeus, 1758)**
осень 2011.
- 107. p. *Diarsia brunnea* ([Denis et Schiffermüller], 1775)**
20.06.2015.
- 108. p. *Diarsia rubi* (Vieweg, 1790)**
1.06.2015 (2 экз.).
- 109. *Xestia baja* ([Denis et Schiffermüller], 1775)**
2.08.2016; 3.08.2016; 5.08.2016 (5 экз.); 9.08.2016.
- 110. *Xestia c-nigrum* (Linnaeus, 1758)**
6.08.2016; 9.08.2016; 2.09.2016 (2 экз.); 3.09.2016; 4.09.2016 (3 экз.); 6.09.2016 (4 экз.); 9.09.2016; 12.09.2016.
- 111. p. *Xestia sexstrigata* (Haworth, 1809) (=umbrosa)**
1.08.2016 (2 экз.); 3.08.2016; 5.08.2016 (3 экз.); 9.08.2016.
- *112. *Xestia xanthographa* ([Denis et Schiffermüller], 1775)**
11.08.2016 (2 экз.).
- 113. *Eurois occulta* (Linnaeus, 1758)**
лето 2010 (3 экз.); 26.07.2012; 3.08.2014; 20.06.2015; 27.06.2015; 2.08.2016.
- 114. *Anaplectoides prasina* ([Denis et Schiffermüller], 1775)**
20.06.2015 (5 экз.); 25.06.2015; 27.06.2015 (2 экз.).
- 115. p. *Cerastis leucographa* ([Denis et Schiffermüller], 1775)**
10.05.2016.
- 116. *Cerastis rubricosa* ([Denis et Schiffermüller], 1775)**
8.05.2016 (5 экз.); 10.05.2016 (2 экз.).

Исследование частично поддержано научно-исследовательским проектом Н.-И. Зоологического музея МГУ (АААА-А16-116021660077-3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России / Под ред. С.Ю. Синёва. СПб.–М., 2008. 424 с. [Katalog cheshuekrylykh (Lepidoptera) / Pod red. S.Yu. Sinyova. SPb.; M., 2008. 424 s.].
- Романов В.В. Ландшафты Владимирской области. Ч. 2. Ландшафты Мещерской провинции: учебное пособие. Владимир, 2013. 136 с. [Romanov V.V. Landshafty Vladimirskoj oblasti. Ch. 2. Landshafty Meshcherskoj provintsii: uchebnoe posobie. Vladimir, 2013. 136 s.].
- Свиридов А.В., Усков М.В., Горькавый В.И. Совки (Lepidoptera, Noctuidae) Владимирской области // Russian Entomological Journal. Vol. 12. N 1. 2003. С.109–118 [Sviridov A.V., Uskov M.V., Gor'kavyj V.I. Sovki (Lepidoptera, Noctuidae) Vladimirskoj oblasti. // Russian Entomological Journal. Vol. 12. N 1. 2003. S. 109–118].

Свиридов А.В., Трофимова Т.А., Усков М.В., Муханов А.В., Лобкова Л.Е., Щуров В.И., Шутова Е.В., Кузнецов И.В., Ловцова Ю.А., Коржов П.Н., Окулов В.С., Клепиков М.А. Виды совок (Lepidoptera: Noctuidae s. l.), новые для различных регионов России. 2 // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. М., 2006. Вып. 7–8. С. 46–68 [Sviridov A.V., Trofimova T.A., Uskov M.V., Mukhanov A.V., Lobkova L.E., Shchurov V.I., Shutova E.V., Kuznetsov I.V., Lovtsova Yu.A., Korzhov P.N., Okulov V.S., Klepikov M.A. Vidy sovok (Lepidoptera: Noctuidae s. l.), novye dlya razlichnykh regionov Rossii. 2 // Eversmanniya. Entomologicheskie issledovaniya v Rossii i sosednikh regionakh. M., 2006. Vyp. 7–8. S. 46–68].

Свиридов А.В., Усков М.В., Лобкова Л.Е., Решетников С.П., Проклов В.В., Татаренко Д.Е., Шутова Е.В.,

Мосягина А.Р., Муханов А.В., Подумордвинов О.А., Шибяев С.В., Кузнецов И.В., Блинущов А.Е., Буртнев В.А., Ишин Р.Н., Большаков Л.В., Рябов С.А., Окулов В.С. Виды совок (Lepidoptera: Noctuidae s. l.), новые для различных регионов России. 3 // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. М., 2009. Вып. 17–18. С. 81–99 [Sviridov A.V., Uskov M.V., Lobkova L.E., Reshetnikov S.P., Proklov V.V., Tatarenko D.E., Shutova E.V., Mosyagina A.R., Mukhanov A.V., Polumordvinov O.A., Shibaev S.V., Kuznetsov I.V., Blinushov A.E., Burtnev V.A., Ishin R.N., Bolshakov L.V., Ryabov S.A., Okulov V.S. Vidy sovok (Lepidoptera: Noctuidae s. l.), novye dlya razlichnykh regionov Rossii. 3 // Eversmanniya. Entomologicheskie issledovaniya v Rossii i sosednikh regionakh. M., 2009. Vyp. 17–18. S. 81–99].

Поступила в редакцию / Received 15.07.2017
Принята к публикации / Accepted 21.08.2017

NOCTUID MOTHS (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE) OF THE LOWER REACHES OF THE NERL RIVER COLLECTED BY PATER ARCHIMANDRITE ZOSIMA (SHEVCHUK) IN THE VLADIMIR AREA OF RUSSIA

Zosima, the pater archimandrite and entomologist (Shevchuk), A.V. Sviridov

Results of faunistic research of Noctuids Moths (Lepidoptera: Noctuidae) of the lower reaches of the Nerl river by collections of pater archimandrite Zosima (Shevchuk), identified by Dr. A.V. Sviridov, are presented. 116 species, with many rare among them, are found in the Region. Six species are recorded as new for the Vladimir Area.

Ключевые слова: order Lepidoptera, noctuid moths, Noctuidae, Vladimir Area, species new for territories, lower reaches of the Nerl river.

Acknowledgement. Research partially supported by research project, N.-I. of the Zoological Museum of Moscow state University (AAAA-A16-116021660077-3).

¹ Zosima, Archimandrit (Shevchuk) – priest of the Vladimir eparchy, the Entomologist (o.zosima@mail.ru); ² Sviridov Andrej Valentinovich, Honoured Scientist of Lomonossov MSU, Zoological Museum of MSU (sviridov@zmmu.msu.ru).

УДК 595.763.22

ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЖУКОВ-ЛЕЙОДИД (COLEOPTERA, LEIODIDAE) РЕСПУБЛИКИ КОМИ

А.Ф. Ишкаева¹, Н.Б. Никитский²

Представлены результаты десятилетнего изучения фауны жуков-лейодид (Coleoptera, Leiodidae) Республики Коми. Выявлены 19 видов лейодид из 7 родов. Наиболее многочисленным в таксономическом отношении является род *Agathidium*, включающий 9 видов. Среди обнаруженных видов лейодид преобладают миксомицетофаги и отчасти мицетофаги (15 видов). Некро-сапрофагия характерна для четырех видов, это представители родов *Catops*, *Apocatops* и *Sciodreporides*.

Ключевые слова: жуки-лейодиды, Leiodidae, Республика Коми.

Leiodidae – небольшое семейство жесткокрылых, связанное в своем развитии преимущественно с миксомицетами и грибами, хотя части видов свойственна сапро-некрофагия. На территории бывшего СССР насчитывается порядка 30 родов и 200 видов лейодид (включая Cholevidae = Catoridae) (Определитель... , 1992). Для Урала и Зауралья Б.В. Красуцким (1996) приведены 12 видов мицетофильных жуков этого семейства, принадлежащих трем родам. Н.Б. Никитский с соавторами (1996) для территории Приокско-террасного биосферного заповедника Московской обл. указывает 25 видов объединяемых в настоящее время семейств Leiodidae и Cholevidae из семи родов. Следует отметить, что в его список практически не включены обитатели подземных грибов, лесной подстилки и гнезд или нор животных, а с ними список видов увеличивается более, чем в три раза.

Лейодиды, являясь часто облигатными мицетофагами и миксомицетофагами, питаются непосредственно плодовыми телами грибов, их спорами, миксомицетами, а также мицелием грибов в подгнившей древесине и подстилке. Встретить этих жуков можно в подземных, почвенных и древесных грибах, на миксомицетах, в подстилке, в норах животных, особенно грызунов, в скоплениях разлагающихся растительных остатков – трухлявых пнях, под корой деревьев. Leiodini и Sogdini, связаны в своем развитии преимущественно с подземными грибами, в частности с аскомицетами (*Tuber* sp. и др.), Agathidiini – в основном, с миксомицетами (Никитский и др., 1996). Некоторые лейодиды,

регулярно отмечающиеся на плодовых телах трутовиков во время споруляции, могут являться переносчиками спор этих дереворазрушающих грибов.

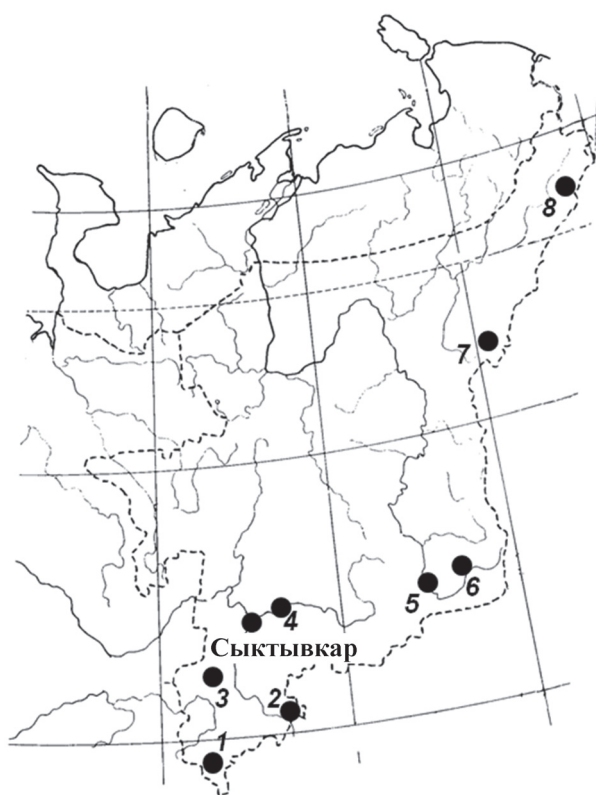
История изучения

На территории Республики Коми семейство Leiodidae до настоящего времени специально не изучалось. Имеются лишь отдельные упоминания об этом семействе жесткокрылых в нескольких публикациях (Ишкаева и др., 2001; Каталог..., 2002; Ишкаева, Долгин, 2004; Ишкаева, Алешихина, 2007; Ишкаева и др., 2008). Единичные экземпляры лейодид, хранящиеся в зоологических музеях Института биологии Коми научного центра РАН и Сыктывкарского государственного университета им. Питирима Сорокина, собраны в ходе фаунистических работ по другим группам насекомых. Они не были определены и не приводились в научной литературе. Поэтому изучение региональной фауны лейодид представляет на сегодняшний день значительный интерес.

Материал и методы исследования

Исследования проводились в девяти различных точках Республики Коми в течение десяти лет: в окрестностях с. Летка (Прилузский р-н), с. Шугрэм (Прилузский р-н) и пос. Кажым (Койгородский р-н), в равнинной (пос. Якша) и предгорной (кордон Шайтановка) частях Печоро-Илычского заповедника, на Приполярном (хребет Северные Малды) и Полярном (ст. Красный Камень) Урале, в окрестностях г. Сыктывкара, на биостанции СГУ (рисунок). Использовались общепринятые в энтомологии методы сбора кси-

¹ Сыктывкарский государственный университет им. Питирима Сорокина, г. Сыктывкар (alfija_t@rambler.ru); ² Научно-исследовательский Зоологический музей Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (NNikitsky@mail.ru).



Картограмма района исследования: 1 – с. Летка; 2 – пос. Кажым; 3 – с. Шугрэм; 4 – биостанция СГУ; 5 – пос. Якша; 6 – кордон Шайтановка; 7 – хребет Северные Малды; 8 – ст. Красный Камень

ло- и мицетобионтных жесткокрылых, а также оконные ловушки, устанавливаемые на стволах деревьев непосредственно под плодовыми телами трутовиков. Помимо собственных материалов, проанализированы сборы коллег и коллекции зоологических музеев Сыктывкарского государственного университета и Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

Результаты исследований и их обсуждение

За время исследований на территории Республики Коми обнаружено 19 видов лейодид из 7 родов. Большинство лейодид собрано на плодовых телах афиллофоровых грибов (Aphyllophorales), в оконных ловушках на различных хвойных и лиственных деревьях, на миксомицетах, некоторые обнаружены под корой валежных деревьев и трухлявых пней.

Наиболее многочисленным в таксономическом отношении является род *Agathidium*, включающий 9 видов. Род *Anisotoma* представлен четырьмя видами, к роду *Catops* относятся два вида, а остальные рода (*Leiodes*, *Amphicyllis*, *Sciodrepoides* и *Apocatops*) содержат по одному виду.

Массовыми являются следующие виды: *Anisotoma glabra* (F.), *Anisotoma humeralis* (Hbst.), *Anisotoma castanea* (Hbst.), *Agathidium confusum* Bris. de Bam., *Agathidium discoideum* Er., *Amphicyllis globus* (F.).

Некоторые лейодиды оказались довольно редкими. Они были обнаружены только в каком-либо одном из мест сбора в количестве 1–2 экземпляров. К редким можно отнести виды *Agathidium seminulum* (L.), *Agathidium atrum* (Payk.), *Agathidium varians* Beck, а также виды родов *Catops* и *Apocatops*.

По способу питания и образу жизни лейодиды представляют собой довольно однообразную группу. Среди обнаруженных видов преобладают миксомицетофаги (15 видов). Некро-сапрофагия характерна для четырех видов, это представители родов *Catops*, *Apocatops* и *Sciodrepoides*.

Ниже приведен аннотированный список видов лейодид Республики Коми. Указываются ареал вида, места находок жуков в регионе исследования, субстраты, на которых были обнаружены жесткокрылые, а также некоторые особенности их биологии. Для каждого вида отмечены сроки лёта и пищевая специализация.

1. *Leiodes obesa* (Schmidt, 1841)

Ареал вида. Евро-сибирско-дальневосточно-среднеазиатский.

Места находок в регионе: кордон Шайтановка.

Особенности биологии. Обнаружен в почвенных ловушках на разнотравном лугу. По литературным данным (Определитель..., 1965), развивается в подземных грибах.

2. *Anisotoma axillaris* Gyllenhal, 1810

Ареал вида. Евро-сибирско-дальневосточный.

Места находок в регионе: 1) биостанция СГУ; 2) пос. Якша.

Особенности биологии. Жуки, помимо миксомицетов, встречались на плодовых телах *Fomitopsis pinicola*, *Fomes fomentarius*, под корой сосен. Отмечен также на грибах рода *Polyporus* (Красуцкий, 1996). Развивается обычно на миксомицетах. Лёт в июне–августе. Преимущественно миксомицетофаг.

3. *Anisotoma castanea* (Herbst, 1791)

Ареал вида. Евро-кавказско-сибирско-дальневосточный.

Места находок в регионе: 1) биостанция СГУ; 2) кордон Шайтановка; 3) ст. Красный Камень.

Особенности биологии. Встречается на древесных грибах, например, на

Fomes fomentarius, но чаще на миксомицетах. Развивается, как правило, за счет питания миксомицетами. Преимущественно миксомицетофаг.

4. *Anisotoma glabra* (Fabricius, 1787)

Ареал вида. Евро-сибирско-дальневосточно-переднеазиатский.

Места находок в регионе: 1) пос. Кажым; 2) биостанция СГУ; 3) пос. Якша; 4) кордон Шайтановка; 5) хребет Северные Малды.

Особенности биологии. Часто попадает в оконные ловушки. По литературным данным (Красуцкий, 1996; Никитский и др., 1996), иногда встречается на грибах из родов *Trametes*, *Polyporus*, на *Fomes fomentarius*. Развивается преимущественно за счет питания миксомицетами. Преимущественно миксомицетофаг.

5. *Anisotoma humeralis* (Herbst, 1791)

Ареал вида. Голарктический.

Места находок в регионе: 1) пос. Кажым; 2) с. Шугрэм; 3) кордон Шайтановка.

Особенности биологии. Жуки, помимо миксомицетов, встречаются на грибах *Fomes fomentarius* и *Piptoporus betulinus*. Отмечен на *Daedaleopsis confragosa* (Никитский и др., 1996), *D. tricolor*, *Trichaptum bifforme* (Красуцкий, 1996). Чаще развивается за счет питания миксомицетами. Имаго активны с июня до августа. Преимущественно миксомицетофаг.

6. *Amphicyllis globus* (Fabricius, 1792)

Ареал вида. Евро-кавказско-казахстанско-сибирско-дальневосточный.

Места находок в регионе: 1) биостанция СГУ; 2) кордон Шайтановка.

Особенности биологии. В регионе исследований имаго собраны только в почвенные ловушки. Встречается на миксомицетах, растущих во мху, на гнилой еловой древесине, на траве и гнилых растительных остатках, иногда на грибах из родов *Fomes* и *Pleurotus* (Никитский и др., 1996). Преимущественно миксомицетофаг.

7. *Agathidium arcticum* Thomson, 1862

Ареал вида. Евро-сибирский.

Места находок в регионе: 1) кордон Шайтановка; 2) ст. Красный Камень.

Особенности биологии. Найден в оконной ловушке на свежем еловом пне и на миксомицете на валежной ели. Развивается, в основном, за счет миксомицетов. Миксомицетофаг.

8. *Agathidium atrum* (Paykull, 1798)

Ареал вида. Евро-кавказско-сибирско-дальневосточный.

Места находок в регионе: биостанция СГУ.

Особенности биологии. Встречается на забродившем березовом соке, на плазмодиях миксомицетов (Никитский и др., 1996). Преимущественно миксомицетофаг.

9. *Agathidium confusum* Brisout de Bameville, 1863

Ареал вида. Евро-кавказско-сибирско-дальневосточный.

Места находок в регионе:

1) с. Шугрэм; 2) кордон Шайтановка.

Особенности биологии. Жуки собраны на плодовых телах *Ganoderma applanatum* на валежной осине. Обнаружен также на миксомицетах, дрожалковых грибах (Никитский и др., 1996) и на грибах из родов *Fomes*, *Trametes* и *Phellinus* (Benick, 1952). Встречаются в течение всего лета. Преимущественно миксомицетофаг и мицетофаг.

10. *Agathidium discoideum* Erichson, 1845

Ареал вида. Евро-сибирско-дальневосточный.

Места находок в регионе:

1) с. Шугрэм; 2) кордон Шайтановка.

Особенности биологии. Развивается за счет питания миксомицетами. Имаго встречались нам также на плодовых телах *Ganoderma lipsiense* (= *applanatum*) и *Phellinus tremulae*. Нередок в оконных ловушках. Кроме того, отмечен на грибах *Trichaptum fuscoviolaceum* и *Armillaria mellea* (Красуцкий, 1996). Имаго чаще активны в конце лета и осенью. Преимущественно миксомицетофаг.

11. *Agathidium laevigatum* Erichson, 1845

Ареал вида. Транспалеарктический.

Места находок в регионе: единичная находка в Коми без точного указания места сбора и экологических данных.

Особенности биологии. По наблюдениям в Московской области, собран на вытекающем березовом соке, миксомицетах и единично на *Fomes fomentarius* (Никитский и др., 1996).

12. *Agathidium nigripenne* (Fabricius, 1792)

Ареал вида. Евро-кавказско-казахстанско-сибирский.

Места находок в регионе: 1) с. Летка; 2) биостанция СГУ; 3) кордон Шайтановка.

Особенности биологии. Жуки встречались под сильно отстающей корой осины и ели со слизеподобным плазмодием миксомицетов. Отмечен также на *Fomes fomentarius* (Никитский и др., 1996) и *Phellinus igniarius* (Юферев, 1982). Преимущественно миксомицетофаг.

13. *Agathidium pisanum* Brisout de Bameville, 1872

Ареал вида. Евро-кавказский.

Места находок в регионе:

1) с. Шугрэм; 2) Кордон Шайтановка.

Особенности биологии. Жуки собраны на грибах *Trichaptum biforme* на валежной осине. По литературным данным (Юферев, 1982, 2000; Красуцкий, 1996; Никитский и др., 1996), встречается под гнилой корой деревьев, на миксомицетах и грибах *Exidia*, *Pleurotus pulmonarius*, *Chondrostereum purpureum*, *Onnia circinata*. Имаго активны с июня до августа. Преимущественно миксомицетофаг.

14. *Agathidium seminulum* (Linnaeus, 1758)

Ареал вида. Западно-центрально-палеарктический.

Места находок в регионе: пос. Кажым.

Особенности биологии. Встречается на миксомицетах и на грибах *Lenzites betulina*, *Polyporus squamosus* (Никитский и др., 1996), *Daedaleopsis confragosa* (Красуцкий, 1996). Иногда попадает в оконные ловушки. Лёт в июне–июле. Миксомицетофаг.

15. *Agathidium varians* Beck, 1817

Ареал вида. Евро-североафриканский.

Места находок в регионе: с. Шугрэм.

Особенности биологии. Обнаружен на грибах *Fomes fomentarius* на березовом остолопе.

16. *Sciodrepoides watsoni* (Spence, 1813)

Ареал вида. Трансевразийский.

Места находок в регионе: Республика Коми (без более точного указания локалитета).

Особенности биологии. Обычно встречается на разлагающихся органических остатках, включая мелкую падаль, иногда на гнилых древесных грибах (Никитский и др., 1996), в гнездах и норах мелких млекопитающих. Некро-сапрофаг, возможно с элементами мицетофагии.

17. *Catops nigricans* (Spence, 1813)

Ареал вида. Евро-?кавказско-сибирский.

Места находок в регионе: кордон Шайтановка.

Особенности биологии. Имаго обнаружены в почвенных ловушках. Обычно встречается на падали, в норах, редко на гнилых древесных грибах *Laetiporus sulphureus* (Никитский и

др., 1996), в подстилке, подо мхом, в мертвых пнях и пещерах. Некро-сапрофаг, возможно с элементами мицетофагии.

18. *Catops coracinus* Kellner, 1846

Ареал вида. Западно-центрально-палеарктический.

Места находок в регионе: ст. Красный Камень.

Особенности биологии. Обнаружен на земле под куском шифера. По литературным данным (Никитский и др., 1996), обычно встречается в норах, подстилке, в листовом опаде, на гнилых древесных грибах. Некро-сапрофаг, возможно с элементами мицетофагии.

19. *Apocatops nigrita* (Erichson, 1837)

Ареал вида. Евро-кавказско-казахстанско-сибирско-дальневосточный.

Места находок в регионе: пос. Кажым.

Особенности биологии. Жуки собраны под корой валежной сосны. По литературным данным (Никитский и др., 1996), обычно развивается на падали, встречается в норах, подстилке, на гнилых древесных грибах. Некро-сапрофаг, возможно с элементами мицетофагии.

Заключение

В ходе проведенных исследований на территории Республики Коми обнаружены 19 видов жуков-лейодид из 7 родов. Наиболее многочисленным в таксономическом отношении является род *Agathidium*, включающий 9 видов. Выявлены массовые (*Anisotoma glabra* (F.), *Anisotoma humeralis* (Hrbst), *Anisotoma castanea* (Hbst.), *Agathidium confusum* Bris. de Bam., *Agathidium discoideum* Er., *Amphicyllis globus* (F.)) и редкие (*Agathidium seminulum* (L.), *Agathidium atrum* (Payk.), *Agathidium varians* Beck, *Catops nigricans* (Spence), *Catops coracinus* Kellner, *Apocatops nigrita* (Er.)) виды жесткокрылых данного семейства. Среди обнаруженных видов лейодид преобладают миксомицетофаги (15 видов). Некро-сапрофагия характерна для четырех видов, это представители родов *Catops*, *Apocatops* и *Sciodrepoides*.

В заключение отметим, что изучать фауну Leiodidae Республики Коми начали недавно и в ходе дальнейших исследований данного семейства будут, вероятно, получены новые сведения по видовому составу и биологии лейодид.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**[REFERENCES]**

Ишкаева (Татарина) А.Ф., Алешихина Т.С. Комплексы жесткокрылых (Insecta, Coleoptera), заселяющих

плодовые тела трутовика настоящего (*Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Gill.) и трутовика окаймленного (*Fomitopsis*

- pinicola* (Sw. et Fr.) Karst.) в окрестностях биостанции СыктГУ // Тр. КомиНЦ УрО РАН. № 183. Сыктывкар, 2007. С. 266–275 [*Ishkaeva (Tatarinova) A.F., Aleshikhina T.S.* Kompleksy zhestkokrylykh (Insecta, Coleoptera), zaselyayushchikh plodovye tela trutovika nastoyashchego (*Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Gill.) i trutovika okajmlennogo (*Fomitopsis pinicola* (Sw. et Fr.) Karst.) v okrestnostyakh biostantsii SyktGU // Tr. KomiNTs UrO RAN. N 183. Syktyvkar, 2007. S. 266–275].
- Ишкаева (Татаринова) А.Ф., Долгин М.М.* Комплексы жесткокрылых, заселяющих плодовые тела трутовика настоящего (*Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Gill.) и трутовика окаймленного (*Fomitopsis pinicola* (Sw. et Fr.) Karst.) предгорной части Печоро-Ильчского заповедника // Вестн. Поморского университета. Сер. Естественные и точные науки. 2004. № 1 (5). С. 64–71 [*Ishkaeva (Tatarinova) A.F., Dolgin M.M.* Kompleksy zhestkokrylykh, zaselyayushchikh plodovye tela trutovika nastoyashchego (*Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Gill.) i trutovika okajmlennogo (*Fomitopsis pinicola* (Sw. et Fr.) Karst.) predgornoj chasti Pechoro-Ilychskogo zapovednika // Vestn. Pomorskogo universiteta. Ser. Estestvennyye i tochnye nauki. 2004. N 1 (5). S. 64–71].
- Ишкаева (Татаринова) А.Ф., Долгин М.М., Никитский Н.Б.* Жесткокрылые-ксилобионты и древесные мицетобионты подзоны средней тайги Республики Коми // Фауна и экология беспозвоночных животных европейского Северо-Востока России. Тр. КомиНЦ УрО РАН. 2001. № 166. С. 31–51 [*Ishkaeva (Tatarinova) A.F., Dolgin M.M., Nikitsky N.B.* Zhestkokrylye-ksilobionty i drevesnye mitsetobionty podzony srednej tajgi Respubliki Komi // Fauna i ekologiya bespozvonochnykh zhivotnykh evropejskogo Severo-Vostoka Rossii. Tr. KomiNTs UrO RAN. 2001. N 166. S. 31–51].
- Ишкаева А.Ф., Никитский Н.Б., Долгин М.М.* Фауна и экология жесткокрылых, связанных с ксилотрофными грибами и миксомицетами европейского Северо-Востока России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113. Вып. 1. С. 57–60 [*Ishkaeva (Tatarinova) A.F., Nikitsky N.B., Dolgin M.M.* Fauna i ekologiya zhestkokrylykh, svyazannykh s ksilofil'nymi gribami i miksomitsetami evropejskogo Severo-Vostoka Rossii // Bul. MOIP. Otd. biol. 2008. T.113. Vyp. 1. S. 57–60].
- Каталог жуков комплексного заказника Белоярский / Коллектив авторов. Долгин М.М., Колесникова А.А., Медведев А.А., Татаринова А.Ф., Ужакина О.А., Юркина Е.В., Роговцова Е.К. Сыктывкар, 2002. 104 с. (КомиНЦ УрО РАН) [Katalog zhukov kompleksnogo zakaznika "Beloyarskij" / Dolgin M.M., Kolesnikova A.A., Medvedev A.A., Tatarinova A.F., Uzhakina O.A., Yurkina E.V., Rogovtsova E.K. Syktyvkar, 2002. 104 s. (KomiNTs UrO RAN)].
- Красуцкий Б.В.* Мицетофильные жесткокрылые Урала и Зауралья // Тр. ученых УрО РАН. Екатеринбург, 1996. 145 с. [*Krasutskij B.V.* Mitsetofil'nye zhestkokrylye Urala i Zaural'ya // Tr. uchenykh UrO RAN. Ekaterinburg, 1996. 145 s.].
- Никитский Н.Б., Осипов И.Н., Чемерис М.В., Семенов В.Б., Гусаков А.А.* Жесткокрылые-ксилобионты, мицетобионты и пластинчатогусые Приокско-террасного биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области) // Сб. тр. Зоол. муз. МГУ. 1996. Т. XXXVI. 197 с. [*Nikitsky N.B., Osipov I.N., Chemeris M.V., Semenov V.B., Guskov A.A.* Zhestkokrylye-ksilobionty, mitsetobionty i plastinchatousye Prioksko-terrasnogo biosfernogo zapovednika (s obzorom fauny etikh grupp Moskovskoj oblasti) // Sb. tr. Zool. muz. MGU. 1996. T. XXXVI. 197 s.].
- Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Жесткокрылые / Под ред. П.А. Лера. Т. III. Ч. 2. СПб., 1992. 704 с. [Opredelitel' nasekomykh Dal'nego Vostoka SSSR. Zhestkokrylye / Pod red. P.A. Lera. T. III. Ch. 2. SPb., 1992. 704 s.].
- Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 2. Жесткокрылые и веерокрылые. М.; Л., 1965. 668 с. [Opredelitel' nasekomykh evropejskoj chasti SSSR. T. 2. Zhestkokrylye i veerokrylye. M.; L., 1965. 668 s.].
- Юфев Г.И.* Жесткокрылые сем. Leiodidae (Coleoptera) Кировской области // Энтомол. обзор. 1982. Т. 61. Вып. 3. С. 523–527 [*Yuferev G.I.* Zhestkokrylye sem. Leiodidae (Coleoptera) Kirovskoj oblasti // Entomol. obosr. 1982. T. 61. Vyp. 3. S. 523–527].
- Юфев Г.И.* Карабусы, красотелы и другие. Киров, 2000. 72 с. [*Yuferev G.I.* Karabusy, krasotely i drugie. Kirov, 2000. 72 s.].
- Benick L.* Pilzkäfer und Käferpilz. Ökologische und statistische Untersuchungen // Acta. zool. Fenn. 1952. Vol. 70. S. 1–250.

Поступила в редакцию / Received 14.06.2016
Принята к публикации / Accepted 23.04.2017

THE FAUNA AND ECOLOGY OF LEIODID BEETLES (COLEOPTERA, LEIODIDAE) OF KOMI REPUBLIC

A.F. Ishkaeva¹, N.B. Nikitsky²

The article presents the results of a ten-year study of the Leiodidae fauna of the Komi Republic. 19 species of leiodid beetles from 7 genera were identified. The most numerous in taxonomy is the genus *Agathidium*, which includes 9 species. Мухомыцетопыжы predominately (15 species) among the detected leiodid species. Necro-saprophagy is characteristic for four species, these are representatives of the genera *Catops*, *Apocatops* and *Sciodrepoides*.

Key words: leiodid beetles, Leiodidae, Komi Republic.

¹ *Ishkaeva Alfiya Fagimovna*, Syktyvkar Pitirim Sorokin State University (alfija_t@rambler.ru). ² *Nikitsky Nikolay Borisovich*, Zoological Museum of Moscow Lomonosov State University (NNikitsky@mail.ru).

УДК 645.01.631

ХАРАКТЕРИСТИКА ПОДСТИЛОК ПАРКОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ ИСТОРИЧЕСКИХ ЛАНДШАФТОВ НА ПРИМЕРЕ МУЗЕЯ-УСАДЬБЫ «АРХАНГЕЛЬСКОЕ»

О.В. Семенюк¹, Л.Г. Богатырев², М.А. Ваганова³

Изучены подстилки в лиственных и смешанных массивах пейзажной части парка музея – усадьбы «Архангельское», а также влияние сбора опада на структуру и соотношение фракций подстилок в древесных посадках регулярной части парка. Подстилки пейзажной части парка представлены двумя типами – ферментативными и деструктивными. Они соответствуют природным аналогам по запасам, структуре и соотношению фракций детрита. Показано, что систематический сбор опада в регулярной части парка приводит к изменению фракционного состава подстилок, проявляющегося в увеличении долевого участия детрита.

Ключевые слова: парковые подстилки, структура подстилок.

Лесные подстилки – один из важнейших компонентов наземных экосистем. Им уделяется большое внимание в научных исследованиях, занимающихся различными вопросами – от чисто экологических до почвенных. Важную роль лесных подстилок в функционировании лесных экосистем подчеркивал академик М.С. Гиляров (1949).

Изучение роли подстилок проводится в разных целях: для постановки задач микро-экосистемного анализа (Санникова, 2003), исследования биоразнообразия лесного покрова (Черненкова, 2014), определения взаимосвязи почв и растительности (Копчик и др., 2003), при работах, касающихся влияния лесовосстановления на минерализацию органического вещества почвы (Меняйло, 2008) и т.д.

Подстилки – важнейший биогеоценотический компонент, в значительной мере определяющий особенности биологического круговорота лесных биогеоценозов. В лесной биогеоценологии подстилка рассматривается как самостоятельный биогоризонт, выполняющий связывающую роль между фитоценозом и почвой (Карпачевский, 1977; Карпачевский, Морозов, 1994). Дискуссионные вопросы положения подстилки в лесных биогеоценозах были рассмотрены ранее (Богатырев, 1990).

Подстилка в большей степени, чем почва отражает современный тип биоценоза и режим увлажнения (Богатырев и др., 2004), она разнообразна по мощности и запасам органической массы (Аткина, 2003; Ильина, Сапожников, 2007).

Тип подстилки характеризуется единством стратификации профиля, обусловленным одинаковой направленностью преобразования растительных остатков и однотипностью переходных к верхней минеральной части почв горизонтов подстилки (Богатырев, 1990). В соответствии с классификацией подстилок (Богатырев и др., 2004) деструктивные типы подстилок характеризуются слабодифференцированным и маломощным профилем. Для подстилок ферментативного типа характерно отсутствие гумифицированных или перегнойных горизонтов. При близости морфологического строения таких подстилок в разных зонах, когда во всех случаях речь идет об опаде прошлых лет, более существенные различия обычно касаются специфики биохимического состава органических остатков (Богатырев и др., 2004).

Многочисленными исследованиями показано, что накопление подстилки на поверхности почвы в лесу связано с типом леса, составом опада, составом, возрастом и сомкнутостью крон древостоя, гидротермическим режимом, дренирован-

¹ Семенюк Ольга Вячеславовна – ст. науч. сотр. факультета почвоведения Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (olgatour@rambler.ru); ² Богатырев Лев Георгиевич – доцент факультета почвоведения Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (bogatyrev.l.g@yandex.ru); ³ Ваганова Мария Александровна – инженер факультета почвоведения Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (ilyashenko-marya@yandex.ru).

ностью почв, сезонными колебаниями в течение вегетационного периода. Но при этом запасы подстилки зависят не только и не столько от количества попадающих на поверхность земли растительных остатков, сколько от скорости ее разложения. В пределах одного типа леса подстилки могут изменяться с возрастом насаждения (Карпачевский, 1977; Щенина, 1989; Сапожникова, 2000; Ефремова, Ефремов, Аврова, 2009; Aerts, 1997).

Фракции подстилок разлагаются с неодинаковой скоростью. Состав подстилки меняется в зависимости от древесной породы, особенностей, состава и устойчивости к разложению фракций поступающего на почву опада. Разнообразии видового состава растительности и различия в количестве надземной фитомассы отражаются на количестве поступающего на поверхность почвы опада и его фракционном составе (Холопова, Солнцева, 1987). В разных типах леса подстилка содержит неодинаковое число составных частей опада (Аткина, 2003; Соломатова, 2004).

Спектр современных исследований подстилок достаточно широк. Они включают в себя детальные исследования, касающиеся пространственной изменчивости как мощности подстилок (Благовещенский, Богатырев, Соломатова и др., 2006), так и запасов в них зольных элементов (Ефремова, Ефремов, Аврова, 2013). Активно изучаются особенности поведения различных групп органических соединений (Лузиков, Трофимов, Заварзина, 2000; Nicolai, 1988), актуальны также исследования микробных сообществ в подстилках (Сизоненко, Загирова, Хабибуллина, 2010; Domsh, et al., 2007).

Исследования воздействия антропогенных факторов на подстилки представлены такими направлениями, как изучение влияния вырубок (Purainen S., Finer L., Starr M., 2015) и пожаров на свойства подстилок (Масягина, Токарева, Прокушкин, 2014; Kasischke, Stocks, 2000; Faria S.R., De La Rose J.M., Knicker H., 2015).

На урбанизированных территориях большое влияние на запасы и структуру подстилки городских насаждений оказывает антропогенный фактор, прежде всего, это носится к рекреационной нагрузке (Чжан, Рунова, Пузанова, 2011). На парковых территориях, используемых для отдыха, повреждается растительный покров, разрушается лесная подстилка и уплотняется почва. Отдыхающие в лесу нарушают сложение лесной подстилки, измельчают и разрушают составляющие ее компоненты (ветки, листья, хвою, шиш-

ки и другие органические остатки). С усилением рекреационной нагрузки запасы лесной подстилки снижаются, на вытопанных площадях запас подстилки сокращается в два раза (Бурова, 2011). Меняется также фракционный состав подстилки: с увеличением уровня рекреационной нагрузки (преимущественно вытаптывание) уменьшается доля листьев, растет доля детрита (Кузнецов и др., 2015).

Функционирование подстилок зеленых насаждений, включая парковые объекты, имеет свои особенности, что определяется регулированием структуры фитоценоза, связанным с удалением части фитомассы за счет кошения травостоя и уборки опада, вырубки подроста и подлеска. Систематический уход широко применяется для зеленых насаждений разных типов, что определяет актуальность исследования его влияния на городские биогеоценозы. Исследования подстилок в антропогенных парковых системах позволят выявить особенности биологического круговорота, чему в научной литературе уделяется недостаточно внимания. Так, до сих пор продолжает оставаться дискуссионным вопрос о необходимости оставления или уборки листвы с поверхности газонов. В пользу уборки листвы приводят ряд доводов.

Во-первых, опавшие листья накапливают поступающие аэральные поллютанты (нефтепродукты и тяжелые металлы и т.д.), противогололедные смеси, которые активно используются в зимнее время, а также разнообразный бытовой мусор и экскременты домашних животных (Гравель, 2008). Все это, смешиваясь с листвой, создает неблагоприятную среду обитания для микроорганизмов и мезофауны (Кириенко, Имранова, 2008). Показано, что микробоценозы урбанизированных почв и подстилок под влиянием различных техногенных факторов отличаются от микробных комплексов ненарушенных территорий, в частности, появляются неспецифические и патогенные виды грибов (Кириенко, Имранова, 2008).

Во-вторых, убирать опавшую листву с поверхности газона необходимо с эстетической точки зрения, так как поверхность ухоженного газона должна быть ровной и однородно-зеленой. Газон, на котором оставили листву на зиму, выпревает, что сильно снижает его качество (Князева, Князева, 2004).

В-третьих, в условиях города подстилка потенциально опасна с точки зрения возгорания в летние жаркие периоды с малым количеством атмосферных осадков.

В-четвертых, возникает опасность засорения опавшими листьями городской ливневой канализации.

Вместе с тем опавшие листья, разлагаясь в почве, обогащают ее минеральными и органическими веществами. Постепенная деструкция опавшей листвы создает условия для развития почвенной микрофлоры и фауны, которая не только выполняет работу по переработке листьев, но и препятствует развитию патогенных для деревьев организмов (грибковые, бактериальные заболевания деревьев). Большинство используемых в парках пород деревьев – исходно лесные обитатели, и для них идеальной всегда будет лесная почва, создаваемая год за годом из опавшей листвы. Сбор подстилки или ее отсутствие могут привести к обеднению почвы легкодоступными питательными элементами и иссушению почвы. При этом следует иметь в виду, что с лесной подстилкой связано естественное возобновление древесных пород, так как в ней находятся семена деревьев (Гравель, 2008; Исяньюлова, 2011). Строго говоря, в рамках теории и практики биологического круговорота альтернативы естественному опадению нет. Однако изучению вопросов генезиса и функционирования подстилок в антропогенных городских системах до сих пор еще не уделяется должного внимания.

Цель данного исследования – получение информации о подстилках типичных биогеоценозов структурно-функциональных компонентов парка, различающихся по видовому составу, и оценка влияния систем паркового ухода за зелеными насаждениями на состояние подстилок.

Объекты и методы

Исследования проводили на территории парка исторической усадьбы XVIII в. «Архангельское» Солнечногорского р-на Московской обл. Усадьба расположена в южно-таежной области широколиственно-еловых лесов (Растительность Европейской части..., 1980). Парк формировался в течение XVIII–XIX вв. на пахотных угодьях, появившихся после сведения естественной лесной растительности (Безсонов, 2004).

Объекты изучения – подстилки биогеоценозов типичных структурно-функциональных компонентов парка. Изучаемые биогеоценозы, располагающиеся на третьей надпойменной террасе р. Москва, испытывают минимальную рекреационную нагрузку, о чем свидетельствуют исследования растительного и почвенного покрова (Семенюк, Ильяшенко, 2013; Семенюк, Ильяшенко, Бобрик, 2013).

Подстилки отбирались в смешанных сосново-липовом (возраст около 180–200 лет), елово-липовом (около 80–100 лет), липово-сосновом массивах (около 80–100 лет) и лиственном липово-березовом массиве (около 80–100 лет) пейзажной части парка. Последние рассматривались в качестве условно-эталонных для лиственных древесных посадок аналогичного возраста регулярной части парка, за которыми осуществляется систематический уход (удаление подроста и подлеска, кошение травостоя и уборка опада) (табл. 1).

Подстилки отбирались в конце листопада с площадок 0,5×0,5 м в трехкратной повторности для определения их структуры и запасов. В ходе анализа структуры подстилок были выделены следующие компоненты: ветки, кора, хвоя, шишки, листья, ветошь (остатки трав и мхов), детрит. Под детритом подразумеваются глубоко преобразованные растительные остатки, чья морфологическая принадлежность не может быть установлена точно. При разделении детрита на ситах были выделены фракции, мм: > 10, от 10 до 7, от 7 до 5, от 5 до 3, от 3 до 2, от 2 до 1, от 1 до 0,5, от 0,5 до 0,25 и меньше 0,25. Легкоразлагаемый остаток рассчитывался по сумме листьев и ветоши. «Активная» фракция подстилок определялась как долевое участие суммы фракций менее 5 мм от ее общей массы (Карпачевский, 1977). Типовую принадлежность подстилок устанавливали на основе морфогенетической классификации (Богатырев, 1990; Богатырев и др., 2004).

Озоление компонентов подстилки позволило рассчитать содержание и запасы сырой золы (Практикум по агрохимии, 2001). Для определения зольности каждого из компонентов подстилки готовили смешанные образцы из всех типов насаждений. Зольность компонента подстилки рассчитывали как среднее из девяти образцов, отобранных из смешанного образца. Для расчета запасов сырой золы использовали рассчитанное среднее значение содержания сырой золы в компонентах подстилок.

Результаты

Согласно морфологическому описанию, изученные подстилки можно отнести к следующим типам: ферментативные двухслойные подстилки елово-липового массива и мертвопокровных участков сосново-липового массива пейзажной части парка, а также деструктивные подстилки остальных растительных сообществ (представленные опадом прошлого года), характеризующиеся слабодифференцированным и маломощным (до 1 см) профилем (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Характеристика и запасы подстилок структурно-функциональных компонентов парка музея-усадьбы «Архангельское» (n = 3)

Местоположение	Тип сообщества	Название объекта	Система ухода	Типы подстилок	Мощность подстилки, см	Запасы подстилки, # кг/м ²	Легкоразлагаемая часть опада	
							запасы, кг/м ²	доля от общего, %
Условно-эталонные сообщества	смешанный лес	елово-липовый массив	нет	Ф*	2	0,9	0,15	17
		сосново-липовый массив	нет	Ф	2	1,8	0,08	4
				Д**	1	1,1	0,26	24
Антропогенные	лиственный лес	липово-сосновый массив	нет	Д	1	1,3	0,12	9
		липово-березовый массив	нет	Д	1	0,6	0,25	42
		кленово-липовые посадки	сбор опада в течение 3 лет	Д	1	0,6	0,26	43
березово-липовые посадки	многолетняя система сбора опада			Д	1	0,5	0,2	40

*Ферментативные, слабосопряженные, сложные, маломощные, хвойно-лиственные.

**Деструктивные, несопряженные, примитивные, очень маломощные, лиственные.

Отмечена общая тенденция уменьшения величины запасов подстилок от смешанных лесных сообществ (0,9–1,8 кг/м²) к лиственным (0,5–0,6 кг/м²). Максимальные запасы установлены для ферментативных подстилок мертвороковых участков сосново-липового массива. Полученные сведения по величине запасов парковых подстилок соответствуют литературным данным по запасам подстилок естественных лесных биогеоценозов, где для хвойных лесов отмечены наибольшие запасы подстилок (Карпачевский, 2005; Попова, 2009).

Значительный размах величины запасов подстилок определяется особенностью их формирования, в первую очередь неравномерным поступлением на поверхность почвы фракций опада, характеризующихся высоким удельным весом (крупные ветки и шишки) (рис. 1).

Запасы подстилок

Запасы легкоразлагаемой части подстилок смешанных насаждений в 2–3 раза ниже запасов аналогичных фракций лиственных насаждений. Исключением являются подстилки сосново-липового массива, где в древесном ярусе доминируют зрелые липы (Семенюк, Ильяшенко, 2013). Запасы легкоразлагаемой части подстилок (0,26 кг/м²) данного массива сопоставимы с данными, полученными для лиственных насаждений (табл. 1). Долевое участие легкоразлагаемой части подстилок смешанных насажде-

ний также ниже (в 2–10 раз), чем в подстилках лиственных насаждений, для которых легкоразлагаемая часть составляет около 40%.

В смешанных хвойно-лиственных парковых насаждениях часть подстилок представлена хвоей и шишками, что соответственно определяет относительно пониженное содержание легкоразлагаемых компонентов и хорошо согласуется с литературными данными по содержанию этих фракций в подстилках естественных смешанных и лиственных лесов (Холопова, Солнцева, 1987; Соломатова, 2004).

Анализ подстилок лиственных насаждений показал, что подстилки условно-эталонного ненарушенного липово-березового массива пейзажной части парка и подстилки антропогенных лиственных насаждений регулярной части парка характеризуются сопоставимыми общими запасами (0,6 и 0,5 кг/м²) и запасами их легкоразлагаемой части (0,25 и 0,26 кг/м²) (табл. 1) при тенденции к их снижению в антропогенных березово-липовых посадках, где активно осуществляется систематический уход.

Отсутствие существенных различий можно объяснить несколькими причинами: исследуемые подстилки относятся к типу деструктивных, т.е. разлагаются очень быстро и представлены опадом текущего года. Отбор образцов подстилок проводился в конце листопада, когда внешний декоративный вид насаждений периферийной зоны регулярной части парка поддерживается не очень

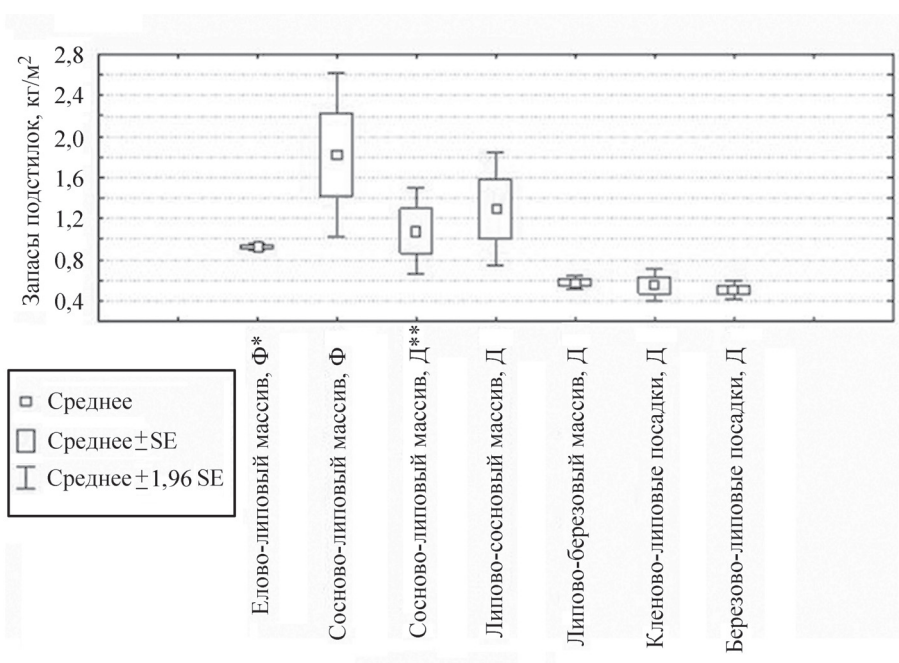


Рис. 1. Запасы подстилок структурно-функциональных компонентов парка музея-усадьбы «Архангельское», кг/м² (n = 3)

тщательно, опавшие в этот период листья убирают нерегулярно.

Результаты наших исследований показали, что в случае систематического ухода из-за нарушения функционирования подстилок в антропогенных листовых биогеоценозах происходят изменения соотношения компонентов в ее составе – отмечается увеличение доли фракции детрита (табл. 2).

Максимальное долевое содержание (33%) детрита в подстилках листовых сообществ парка отмечено в антропогенных биогеоценозах березово-липовых посадок с систематическим уходом, что в 2,5–3 раза превышает его содержание в подстилках других листовых насаждений. Значительная доля фракции детрита может определяться пониженным долевым участием (21%) веток – наиболее крупной фракции, которую проще всего убрать. Увеличение доли детрита может быть также связано с поступлением мелкой фракции, образующейся при механическом размельчении подстилки в процессе ее удаления с поверхности почвы, а также за счет поступления измельченного при кошении травостоя. Аналогичное увеличение доли детрита в структуре подстилок было отмечено В.А. Кузнецовым с соавторами (2015) при изучении влияния рекреации (вытаптывания) на подстилки парковых насаждений.

Исследования показали, что сбор листьев приводит к некоторому уменьшению легко разлагаемой доступной для микроорганизмов части опада, что, вероятно, влияет на численность и групповой состав микроорганизмов (Кириенко, Иманова, 2008).

В условиях постоянного удаления опада также изменяются абиотические условия функционирования подстилок (гидротермический режим, соотношение процессов промораживания – оттаивания, выщелачивание и т.д.), которые могут играть значительную роль в их разложении. Например, изменение гидротермического режима отражается на строении подстилок (Богатырев и др., 2004) и в изученных подстилках приводит к замедлению процессов разложения детрита и его накоплению.

Отсутствие значительных нарушений в структуре подстилок антропогенного биогеоценоза кленово-липовых посадок (табл. 2) связано, вероятно, с коротким промежутком времени, в течение которого производится изъятие опада, и не отразилось в фракционном составе подстилок.

В подстилках условно-эталонных смешанных массивов пейзажной части парка долевое содер-

жание детрита достигает 64%, что значительно превышает долевое участие детрита в листовых насаждениях и свидетельствует о низкой скорости трансформации органического вещества хвойного опада, который разлагается значительно дольше, чем листовый (Ремезов, 1965).

В смешанных массивах содержание фракций хвои и шишек закономерно выше, а листьев ниже, чем в листовых сообществах парка. Регулярная уборка опада, как и следовало ожидать, приводит к уменьшению в 1,5 раза долевого содержания веток – наиболее крупного компонента, легко удаляемого с поверхности почвы.

Важнейшей характеристикой подстилок считается фракционный состав детрита. В детрите ферментативных подстилок елово-липового массива долевое содержание крупных фракций (>5 мм) снижается от верхнего горизонта к нижнему (табл. 3). Отмеченное распределение фракций детрита соответствует литературным данным, свидетельствующим об уменьшении размеров фракций вниз по профилю. (Богатырев, Фомина, 1991).

Для детрита ферментативных подстилок сосново-липового массива отмечена обратная закономерность в распределении фракций, что отражает особенности локальных условий формирования подстилок в пределах данного биогеоценоза.

Несмотря на выявленные различия в погоризонтном распределении долевого участия различных фракций детрита, подстилки данных биогеоценозов характеризуются идентичным распределением доли активной фракции от общей массы подстилки, что отражает общую направленность процессов их формирования.

Деструктивные подстилки как смешанных, так и листовых насаждений характеризуются относительно низким (около 20%) долевым участием фракций менее 5 мм. Максимальное долевое участие определено для фракций 3–5 мм, что соответствует литературным данным (Богатырев, Фомина, 1991). Интересно отметить что, в подстилках листовых насаждений содержание данной фракции на 10% выше.

Различия в соотношении фракций детрита смешанных и листовых насаждений выражается также в отсутствии крупных (более 7 мм) фракций в подстилках листовых насаждений, тогда как в смешанных насаждениях доля этих фракций составляет 30% от общего содержания детрита. Отсутствие крупных фракций в подстилках листовых ассоциаций свидетельствует об активном преобразовании в них детрита (по

Таблица 2

Структура и соотношение фракций подстилок, % (n = 3)

Местоположение	Тип сообщества	Фракции		Тип подстилок	Ветки	Листья	Хвои	Шишки	Кора	Дерн	Ветви
		Название объекта									
Условно-эталонные	пейзажная часть парка	смешанный лес	елово-липовый массив	Ф*	24,2	15,8	3,9	18,1	1,7	36,1	0,2
			сосново-липовый массив	Ф	11,1	9,6	1,3	1,0	12,9	64,0	—
				Д*	14,2	22,2	1,0	12,0	0,5	49,4	0,6
Антропогенные	регулярная часть парка	лиственный лес	липово-сосновый массив	Д	16,7	9,0	13,7	16,9	4,7	38,9	—
			липово-березовый массив	Д	36,1	40,2	0,3	2,9	3,9	13,9	2,5
			#кленово-липовые посадки	Д	34,4	41,0	2,6	1,2	6,9	10,7	3,2
			#многорядные березово-липовые посадки	Д	20,6	37,8	2,4	0,6	4,4	33,0	1,1

* Ферментативные, слабосопряженные, сложные, маломощные, хвойно-лиственные.

** Деструктивные, несопряженные, примитивные, очень маломощные, лиственные.

регулярная уборка опада.

Т а б л и ц а 3

Запасы и соотношение размерных фракций дегрита в парковых подстилках, % (n = 3)

Местоположение	Тип сообщества	Фракция, мм Название объекта		Долевое участие фракций от массы дегрита, %										Запасы дегрита, кг/м ² *	«Активная» фракция						
				< 0,25	0,25–0,5	0,5–1	1–2	2–3	3–5	5–7	7–10	> 10	запасы, кг/м ² *		доля от массы подстилки, %						
Условно-эталонные	Пейзажная часть парка	Ферментативные подстилки																			
		Елово-липовый массив	O1	10,1	13,5	2,3	17,2	10,9	19,5	14,6	11,7	0,0	0,10±0,01				0,08±0,01	2,8			
			O2	5,5	6,7	1,0	13,0	11,3	20,7	16,9	15,3	9,5	0,23±0,07				0,14±0,04	14,6			
		Сосново-липовый массив	O1	0,9	1,8	1,2	7,7	10,7	21,3	16,9	22,6	16,9	0,30±0,05				0,13±0,02	3,5			
			O2	6,7	10,6	5,7	19,8	11,8	16,2	9,2	11,4	8,6	0,91±0,37				0,65±0,28	16,6			
		Деструктивные подстилки																			
		Сосново-липовый массив		3,9	5,9	3,0	13,8	11,3	19,0	13,8	15,0	14,2	0,47±0,07							0,21±0,03	6,5
				4,2	3,4	2,0	12,4	11,1	20,7	14,1	15,8	16,3	0,55±0,07							0,29±0,06	20,9
				2,3	8,1	5,2	18,0	17,7	32,3	16,4	–	–	0,08±0,04							0,07±0,04	11,6
		лиственный лес	#Кленово-липовые посадки	3,8	2,5	1,7	6,6	15,6	41,9	27,9	–	–	0,05±0,00							0,05±0,01	7,7
#Многорядные березово-липовые посадки	6,0		6,7	3,6	13,1	21,8	33,4	15,4	–	–	0,16±0,05	0,15±0,04	27,9								

* Среднее ± стандартная ошибка.

Регулярная уборка опада.

сравнению со смешанными насаждениями), что подтверждается литературными данными о низкой скорости разложения хвойного опада (Карпачевский, 2005).

В детрите подстилок антропогенных березово-липовых посадок с систематическим уходом отмечается тенденция к увеличению долевого содержания фракции 2–3 мм и увеличение в 1,5–2 раза самой мелкой (<0,25 мм) фракции по сравнению с детритом других подстилок лиственных сообществ парка, что определяет возрастание в 2,5–3 раза долевого участия в общей массе подстилки «активной» фракции (меньше 5 мм) (табл. 3). Результаты определения содержания золы в разных фракциях подстилки приведены на рис. 2.

Зольность компонентов подстилки варьирует от 4,5 до 32,5% (рис. 2). Минимальное содержание сырой золы (4,5–12,5%) характерно для трудно разлагающихся составляющих: коры, шишек, хвои и веток. Максимальной зольностью (32,5%) обладает фракция детрита, что, вероятно, связано со значительным участием минеральных примесей. Зольность листьев составляет около 20% и превышает зольность такого компонента подстилки, как хвоя (12%), что соответствует литературным данным (Соломатова, 2004).

Расчеты запасов сырой золы в компонентах подстилок показали, что этот показатель для подстилок смешанных насаждений варьирует в широком диапазоне – 168 и 479 г/м² в елово-липовом и сосново-липовом массивах соответственно (табл. 4). Запасы сырой золы подстилок лиственных насаждений составляют около 100 г/м², что

в 2–5 раз меньше, чем в подстилках смешанных насаждений. Основной вклад в запасы сырой золы в подстилках смешанных насаждений приходится на детрит, в то время как для подстилок лиственных насаждений максимальное содержание, составляющее до 50% от общего запаса золы, приходится на фракцию листьев. Установлено, что при сопоставимых общих запасах сырой золы лиственных насаждений в подстилках березово-липовых посадок с регулярным многолетним режимом уборки опада наибольшее содержание золы приходится на детрит, как и в смешанных насаждениях (табл. 4). Полученные данные определяются особенностями фракционного состава подстилок березово-липовых насаждений, где доля детрита весьма значительна (табл. 2).

Выводы

1. На территории парка «Архангельское» установлены два типа подстилок: ферментативные и деструктивные. В пейзажной части присутствуют оба названных типа, тогда как в регулярной части парка выделены только деструктивные.

2. Подстилки смешанных и лиственных насаждений пейзажной части парка соответствуют природным аналогам по строению, запасам и структуре, что дает основание считать их условно-эталонными.

3. Подстилки смешанных насаждений отличаются от подстилок лиственных насаждений большими запасами органического вещества и сырой золы, большей долей фракции детрита и меньшим долевым участием легкоразлагаемых фракций.

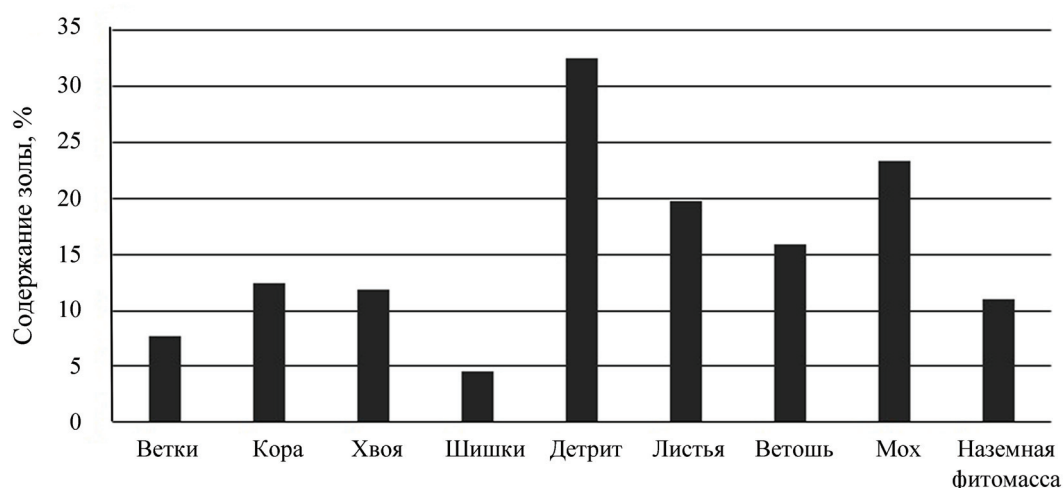


Рис. 2. Содержание сырой золы в разных фракциях подстилки, % ($n = 9$)

Т а б л и ц а 4

Запасы сырой золы в компонентах подстилок, г/м² (n = 3)

Местоположение	Тип сообщества	Название объекта	Тип подстилок	Ветки	Кора	Хвоя	Шишки	Детрит	Листья	Веточья	Общие запасы сырой золы, г/м ²
Условно-эталонные	пейзажная часть парка	елово-липовый массив	Ф*	17	1	4	8	109	29	-	168
		сосново-липовый массив	Ф	16	30	3	1	393	36	-	479
			Д**	12	1	1	6	181	49	1	251
Антропогенные	регулярная часть парка	липово-сосновый массив	Д	17	8	19	10	168	24	-	246
		липово-березовый массив	Д	16	1	-	0,1	27	47	2	93,1
		#кленово-липовые посадки	Д	16	-	2	1	17	48	3	87
		#березово-липовые посадки	Д	8	-	1	1	53	39	1	103

* Ферментативные, слабоопределенные, сложные, маломощные, хвойно-лиственные.

** Деструктивные, несопределенные, примитивные, очень маломощные, лиственные.

Регулярная уборка опада.

4. Систематический уход за парковыми биогеоценозами приводит к изменению структуры подстилок – уменьшению вклада веток и увеличению доли детрита. Результатом этого является возрастание роли детрита в формировании общей зольности подстилок антропогенных биогеоценозов парковых насаждений по сравнению с условно-эталонными листовыми насаждениями пейзажной части парка.

5. Исследование свойств парковых подстилок позволяет утверждать, что для изученных типов насаждений характерна относительно вы-

сокая скорость круговорота, что подтверждается типологией лесных подстилок. Однако при систематическом уходе отмечено замедление биологического круговорота органического вещества деструктивных подстилок, о чем свидетельствует увеличение в 2,5–3 раза вклада мелкодисперсной части (доли детрита и «активной» фракции), что связано с постоянным изъятием листовой фракции и, соответственно, исключением из круговорота части легкогидролизуемых соединений, ответственных за ускорение круговорота в целом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Аткина Л.И.* Зональные изменения запасов опада и подстилки в сосняках Западной Сибири // Почвоведение. 2003. № 8. С. 980–982 [*Atkina L.I.* Zonal'nye izmeneniya zapasov opada i podstilki v sosnyakakh Zapadnoi Sibiri // Pochvovedenie. 2003. № 8. С. 980–982].
- Безсонов С.В.* Архангельское. Подмосковная усадьба. М., 2004. 134 с. [*Bezsonov S.V.* Arkhangel'skoe. Podmoskovnaya usad'ba. М., 2004. 134 s.].
- Благовещенский Ю.Н., Богатырев Л.Г., Соломатова Е.А., Самсонова В.П.* Пространственная изменчивость мощности подстилок в лесах Карелии // Почвоведение. 2006. № 9. С. 1029–1035 [*Blagoveshchenskii Yu.N., Bogatyrev L.G., Solomatova E.A., Samsonova V.P.* Prostranstvennaya izmenchivost' moshchnosti podstilok v lesakh Karelii // Pochvovedenie. 2006. № 9 S. 1029–1035].
- Богатырев Л.Г.* О классификации лесных подстилок // Почвоведение. 1990. № 3. С. 118–127 [*Bogatyrev L.G.* O klassifikatsii lesnykh podstilok. // Pochvovedenie. 1990. №3. С. 118–127].
- Богатырев Л.Г.* Является ли подстилка самостоятельным телом природы? // Экология. 1990. С. 3–7. [*Bogatyrev L.G.* Yavlyaetsya li podstilka samostoyatel'nyim telom prirody? // Ekologiya. 1990. С. 3–7].
- Богатырев Л.Г., Демин В.В. и др.* О некоторых теоретических аспектах исследования лесных подстилок. // Лесоведение. 2004. № 4. С. 17–29 [*Bogatyrev L.G., Demin V.V. i dr.* O nekotorykh teoreticheskikh aspektakh issledovaniya lesnykh podstilok // Lesovedenie. 2004. № 4. С. 17–29].
- Богатырев Л.Г., Фомина Т.В.* Характеристика подстилок сосняков Присурского лесного массива. // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 1991. № 3. С. 28–39 [*Bogatyrev L.G., Fomina T.V.* Kharakteristika podstilok sosnyakov Prisurenskogo lesnogo massiva. // Vestn. Mosk. un-ta. Ser. 17. Pochvovedenie. 1991. № 3. С. 28–39].
- Бурова Н.В.* Трансформация лесной подстилки в ельниках под воздействием антропогенных нагрузок // Вестн. Красноярского государственного аграрного университета. 2011. № 1. С. 85–88 [*Burova N.V.* Transformatsiya lesnoi podstilki v el'nikakh pod vozdeistviem antropogennykh nagruzok. // Vestn. Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta, 2011. № 1. С. 85–88].
- Гиларов М.С.* Особенности почвы как среды обитания и её значение в эволюции насекомых. М.; Л., 1949. 279 с. [*Gilyarov M.S.* Osobennosti pochvy kak sredy obitaniya i ee znachenie v evolyutsii nasekomykh. М.; Л., 1949. 279 s.].
- Гравель Н.В.* Уборка опавших листьев в городе. 2008. <http://ecom.su/news/index.php?id=757>. [*Gravel' N.V.* Uborka opavshikh list'ev v gorode. 2008. <http://ecom.su/news/index.php?id=757>].
- Ефремова Т.Т., Ефремов С.П., Аврова А.Ф.* Строение и пространственно-временная изменчивость накопления подстилки в болотных березняках Западной Сибири. // Вестн. Томского государственного университета. Биология. 2009. № 2. С. 84–94 [*Efremova T.T., Efremov S.P., Avrova A.F.* Stroenie i prostranstvenno-vremennaya izmenchivost' nakopleniya podstilki v bolotnykh bereznyakakh Zapadnoi Sibiri. // Vestn. Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. 2009. № 2. S. 84–94].
- Ефремова Т.Т., Секretenko О.П., Аврова А.Ф., Ефремов С.П.* Геоэкологический анализ пространственной изменчивости запасов зольных веществ в подстилке болотных березняков Западной Сибири // Почвоведение. 2013. № 1. С. 56–66 [*Efremova T.T., Sekretenko O.P., Avrova A.F., Efremov S.P.* Geostatisticheskii analiz prostranstvennoi izmenchivosti zapasov zol'nykh veshchestv v podstilke bolotnykh bereznyakov Zapadnoi Sibiri // Pochvovedenie. 2013. № 1. С. 56–66].
- Ильина Т.М., Сапожников А.П.* Лесные подстилки как компонент лесного биогеоценоза. // Вестн. Красноярского государственного аграрного университета. 2007. № 5. С. 45–47 [*Il'ina T.M., Sapozhnikov A.P.* Lesnye podstilki kak komponent lesnogo biogeotsenoza. // Vestn. Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2007. № 5. S. 45–47].
- Исяньюлова Р.Р.* Характеристика и экологическое значение городских насаждений (на примере г. Уфы) // Автореф. дис. ... канд. биол.наук. Тольятти, 2011. 24 с. [*Isyan'yulova R.R.* Kharakteristika i ekologicheskoe znachenie gorodskikh nasazhdenii (na primere g. Ufy) // Avtoref. dis. ... kand. biol.nauk. Tol'yatti, 2011. 24 s.].

- Карпачевский Л.О., Морозов А.И.* Вертикальное строение биогеоценозов // Почвоведение. 1994. № 2. С. 119–124 [*Karpachevskii L.O., Morozov A.I.* Vertikal'noe stroenie biogeotsenozov // Pochvovedenie. 1994. N 2. S. 119–124].
- Карпачевский Л.О.* Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М., 1977 [*Karpachevskii L.O.* Pestrota pochvennogo pokrova v lesnom biogeotsenozе. М., 1977].
- Карпачевский Л.О.* Экологическое почвоведение. М., 2005. 336 с. [*Karpachevskii L.O.* Ekologicheskoe pochvovedenie. М., 2005. 336 с.].
- Кириенко О.А., Имранова Е.Л.* Микробиологическая оценка экологического состояния урбанизированных почв // Экология урбанизированных территорий. 2008. № 4. С. 57–61 [*Kirienko O.A., Imranova E.L.* Mikrobiologicheskaya otsenka ekologicheskogo sostoyaniya urbanizirovannykh pochv // Ekologiya urbanizirovannykh territorii. 2008. № 4. S. 57–61].
- Князева Т.П., Князева Д.В.* Газоны. М., 2004. 176 с. [*Knyazeva T.P., Knyazeva D.V.* Gazony. М., 2004. 176 с.].
- Копчик С.В., Копчик Г.Н., Ливанцова С.Ю., Березина Н.А., Вахромеева М.Г.* Анализ взаимосвязи почв и растительности в лесных биогеоценозах методом главных компонент // Экология. 2003. № 1. С. 37–45. [*Koptsik S.V., Koptsik G.N., Livantsova S.Yu., Berezina N.A., Vakhromeeva M.G.* Analiz vzaimosvyazi pochv i rastitel'nosti v lesnykh biogeotsenozakh metodom glavnykh komponent // Ekologiya. 2003. № 1. S. 37–45].
- Кузнецов В.А., Рыжова И.М., Телеснина В.М., Стома Г.В.* Количественная оценка влияния рекреации на растительность, подстилку и плотность почв лесопарков Москвы // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 2015. № 1. С. 21–29 [*Kuznetsov V.A., Ryzhova I.M., Telesnina V.M., Stoma G.V.* Kolichestvennaya otsenka vliyaniya rekreatsii na rastitel'nost', podstilku i plotnost' pochv lesoparkov Moskvy // Vestn. Mosk. un-ta. Ser. 17. Pochvovedenie. 2015. № 1. S. 21–29].
- Лузиков А.В., Трофимов С.Я., Заварзина А.Г., Загоскина Н.В.* Растворимые фенольные соединения, общий и аммонийный азот в лесных подстилках ненарушенных ельников Центрально-Лесного заповедника // Почвоведение. 2006. № 8. С. 928–934 [*Luzikov A.V., Trofimov S.Ya., Zavarzina A.G., Zagoskina N.V.* Rastvorimye fenol'nye soedineniya, obshchii i ammoniinyi azot v lesnykh podstilkakh nenarushennykh el'nikov Tsentral'no-Lesnogo zapovednika // Pochvovedenie. 2006. № 8. S. 928–934].
- Масягина О.В., Токарева И.В., Прокушкин А.С.* Моделирование термического воздействия пожаров на физико-химические свойства и микробную активность подстилки криогенных почв // Почвоведение. 2014. № 8. С. 971–981 [*Masyagina O.V., Tokareva I.V., Prokushkin A.S.* Modelirovanie termicheskogo vozdeistviya pozharov na fiziko-khimicheskie svoystva i mikrobnyuyu aktivnost' podstilki kriogennykh pochv // Pochvovedenie. 2014. № 8. S. 971–981].
- Меняйло О.В.* Влияние лесовосстановления на минерализацию органического вещества почвы // Экология. 2008. № 1. С. 23–27 [*Menyailo O.V.* Vliyaniye lesovosstanovleniya na mineralizatsiyu organicheskogo veshchestva pochvy // Ekologiya. 2008. № 1. S. 23–27].
- Попова Н.В.* Структурно-функциональная роль подстилки и экологические условия ее формирования // Вестн. Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2009. № 1. С. 21–23 [*Popova N.V.* Strukturno-funktional'naya rol' podstilki i ekologicheskie usloviya ee formirovaniya. // Vestn. Rossiiskogo universiteta druzhby narodov. Seriya: Ekologiya i bezopasnost' zhiznedeyatel'nosti. 2009. № 1. S. 21–23].
- Ремезов Н.П.* Роль биологического круговорота в почвообразовании под пологом леса // Почвоведение. 1965. № 7. С. 68–79 с. [*Remezov N.P.* Rol' biologicheskogo krugovorota v pochvoobrazovanii pod pologom lesa // Pochvovedenie. 1965. № 7. S. 68–79].
- Санникова Н.С.* Микроэкосистемный анализ структуры и функций лесных биогеоценозов // Экология. 2003. № 2. С. 90–95 [*Sannikova N.S.* Mikroekosistemnyi analiz struktury i funktsii lesnykh biogeotsenozov // Ekologiya. 2003. № 2. S. 90–95].
- Сапожникова В.А.* Особенности трансформации органического вещества в почвах сосновых биогеоценозов при различных экологических условиях. Дис. ... канд. биол. наук. М., 2000. 145 с. [*Sapozhnikova V.A.* Osobennosti transformatsii organicheskogo veshchestva v pochvakh sosnovykh biogeotsenozov pri razlichnykh ekologicheskikh usloviyakh. Dis. ... kand. biol. nauk. М., 2000. 145 с.].
- Семенюк О.В., Ильяшенко М.А.* Пространственная изменчивость почвенных свойств разновозрастных сосняков пейзажной части паркового комплекса «Архангельское» // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 2013. № 1. С. 23–29 [*Semenyuk O.V., Ilyashenko M.A.* Prostranstvennaya izmenchivost' pochvennykh svoystv raznovozrastnykh sosnyakov peizazhnoi chasti parkovogo kompleksa «Arkhangel'skoe» // Vestn. Mosk. un-ta. Ser. 17. Pochvovedenie. 2013. № 1. S. 23–29].
- Семенюк О.В., Ильяшенко М.А., Бобрик А.Д.* Биоиндикация парковых почв усадебного комплекса «Архангельское» // Проблемы агрохимии и экологии. 2013. № 3. С. 35–39 [*Semenyuk O.V., Ilyashenko M.A., Bobrik A.D.* Bioindikatsiya parkovykh pochv usadebnogo kompleksa «Arkhangel'skoe» // Problemy agrokhimii i ekologii. 2013. № 3. S. 35–39].
- Сизоненко Т.А., Загирова С.В., Хабибуллина Ф.М.* Микробные сообщества в подстилке ельника черничного средней тайги // Почвоведение. 2010. № 10. С. 1221–1228 [*Sizonenko T.A., Zagirova S.V., Khabibullina F.M.* Mikrobnye soobshchestva v podstilke el'nika chernichnogo srednei taigi // Pochvovedenie. 2010. № 10. S. 1221–1228].
- Соломатова Е.А.* Строение, состав и пространственная вариабельность лесных подстилок Восточной Фенноскандии. Дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 199 с. [*Solomatova E.A.* Stroenie, sostav i prostranstvennaya variabel'nost' lesnykh podstilok Vostochnoi Fennoskandii. Dis. ... kand. biol. nauk. М., 2004. 199 с.].
- Холопова Л.Б., Солнцева О.Н.* Растительный и почвенный покров через 25 лет после сплошной рубки древостоя // Динамика естественных и искусственных лесных биогеоценозов Подмосковья. М., 1987. С. 52–62 [*Kholopova L.B., Solntseva O.N.* Rastitel'nyy i pochvennyy pokrov cherez 25 let после сплошной рубки древостоя // Динамика естественных и искусственных лесных биогеоценозов Подмосковья. М., 1987. С. 52–62].

- Rastitel'nyi i pochvennyi pokrov cherez 25 let posle sploshnoi rubki drevostoya // *Dinamika estestvennykh i iskusstvennykh lesnykh biogeotsenozov Podmoskov'ya*. M., 1987. С. 52–62].
- Черненкова Т.В. Биоразнообразие лесного покрова при техногенном загрязнении // *Экология*. 2014. № 1. С. 3–13 [Chernen'kova T.V. Bioraznoobrazie lesnogo pokrova pri tekhnogennom zagyaznenii // *Ekologiya*. 2014. № 1. С. 3–13].
- Чжан С.А., Рунова Е.М., Пузанова О.А., Чжан Л.А. Мощность лесной подстилки сосновых насаждений в условиях длительного техногенного пресса // *Системы. Методы. Технологии*. 2011. № 12. С. 157–162 [Chzhan S.A., Runova E.M., Puzanova O.A., Chzhan L.A. Moshchnost' lesnoi podstilki sosnovykh nasazhdenii v usloviyakh dlitel'nogo tekhnogennogo pressa. // *Sistemy. Metody. Tekhnologii*. 2011. № 12. С. 157–162].
- Щенина Т.А. Генетические особенности лесных подстилок в ельниках южной и средней тайги Европейской территории Союза. Дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 184 с. [Shchenina T.A. Geneticheskie osobennosti lesnykh podstilok v el'nikakh yuzhnoi i srednei taigi Evropeiskoi territorii Soyuza. Dis. ... kand. biol. nauk. M., 1989. 184 с.].
- Aerts R. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship // *Oikos*. 1997. Vol. 79. P. 439–449.
- Domsh K.H., Gams W., Anderson T.H. Compendium of soil fungi. IHWVerlagEching, 2007. 672 p. 27. Ellis M.B. DematiaceousHyphomycetes. Kew, 1971.
- Kasischke E.S., Stocks B.J. Fire, climate change, and carbon cycling in the boreal forest. N.Y., 2000. P. 31.
- Nicolai V. Phenolic and mineral content of leaves influences decomposition in European forest ecosystems // *Oecologia*. 1988. Vol. 75. P. 575–579.
- Purainen S., Finer L., Starr M. Changes in forest floor and mineral soil carbon and nitrogen stocks in a boreal forest after clear-cutting and mechanical site preparation // *Eur. J. soil sci.* 2015. Vol. 66. N 4. P. 735–743.
- Faria S.R., De La Rose J.M., Knicker H., Gonzales-Peres J.A., et al. Wildfire-unduced alterations of topsoil organic matter detected with biogeochemical marks // *Eur. J. Soil Sci.* 2015. Vol. 66. N 4. P. 699–713.

Поступила в редакцию / Received 27.07.2016
Принята к публикации / Accepted 23.04.2017

CHARACTERISTICS OF LITTER PARKLAND HISTORIC LANDSCAPES ON THE EXAMPLE OF THE MUSEUM-ESTATE «ARKHANGELSKOE»

O.B. Semenuyk¹, L.G. Bogatyrev², M.A. Vaganova³

Studied litter in deciduous and mixed arrays the landscape part of the Park of the museum – estate «Arkhangelskoe», as well as the impact of the piking up litter on the structure and the ratio of the fractions of litter in tree planting a regular part of the Park. Litter the landscape part of the Park is represented by two types: enzymatic and destructive, and correspond to the natural analogues of the reserves, the structure and the ratio of the fractions of the detritus. It is shown that the systematic piking up litter in regular part of the Park leads to changes in the fractional composition of litter, leading to the accumulation of detritus.

Key words: park litter, the structure of the litter.

¹ Semenuk Olga Vichoslavovna, Lomonosov Moscow State University (olgatour@rambler.ru); ² Bogatyrev Lev Georgievich, Lomonosov Moscow State University (bogatyrev.l.g@yandex.ru); ³ Vaganova Mariy Aleksandrovna, Lomonosov Moscow State University (ilyashenko-marya@yandex.ru).

УДК 582.28

ДОПОЛНЕНИЕ К СПИСКУ ВИДОВ АФИЛЛОФОРОВЫХ ГРИБОВ ИЛЬМЕНСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА

А.Г. Ширяев¹

История изучения афиллофоровых грибов в Ильменском государственном заповеднике насчитывает порядка 60 лет. Большая часть данных была накоплена в 1950–1990 гг., а в последнее десятилетие исследовательские работы не проводились. Во время экспедиционных исследований в 2015 г. автором были собраны 106 видов, 22 из которых – новые для заповедника (*Aurantioporus fissilis*, *Cantharellus cibarius*, *Ceriporia bresadolae*, *Rychnoporellus fulgens*, *Sarcodontia spumea*). В настоящий момент список афиллофоровых грибов заповедника включает 317 видов. Некоторые из видов редкие или находящиеся на грани исчезновения в лесной и лесостепной зонах южного Урала (*Fomitopsis officinalis*, *Gomphus clavatus*, *Hericium coralloides*, *Polyporus rhizophilus*, *Postia placenta*, *Ramariopsis crocea*, *Royoporus pseudobetulinus*). Одиннадцать видов из списка заповедника включены в Красную книгу Челябинской обл. В статье представлен аннотированный список видов афиллофоровых видов грибов Ильменского заповедника, их субстратные предпочтения, а также дана краткая история изучения микобиоты заповедника. Два вида (*Gomphus clavatus*, *Polyporus rhizophilus*) предложены к включению в новое издание региональной Красной книги.

Ключевые слова: биоразнообразие, микобиота, клавариоидные грибы, Красная книга, Урал, лесостепь, экотон, распространение.

Афиллофоровые грибы («Aphyllorphorales») – филогенетически и таксономически гетерогенная группа Базидиомицетов, объединяющая так называемые «непластинчатые» грибы (Бондарцева, 1998). Они представлены различными биоморфами (жизненными формами): кортициоидной, пороидной, клавариоидной, лисичковой и др. Афиллофоровые распространены на всех материках от полярных ледников и высокогорий до тропических пустынь и экваториальных дождевых лесов. Эти грибы играют важную роль в большинстве биомов суши, они входят в состав трех основных функциональных групп – сапротрофов, биотрофов и симбиотрофов (Ryvarden, Melo, 2014), участвуя в ключевых биосферных процессах (почвообразовании и круговороте основных биогенов).

Афиллофоровые грибы признаны индикаторами биологических процессов, связанных с глобальным изменением климата (Boddy et al., 2014). Эти изменения наиболее очевидны в экосистемах высоких широт, а также в регионах с аридным и субаридным климатом (Агафонов, Кукарских, 2008), где потепление может сопровождаться специфическими процессами опустынивания

(Горчаковский и др., 2005; Breshears et al., 2005). Наиболее существенные изменения происходят в экотонных зонах, особенно в лесотундре и лесостепи. Исследования последствий климатических изменений биоты большей частью сконцентрированы в высоких широтах, а лесостепным районам уделяется крайне мало внимания (Горчаковский и др., 2005).

Новоземельско-уральская физико-географическая страна (далее Урал) протянулась узкой полосой более чем на 3000 км от арктических тундр архипелага Новая Земля до аридных степей и пустынь Казахстана (Физико-географическое..., 1967). В уральской лесостепи изучение трансформации биоты, вызванное текущими климатическими изменениями, целесообразно проводить в пределах особо охраняемых природных территорий (ООПТ), поскольку только здесь сохранилась относительно нетронутая природа. К одной из таких территорий относится Ильменский государственный заповедник им. В.Л. Ленина (далее ИГЗ), расположенный в Челябинской обл. (рис. 1). Это один из самых старых заповедников страны, осно-

¹ Ширяев Антон Григорьевич – вед. науч. сотр. Института экологии растений и животных УрО РАН, докт. биол. наук (anton.g.shiryayev@gmail.com).



Рис. 1. Местоположение Челябинской области в России

ванный в 1920 г. ИГЗ находится в зоне экотона лесной и степной растительности, на восточном макросклоне Южного Урала, на границе Европы и Азии ($54^{\circ}59' - 55^{\circ}18' \text{ с.ш.}$, $60^{\circ}07' - 60^{\circ}19' \text{ в.д.}$). Ильменский хребет (наиболее восточный в ряду долготных хребтов данного широтного отрезка Урала) граничит с Западно-сибирской равниной. Заповедник небольшой, его площадь $303,8 \text{ км}^2$, наивысшая точка – гора Ильментау ($747,3 \text{ м}$ над ур. моря). Среднегодовое количество осадков в заповеднике 434 мм , среднегодовая температура $+2,9 \text{ }^{\circ}\text{C}$. Средняя температура самого теплого месяца (июль) $+19,4 \text{ }^{\circ}\text{C}$, а самого холодного (январь) $-13,6 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (Горчаковский и др., 2005).

Леса в ИГЗ старовозрастные (100–120 лет), но некоторые участки были вырублены во время Второй мировой войны (Горчаковский и др., 2005). Преобладают сосняки (*Pinus sylvestris* L.), покрывающие 55% территории, тогда как лиственничники (*Larix sibirica* Lebed.), березняки (*Betula* spp.) и осинники (*Populus tremula* L.) занимают около 40%. Повсеместно встречаются липняки (*Tilia cordata* Mill.), а вязовники (*Ulmus laevis* Pall. и *U. glabra* Hunds.) покрывают небольшие участки на юге заповедника. Обширные площади в ИГЗ занимают озера и реки, по берегам которых распространены заросли черной ольхи (*Alnus glutinosa* L.), боярышника (*Crataegus sanguinea* Pall.), крушины ломкой (*Frangula alnus* Mill.) и жимолости обыкновенной (*Lonicera xylosteum* L.). Склоны холмов покрыты богатым степным и лугово-степным разнотравьем, зарослями спиреи (*Spirea crenata* L., *S. hypericifolia* L.), кизильника черноплодного (*Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt) и вишни степной (*Cerasus fruticosa* Pall.).

В заповеднике присутствует как лесная, так и степная растительность, что определяет крайне

высокий уровень его флористического богатства. К настоящему моменту в ИГЗ выявлены около 900 видов цветковых растений (Горчаковский и др., 2005). Разнообразие условий произрастания, создаваемое рельефом и характером почвообразующих горных пород, способствовало развитию и сохранению в Ильменских горах ряда видов, не свойственных современной растительности данного региона, что в определенной степени отражает историю ее формирования. Современная биота ИГЗ содержит большое число различных по времени и условиям формирования эндемиков и реликтов – свидетелей былых преобразований растительного покрова на фоне изменяющихся условий среды. В ИГЗ известны 20 эндемичных видов растений, которые могут быть подразделены на горностепные и высокогорные группы, а также группы, связанные с подгольцовыми лугами, редколесьями и широколиственными лесами (Горчаковский и др., 2005); 41 вид выявленных в заповеднике цветковых растений включен в Красную книгу Челябинской области (2005). Подобная территория, несомненно, может быть принята в качестве модельного участка для мониторинговых исследований биоты в свете происходящих изменений климата.

Подобное уникальное смешение таежной, неморальной и степной растительности отражается и на разнообразии микобиоты. Изучение афиллофоровых грибов в ИГЗ началось в пятидесятые годы прошлого века. История исследований может быть подразделена на три периода:

Начальный период длился с 1955 до 1980 г. В первой статье, где обсуждается видовой состав афиллофоровых грибов заповедника, указан 91 вид (Картавенко, 1961). В монографии Н.Т. Степановой-Картавенко (1967) «Афилло-

форовые грибы Урала» для заповедника приведены 128 видов. Позже этим автором опубликован еще ряд работ (Степанова, 1971, 1977; Степанова, Мухин, 1979). К концу этого периода в заповеднике были известны 247 видов афиллофоровых грибов. В течение 80-х годов публикаций о заповеднике не появлялось. Во второй период (с 1990 до 2010 г.) опубликованы несколько работ, касающихся отдельных морфологических групп афиллофоровых грибов (кортициоидных, пороидных, клавариоидных, и др.) (Ширяев, 1998, 2004, 2006; Ушакова, Ширяев, 1999; Ушакова, 2007; Kotiranta et al., 2005). Восемь видов афиллофоровых грибов, собранных в ИГЗ, включены в Красную книгу Челябинской области (2005). Число известных в заповеднике видов выросло за этот период до 295. Настоящая работа положила начало третьему, современному, периоду изучения афиллофоровых грибов в ИГЗ.

Цель исследования – оценка видового богатства афиллофоровых грибов Ильменского заповедника. Дополнительные задачи – проведение мониторинговых исследований видов грибов, включенных в Красную книгу Челябинской области (2005), а также установление возможных тенденций изменения видового богатства и состава микобиоты заповедника в свете происходящих климатических изменений.

Материалы и методы

Сбор материала в ИГЗ проведен автором в период с 1 по 8 августа 2015 г. Выявлены 258 единиц учета (включая 117 образцов) и сделана 141 запись в дневнике. Изучены следующие локалитеты: окрестности Клюквенного болота, 74-й и 75-й кварталы, п-ов Сайма (расположенный между озерами Большим и Малым Миассово), окрестности кордона Миассово. Собранные образцы хранятся в микологической коллекции автора (AGS), в микологическом отделе Гербария Института экологии растений и животных УрО РАН (SVER).

Виды в списке расположены в алфавитном порядке. Впервые указываемые для заповедника виды обозначены звездочкой (*), а включенные в Красную книгу Челябинской области (2005) – решеткой (#). Для видов, впервые указываемых в заповеднике, приводится краткое описание локалитетов. Названия видов грибов соответствуют сводке IndexFungorum (2016). Дана условная оценка встречаемости видов (обычный, редкий, единичная находка т.п.). Приведены стадии разложения древесины: I–V (Renvall, 1995).

Список видов грибов, выявленных в 2015 г.

Antrodia serialis (Fr.) Donk – на валеже сосны и гниющем основании деревянного дома на кордоне Миассово. I–IV (AGS 27874).

Antrodia xantha (Fr.) Ryvarden – на валеже сосны. II–IV. Обычный (AGS 27906).

Artomyces pyxidatus (Pers.) Jülich – на валежных стволах и ветвях осины, черной ольхи и сосны. I–IV. Обычный (AGS 27831).

Auriscalpium vulgare Gray – на погребенных сосновых шишках. Обычный (AGS 27986).

#**Aurantioporus fissilis* (Berk. & M.A. Curtis) H. Jahn ex Ryvarden – у основания ствола березы, в березняке с осинкой и боярышником, окрестности кордона Миассово. Единичная находка (AGS 27999).

Bjerkandera adusta (Willd.) P. Karst. – на отмерших ветвях и валеже лиственных пород. II–IV. Обычный (AGS 27917).

**Cantharellus cibarius* Fr. – на почве в сосняке, северный склон гранитного холма, покрытого мхом и разнотравьем, окрестности кордона Миассово. Две находки (AGS 27846).

**Ceriporia bresadolae* (Bourdot & Galzin) Donk – на валежной ветке сосны, в смешанном лесу, 74-й квартал. II. Единичная находка (AGS 27869).

Cerrena unicolor (Bull.) Murrill – на валеже лиственных пород. II–IV. Обычный (AGS 27823).

Chondrostereum purpureum (Pers.) Pouzar – на стволах и ветках живых осин и рябин (AGS 27947).

Clavariadelphus ligula (Schaeff.) Donk – на подстилке в сосняках. Обычный (AGS 27924).

Clavulina cinerea (Bull.) J. Schröt. s.l. – на почве в смешанных лесах, на лугах, вдоль троп. Обычный (AGS 27860).

Clavulina coralloides (L.) J. Schröt. – на почве в смешанных лесах, на лугах. Обычный (AGS 27912).

Clavulina rugosa (Bull.) J. Schröt. – на почве в смешанных лесах, среди травы (AGS 27976).

Colticia perennis (L.) Murrill – на почве в сосняках, вдоль троп. Обычный (AGS 27880).

Coniophora arida (Fr.) P. Karst. – на горелом бревне хвойной породы на кордоне Миассово. I–II (AGS 27839).

Coniophora olivacea (Fr.) P. Karst. – на горелом бревне на кордоне Миассово. I–III (AGS 27936).

Coniophora puteana (Schumach.) P. Karst. – на валеже сосны в лесу и гниющем сарае на кордоне Миассово. I–III. Обычный (AGS 27886).

- Cylindrobasidium evolvens* (Fr.) Jülich – на валеже лиственных пород. III (AGS 27957).
- Cytidia salicina* (Fr.) Burt – на отмершей ветке ивы. II (AGS 27834).
- Daedaleopsis confragosa* (Bolton) J. Schröt. – на отмершей ветке ивы. II–III. Обычный (AGS 27990).
- Daedaleopsis tricolor* (Bull.) Bondartsev & Singer – на отмершем стволе и ветке березы. III. Обычный (AGS 27902).
- Datronia mollis* (Sommerf.) Donk – на валежном стволе и ветке лиственного дерева. III (AGS 27864).
- **Diplomitoporus flavescens* (Bres.) Domański – на стоячем стволе отмершей сосны. II. Единичная находка (AGS 27964).
- Fomes fomentarius* (L.) Fr. – на ветках и стволах березы и осины. II–IV. Обычный (AGS 27998).
- Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst. – на ветках и стволах лиственных и хвойных пород. II–III. Обычный (AGS 27847).
- Fuscoporia ferruginosa* (Schrad.) Murrill – на валежном стволе березы. III. Две находки (AGS 27897).
- Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat. – на валеже березы. II–III (AGS 27935).
- Gelatoporia dichroa* (Fr.) Ginns – на валежных стволах ольхи и березы. II–III (AGS 27830).
- Gloeophyllum sepiarium* (Wulfen) P. Karst. – на гниющих основаниях домов и на заборах на кордоне Миассово. II–III. Обычный (AGS 27894).
- Gloeophyllum trabeum* (Pers.) Murrill – на валеже сосны. II (AGS 27950).
- **Gomphus clavatus* (Pers.) Gray – на почве, среди мхов в старовозрастном сосновом лесу, 74-й квартал. Единичная находка (AGS 27985).
- Hapalopilus nidulans* (Fr.) P. Karst. – на валежных ветках и стволе березы. III–IV. Обычный (AGS 27905).
- #*Hericium coralloides* (Scop.) Pers. – на валежном стволе березы, 75-й квартал и п-ов Сайма. III. Два местонахождения (AGS 27854).
- **Hydnellum aurantiacum* (Batsch) P. Karst. – на почве в сосняке мертвопокровном с липой, п-ов Сайма. Два локалитета (AGS 27926).
- **Hydnellum ferrugineum* (Fr.) P. Karst. – на почве в сосняке мертвопокровном возле тропы, п-ов Сайма. Единичная находка (AGS 27825).
- Hyphoderma setigerum* (Fr.) Donk – на валежной ветке сосны. II (AGS 27942).
- Hyphodontia arguta* (Fr.) J. Erikss. – на валеже сосны. III (AGS 27978).
- Hyphodontia barba-jovis* (Bull.) J. Erikss. – на валежной ветке березы. III (AGS 27913).
- Hyphodontia radula* (Pers.) Langer & Vesterh. – на валеже лиственного дерева. III. Единичная находка (AGS 27876).
- **Hyphodontia rimosissima* (Peck) Gilb. – на валежном стволе сосны, окрестности Клюквенного болота. II. Единичная находка (AGS 27843).
- Inocutis rheades* (Pers.) Fiasson & Niemelä – на валежном стволе осины. III (AGS 27934).
- Inonotus obliquus* (Ach. ex Pers.) Pilát – на отмершей стоячей березе. II–IV. Обычный (AGS 27968).
- Irpex lacteus* (Fr.) Fr. – на валежных стволах и ветках лиственных пород. III–IV. Обычный (AGS 27879).
- Junghuhnia nitida* (Pers.) Ryvarden – на валежных ветвях и стволах ольхи и березы. III (AGS 27821).
- Lenzites betulina* (L.) Fr. – на валеже березы. II–IV. Обычный (AGS 27911).
- Merulius tremellosus* Schrad. – на валежной древесине и подстилке лиственных древесных пород. III–V. Обычный (AGS 27952).
- #*Onnia tomentosa* (Fr.) P. Karst. – у оснований сосен. Пять находок (AGS 27890).
- Oxyporus corticola* (Fr.) Ryvarden – на валежных стволах осин. II–III (AGS 27974).
- **Oxyporus populinus* (Schumach.) Donk – у оснований стволов осины и липы, в березняке с осиною и боярышником. Две находки: окрестности кордона Миассово и п-ов Сайма (AGS 27997).
- Peniophora cinerea* (Pers.) Cooke – на валежной ветке ольхи. III (AGS 27909).
- Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat. – на хвойной подстилке под соснами и лиственницами. Четыре находки (AGS 27872).
- Phellinus igniarius* (L.) Quél. (incl. *P. alni* (Bondartsev) Parmasto, *P. nigricans* (Fr.) P. Karst.) – на отмерших стволах ольхи, ивы, березы. I–II. Обычный (AGS 27910).
- Phellinus laevigatus* (P. Karst.) Bourdot & Galzin – на стволах и ветках берез. II–III. Обычный (AGS 27939).
- Phellinus tremulae* (Bondartsev) Bondartsev & P.N. Borisov – на стволах осин. Обычный (AGS 27983).
- Sanguangporus lonicerinus* (Bondartsev) Sheng H. Wu, L.W. Zhou & Y.C. Dai (*Phellinus lonicerinus* (Bondartsev) Bondartsev & Singer) – на крупных ветках и стволах жимолости. I. Обычен вдоль побережья оз. Б. Миассово (AGS 27918).
- Phlebia gigantea* (Fr.) Donk – на валеже березы. IV. Единичная находка (AGS 27870).

Phlebia rufa (Pers.) M.P. Christ. – на валеже лиственных пород. III (AGS 27946).

Piptoporus betulinus (Bull.) P. Karst. – на стоячем стволе и валеже березы. III–V. Обычный (AGS 27838).

#*Polyporus alveolarius* (Bosc) Fr. – на ветках караганы и липы, п-ов Сима и кордон Миассово (окрестности дома Тимофеева-Ресовского). III (AGS 27822).

Polyporus arcularius (Batsch) Fr. – на валежных ветках липы, боярышника и вяза. III (AGS 27908).

Polyporus brumalis (Pers.) Fr. – на валежных ветках лиственных. III–IV. Обычный (AGS 27945).

Polyporus ciliatus Fr. – на валежных ветках черемухи, ольхи, караганы. III–IV. Обычный (AGS 27844).

Polyporus squamosus (Huds.) Fr. – на отмерших стволах березы и липы. I–II (AGS 27963).

Porodaedalea pini (Brot.) Murrill – на живых соснах. Обычный (AGS 27855).

**Postia subcaesia* (A. David) Jülich – на валежных ветках березы. IV. Единичная находка (AGS 27927).

Pseudochaete tabacina (Sowerby) T. Wagner & M. Fisch. – на валежных ветках и стволах лиственных древесных пород. II–III. Обычный (AGS 27850).

**Pycnoporellus fulgens* (Fr.) Donk – на крупном валежном стволе березы в окрестности кордона Миассово. III. Единичная находка (AGS 27901).

Pseudotomentella tristis (P. Karst.) M. J. Larsen – на валеже черной ольхи. IV (AGS 27929).

**Punctularia strigosozonata* (Schwein.) P.H.B. Talbot – на мертвом стоячем стволе осины, окрестности кордона Миассово. III. Единичная находка (AGS 27981).

Ramaria abietina (Pers.) Quél. – на подстилке в сосняке (AGS 27824).

**Ramaria elegans* nomen prov. – на почве и подстилке в окрестности кордона Миассово и п-ова Сайма, южный склон со степной растительностью, под кустами кизильника, спиреи, боярышника. Два локалитета (AGS 27962).

Ramaria eumorpha (P. Karst.) Corner – на подстилке в сосняках. Обычный (AGS 27923).

#*Ramaria flavescens* (Schaeff.) R.H. Petersen – на почве в сосняке, 75-й квартал. Единичная находка (AGS 27973).

Ramaria gracilis (Pers.) Quél. – на подстилке в сосняке (AGS 27889).

**Rigidoporus crocatus* (Pat.) Ryvarden – на валеже березы, окрестности Клюквенного болота. III. Единичная находка (AGS 27842).

#**Sarcodontia spumea* (Sowerby) Spirin – на

мертвой стоячей осине, п-ов Сайма в березняке с осиной и липой. II. Два местонахождения (AGS 27914).

Schizophyllum commune Fr. – на ветках липы, ольхи и черемухи. II–III (AGS 27875).

Skeletocutis amorpha (Fr.) Kotl. & Pouzar – на валеже сосны. II–III (AGS 27967).

Steccherinum ochraceum (Pers.) Gray s.l. – на валеже березы, ивы и ольхи. II–IV. Обычный (AGS 27907).

Terana coerulea (Lam.) Kuntze – на валежных ветках боярышника в березняке с липой и боярышником. IV. Единичная находка (AGS 27840).

Thelephora anthocephala (Bull.) Fr. – на почве в смешанном лесу (AGS 27951).

Thelephora palmata (Scop.) Fr. – на почве и подстилке в различных типах леса (AGS 27994).

**Thelephora penicillata* (Pers.) Fr. – на почве, южный склон со степной растительностью. Единичная находка (AGS 27859).

Thelephora terrestris Ehrh. – на почве и подстилке в различных типах леса (AGS 27837).

**Tomentella badia* (Link) Stalpers – на валеже сосны, окрестности Клюквенного болота. III–IV. Два локалитета (AGS 27933).

**Tomentella ferruginea* (Pers.) Pat. – на валеже березы и осины, 74-й квартал. IV. Два локалитета (AGS 27996).

**Tomentella punicea* (Alb. & Schwein.) J. Schröt. – на валеже осины, 74-й квартал. IV–V. Единичная находка (AGS 27885).

Trametes gibbosa (Pers.) Fr. – на валеже березы и липы. III (AGS 27849).

Trametes hirsuta (Wulfen) Lloyd – на валежных стволах и ветках березы, ольхи, осины. III–V. Обычный (AGS 27937).

Trametes pubescens (Schumach.) Pilát – на валежных стволах и ветках лиственных пород. Обычный (AGS 27969).

Trametes trogii Berk. – на валеже осины. III (AGS 27883).

Trametes versicolor (L.) Lloyd – на валежных стволах и ветках лиственных пород. II–V. Обычный (AGS 27960).

Trichaptum fuscoviolaceum (Ehrenb.) Ryvarden – на валеже сосны. II–V. Обычный (AGS 27904).

Trichaptum bifforme (Fr.) Ryvarden – на валеже березы. II–V. Обычный (AGS 27833).

Typhula crassipes Fuckel – на гниющих листьях и травах. Обычный (AGS 27922).

Typhula culmigena (Mont. & Fr.) Berthier – на гниющих листьях и травах (AGS 27841).

Typhula micans (Pers.) Berthier – на отмерших

частях хвощей и трав, на веточках и листьях. Обычный (AGS 27966).

Typhula phacorrhiza (Reichard) Fr. – на гниющей подстилке (AGS 27881).

Typhula setipes (Grev.) Berthier – на гниющих листьях ивы, осины, березы. Обычный (AGS 27930).

**Typhula spathulata* (Corner) Berthier – на гниющих веточках ивы и осины в окрестности Клюквенного болота. Два локалитета (AGS 27827).

Typhula sphaeroidea Remsberg – на валежных веточках липы (AGS 27989).

Typhula subvariabilis Berthier – на гниющих листьях рябины и ольхи (AGS 27888).

Typhula uncialis (Grev.) Berthier – на отмерших стеблях иван-чая. Обычен (AGS 27903).

Typhula variabilis Riess – на отмерших стеблях дудника. Единичная находка (AGS 27961).

Xanthoporia radiata (Sowerby) Tura, Zmitr., Wasser, Raats & Nevo – на валежных стволах ольхи и березы. III–IV. Обычен (AGS 27836).

Результат и обсуждение

Во время экспедиционных работ в 2015 г. в ИГЗ собраны 106 видов афиллофоровых грибов. Двадцать два из них впервые выявлены в заповеднике, а десять – новые для Челябинской обл. (Ширияев и др., 2012). Таким образом, в настоящий момент для

ИГЗ известны 317 видов афиллофоровых грибов (рис. 2). Подобный уровень видового богатства характерен для хорошо изученных ООПТ России. В заповедниках Кивач, Денежкин Камень, Висимский, Центрально-лесной, Нижнесвирский, Пинежский, Печоро-Илычский, Мордовский известны от 300 до 400 видов, а в заповедниках Центральносибирский и Жигули – от 270 до 300.

Подобный результат в очередной раз подтверждает природоохранную и научную важность ИГЗ в качестве модельной территории по изучению функционирования биосистем, сохранению редких и исчезающих видов Урала.

Некоторые виды, собранные в заповеднике, формируют плодовые тела на несвойственных для европейской части ареала субстратах. Например, *Aurantioporus fissilis* в условиях приморского климата Европы традиционно образует базидиомы на древесине широколиственных пород преимущественно южного распространения: *Aesculus*, *Corylus*, *Fagus*, *Juglans*, *Platanus*, *Quercus* и т.п. (Ryvarden, Melo, 2014). Однако в ИГЗ плодовые тела этого вида собраны у основания ствола березы, в березняке среди степного разнотравья с примесью боярышника, липы и кизильника. Другой вид, *Sarcodontia spumea*, в Европе формирует плодовые тела на широколиственных древесных породах (*Acer*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Platanus*, *Rhamnus*,

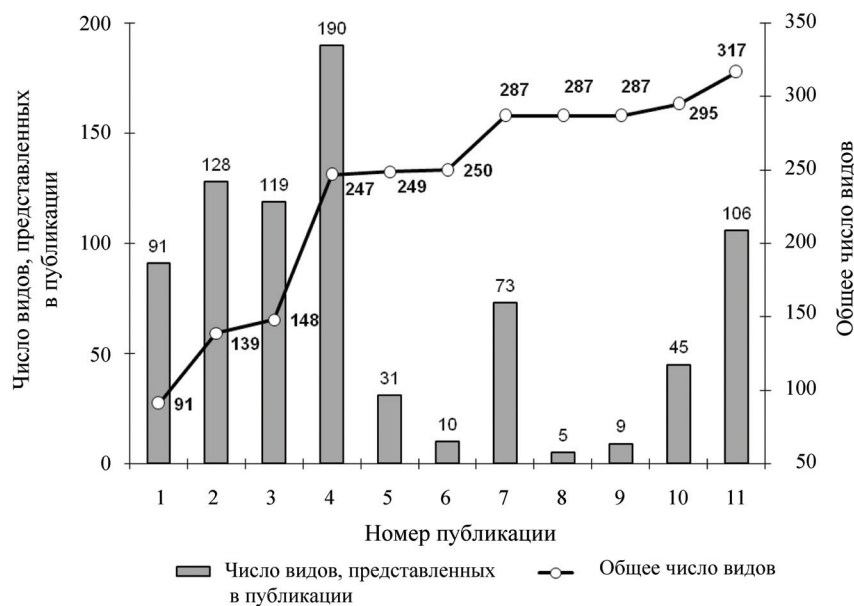


Рис. 2. Число видов афиллофоровых грибов, представленное в разных публикациях, и кривая накопления общего видового богатства в Ильменском заповеднике. Номер публикации: 1 – Картавенко, 1961; 2 – Степанова-Картавенко, 1967; 3 – Степанова, 1971; 4 – Степанова, 1977 и Степанова, Мухин, 1979; 5 – Ширияев, 1998; 6 – Ушакова, Ширияев, 1999; 7 – Ширияев, 2004 и 2006; 8 – Kotiranta et al., 2005; 9 – Красная книга, 2005; 10 – Ушакова, 2007; 11 – Ширияев (данная работа)

Quercus и т.п.) (Ryvarden, Melo, 2014), а в заповеднике был собран на осине, растущей на остепенном склоне вместе с кизильником, спиреей и липой. Вид *Artomyces ruxidatus* в Европе обычно развивается на валеже лиственных (*Populus tremula*, *Quercus*, *Fagus*), а в континентальных районах нередко встречается на валеже сосны (Ширяев, 2014), что также отмечено и для ИГЗ. Более того, здесь этот вид может проявлять себя как факультативный паразит на соснах. Отмечены и широтные изменения в субстратных предпочтениях. В таежных лесах Урала *Rycnosporellus fulgens* преимущественно развивается в темнохвойных лесах, формируя базидиомы на *Abies*, *Picea* и *Pinus sibirica*, а в заповеднике (на границе леса и степи) этот вид собран на валеже березы. Подобные изменения в трофических предпочтениях афиллофоровых грибов также отмечались и в других регионах страны (Бондарцева, 1998).

Анализ изменений видового состава афиллофоровых грибов в ИГЗ, происходящих в течение прошедших 50–60 лет, позволяет оценить динамику встречаемости видов с разной географической приуроченностью. Некоторые виды, собранные в 50–70-е годы прошлого века, в последующие годы не встречались в заповеднике. Это виды преимущественно таежного распространения (*Haploporus odoratus* (Sommerf.) Bondartsev & Singer, *Fomitopsis rosea* (Alb. & Schwein.) P. Karst., *F. cajanderi* (P. Karst.) Kotl. & Pouzar, *Leptoporus mollis* (Pers.) Quéf., *Trichaptum abietinum* (Dicks.) Ryvarden и др.). Сейчас их ближайшие находки известны севернее заповедника (в таежной зоне) или в высокогорных таежных районах Южного Урала. Но даже 40–50 лет назад они, как и некоторые другие виды, были крайне редки в ИГЗ (Картавенко, 1961; Степанова, 1971). Здесь стоит упомянуть *Fomitopsis epileucina* (Pilát) Ryvarden & Gilb., последние находки которого на изучаемой территории датируются 70-ми годами прошлого века. Возможно, отсутствие положительного результата по встречаемости вышеперечисленных шести видов позволит в ближайшее время исключить их из списка грибов заповедника или перевести в категорию «исчезнувшие виды», как это принято при составлении Красных книг.

Вероятно, исчезновение перечисленных видов грибов в ИГЗ вызвано общим потеплением климата в регионе и ростом количества осадков, особенно в зимний период (Агафонов, Кукарских, 2008), а также антропогенной деятельностью. Климатические изменения способствуют продвижению леса в степь, росту площадей леса

и сомкнутости крон в районах, оставшихся до недавнего времени практически безлесными. Этот процесс сопровождается увеличением роли растительного европейского мезофильно-неморального и лесостепного комплекса (Горчаковский и др., 2005). Можно предположить, что с этими биоклиматическими преобразованиями связаны находки в заповеднике некоторых южных видов (*Aurantioporus fissilis*, *Phellinus lonicerinus*, *Phellinus torulosus*, *Ramaria elegans*, *Sarcodontia spumea*, *Thelephora penicillata*). Интересный пример подобных изменений – первая находка в 2015 г. лисички обыкновенной (*Cantharellus cibarius*). Образцов этого вида нет в коллекции ИЭРиЖ УрО РАН, в литературе информация также отсутствует. Сотрудники заповедника подтвердили, что ранее не встречали лисичку обыкновенную. Впервые на территории заповедника выявлен и такой вид, как *Gomphus clavatus*. Разносторонний анализ реакции некоторых видов грибов на происходящие климатические изменения и возрастающие антропогенные нагрузки в регионе в будущем позволит аргументировано рекомендовать их в качестве соответствующих индикаторов.

В Красную книгу Челябинской области (2005) включены 28 видов афиллофоровых грибов, восемь из которых (*Clavariadelphus pistillaris* (L.) Donk, *Hapalopilus croceus* (Pers.) Donk, *Hericium coralloides*, *Fomitopsis officinalis* (Vill.) Bondartsev & Singer, *Onnia tomentosa*, *Phellinus ferruginosus*, *Polyporus alveolaris*, *Sparassis crispa* (Wulfen) Fr.) были отмечены в ИГЗ. В данной статье приведены еще три вида из списка Красной книги Челябинской области (2005), ранее отсутствующие в списках заповедника (т.е. это новые локалитеты для видов в области): *Aurantioporus fissilis*, *Sarcodontia spumea*, *Ramaria flavescens*. Следует отметить, что последний из них был выявлен в заповеднике некоторое время назад (Головина, 2013). Таким образом, в ИГЗ выявлены 11 видов афиллофоровых грибов из Красной книги Челябинской области (2005).

Ведение Красной книги любого региона подразумевает мониторинг видов, включенных в нее. Анализ встречаемости видов из Красной книги Челябинской области на территории заповедника позволяет подразделить их на две категории.

I. Виды, найденные в заповеднике и включенные в Красную книгу (2005)

Onnia tomentosa – собран в 2015 г. в окрестностях кордона Миассово и Клюквенного бо-

лота. Выявлены пять местонахождений: в тех же местах, где вид был собран в 90-е годы (Ширяев, 1998; Ушакова, 2007), и в других. Вид широко распространен в лесной зоне области.

Fuscoporia ferruginosa – собран в 2015 г. Два местонахождения в окрестностях кордона Миассово. Схожий результат был получен в 1990-е годы (Ширяев, 1998; Ушакова, 2007). Вид широко распространен в области, но характеризуется единичными находками.

Polyporus alveolarius – собран в 2015. Это обычный вид в посадках *Caragana arborescens* в окрестностях кордона Миассово, а также на валежных ветках липы на п-ове Сайма. Аналогичный результат был получен в 1990-е годы (Ушакова, Ширяев, 1998; Ушакова, 2007). Вид широко распространен в области.

Hericium coralloides – не выявлен в 2015 г., однако, по словам сотрудников заповедника, регулярно встречается на валежных стволах березы, осины и липы.

II. Виды, включенные в Красную книгу (2005), но не выявленные ранее в ИГЗ

В результате данного исследования определены новые локалитеты видов, которые должны быть включены в новое издание Красной книги региона.

Aurantioporus fisillis (syn. *Tyromyces fissilis* (Berk. & M.A. Curtis) Donk) – в Красной книге (2005) указываются два локалитета в области: склон горы Веселая (Ашинский р-н) и побережье оз. Б. Кисегач (Чебаркульский р-н). В заповеднике этот вид найден в 2015 г. у основания березы, в окрестностях кордона Миассово.

Sarcodontia spumea – в Красной книге (2005) указан только один локалитет: склон горы Веселая (Ашинский р-н), на дубе. В заповеднике этот вид найден в 2015 г., на стоячей отмершей осине, п-ов Сайма.

Ramaria flavescens – в Красной книге (2005) указан лишь один локалитет: окрестности дер. Виляй (Ашинский р-н). Позже этот вид был выявлен и в других районах области (Головина, 2013). При проведении полевых работ в 2015 г. в заповеднике *R. flavescens* собран в смешанном лесу (*Pinus*, *Tilia*, *Betula*, *Crataegus*, *Sorbus*) на п-ове Сайма.

Анализ распределения редких видов в ИГЗ и факторов, детерминирующих их распределение, позволяет рекомендовать два вида (*Gomphus clavatus*, *Polyporus rhizophilus* Pat.) к включению в новое издание Красной книги Челябинской области. Оба вида относятся к редким и исчезающим на территории области, в России и Европе (Dahlberg, Croneborg, 2003; The Global Fungal..., 2016). В Челябинской обл. они выявлены в пределах ООПТ или в старовозрастных лесных массивах с минимальным уровнем антропогенного воздействия (Ширяев и др., 2016).

Выводы

В 2015 г. в ИГЗ собраны 106 видов афиллофоровых грибов, 22 из которых впервые выявлены в заповеднике, а 10 оказались новыми для Челябинской обл. В настоящее время в заповеднике известны 317 видов афиллофоровых грибов, что ставит его в один ряд с ООПТ страны, имеющими наиболее крупные списки грибов. Анализ многолетней динамики встречаемости грибов позволяют констатировать, что шесть видов не встречаются в заповеднике уже 40–50 лет и, вероятно, их можно будет перевести в ближайшее время в статус «исчезнувшие». Это виды, характерные преимущественно для старовозрастных темнотаежных лесов, деградировавших на территории заповедника за последние полвека вследствие потепления климата и/или деятельности человека.

В результате происходящих в природе заповедника изменений на его территории впервые выявлены таксоны, адаптированные к существованию в европейских мезофильных широколиственных лесах и лесостепи. Одиннадцать видов афиллофоровых грибов, выявленных в ИГЗ, включены в Красную книгу Челябинской области, что подтверждает высокий природоохранный статус заповедника в поддержании биоразнообразия региона. Два вида (*Gomphus clavatus*, *Polyporus rhizophilus*), существующие в заповеднике, рекомендованы к включению в новое издание Красной книги Челябинской области.

Автор благодарит канд. биол. наук С.А. Лесину и канд. биол. наук О.С. Ширяеву за совместную работу и помощь в сборе материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-35-60093 мол_а_дк), а также программой поддержки биоресурсных коллекций ФАНО.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Агафонов Л.И., Кукарских В.В. Изменение климата прошлого столетия и радиальный прирост сосны в степях Южного Урала // Экология. 2008. Т. 39. № 3. С. 160–167 [Agafonov L.I., Kukarskih V.V. Izmenenie klimata proshlogo stoletiya i radial'nyj prirost sosny v stepyah Yuzhnogo Urala // Ekologiya. 2008. T. 39. № 3. S. 160–167].
- Бондарцева М.А. Определитель грибов России. Пор. Афиллофоровые. Вып. 2. СПб., 1998. 391 с. [Bondartseva M.A. Opredelitel' gribov Rossii. Por. Afilloforovye. Vyp. 2. SPb., 1998. 391 s.].
- Головина Т.А. Новые данные о распространение видов грибов, внесенных в Красную книгу Челябинской области // Тр. XIII конгресса РБО. Т. 1. Тольятти, 2013. С. 148–150 [Golovina T.A. Novye dannye o rasprostranenie vidov gribov, vnesennyh v Krasnuyu knigu Chelyabinskoy oblasti // Tr. XIII kongressa RBO. T. 1. Tol'yatti, 2013. S. 148–150].
- Горчаковский П.Л., Золотарева Н.В., Коротева Е.В., Подгаевская Е.Н. Фиторазнообразие Ильменского заповедника в системе охраны и мониторинга. Екатеринбург, 2005. 192 с. [Gorchakovskij P.L., Zolotareva N.V., Koroteeva E.V., Podgaevskaya E.N. Fitoraznoobrazie Il'menskogo zapovednika v sisteme ohrany i monitoringa. Ekaterinburg, 2005. 192 s.].
- Картавенко Н.Т. Грибная флора лесов Ильменского заповедника // Тр. Ильменского государственного заповедника им. В.И. Ленина. Вып. 8. Свердловск, 1961. С. 85–101. [Kartavenko N.T. Gribnaya flora lesov Il'menskogo zapovednika // Tr. Il'menskogo gosudarstvennogo zapovednika im. V.I. Lenina. Vyp. 8. Sverdlovsk, 1961. S. 85–101].
- Красная книга Челябинской области: животные, растения, грибы / Корытин Н.С. (ред.) Екатеринбург, 2005. 450 с. [Krasnaya kniga Chelyabinskoy oblasti: zhivotnye, rasteniya, griby / Korytin N.S. (red.) Ekaterinburg, 2005. 450 s.].
- Степанова Н.Т. Экология и распространение афиллофоровых грибов Урала: дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1971. 731 с. [Stepanova N.T. Ekologiya i rasprostranenie afilloforovyh gribov Urala: dis. ... d-ra biol. nauk. Sverdlovsk, 1971. 731 s.].
- Степанова Н.Т. Грибы пор. Aphyllphorales в лесах Ильменского государственного заповедника им. В.И. Ленина // Микологические исследования на Урале. Свердловск, 1977. С. 3–22. (Тр. ИЭРиЖ УНЦ РАН, Вып. 107). [Stepanova N.T. Griby por. Aphyllphorales v lesah Il'menskogo gosudarstvennogo zapovednika im. V.I. Lenina // Mikologicheskie issledovaniya na Urale. Sverdlovsk, 1977. S. 3–22. (Tr. IERiZH UNC RAN, Vyp. 107)].
- Степанова-Картавенко Н.Т. Афиллофоровые грибы Урала. Свердловск, 1967. 296 с. (Тр. ИЭРиЖ УНЦ РАН. Вып. 50). [Stepanova-Kartavenko N.T. Afilloforovye griby Urala. Sverdlovsk, 1967. 296 s. (Tr. IERiZH UNC RAN. Vyp. 50)].
- Степанова Н.Т., Мухин В.А. Основы экологии дереворазрушающих грибов. М.: Наука, 1979. 100 с. [Stepanova N.T., Mulin V.A. Osnovy ekologii derevorazrushayushchih gribov. M.: Nauka, 1979. 100 s.].
- Ушакова Н.В. Конспект биоты трутовых грибов Уральской горной страны. Рукопись. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2007. 54 с. [Ushakova N.V. Konspekt bioty trutovyh gribov Ural'skoj gornoj strany. Ru-kopis'. Ekaterinburg: IERiZH UrO RAN, 2007. 54 s.].
- Ушакова Н.В., Ширяев А.Г. Род Polyporus (Polyporaceae, Basidiomycetes) в Ильменском заповеднике // Тр. междунар. конф. «Развитие идей акад. С.С. Шварца в современной экологии». Екатеринбург, 1999. С. 199–200 [Ushakova N.V., Shiryayev A.G. Rod Polyporus (Polyporaceae, Basidiomycetes) v Il'menskom zapovednike // Tr. mezhdunar. konf. «Razvitie idej akad. S.S. Shvarca v sovremennoj ehkologii». Ekaterinburg, 1999. S. 199–200].
- Физико-географическое районирование СССР. М.: Глав. упр. геодезией и картогр. при Сов. Мин-ов СССР, 1967. [Fiziko-geograficheskoe rajonirovanie SSSR. M.: Glav. upr. geodezijej i kartogr. pri Sov. Min-ov SSSR, 1967].
- Ширяев А.Г. Ксилотрофные базидиомицеты гарей Ильменского заповедника // Тр. междунар. симпозиума «Безопасность биосферы». Екатеринбург, 1998. С. 106. [Shiryayev A.G. Ksilotrofnye bazidiomicety garej Il'menskogo zapovednika // Tr. mezhdunar. simpoziuma «Bezopasnost' biosfery». Ekaterinburg, 1998. S. 106].
- Ширяев А.Г. Клавариоидные грибы Урала: дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2006. 196 с. [Shiryayev A.G. Klavarioidnye griby Urala: dis. ... kand. biol. nauk. SPb., 2006. 196 s.].
- Ширяев А.Г., Мухин В.А., Котиранта Х., Ставищенко И.В., Арефьев С.П., Сафонов М.А., Косолапов Д.А. Биоразнообразие афиллофоровых грибов Урала // Мат. всерос. конф. «Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий». Екатеринбург, 2012. С. 311–313. [Shiryayev A.G., Mulin V.A., Kotiranta H., Stavishenko I.V., Aref'ev S.P., Safonov M.A., Kosolapov D.A. Bioraznoobrazie afilloforovyh gribov Urala // Mat. vseros. konf. «Biologicheskoe raznoobrazie rastitel'nogo mira Urala i sopredel'nyh territorij». Ekaterinburg, 2012. S. 311–313].
- Ширяев А.Г., Мухин В.А., Котиранта Х., Ширяева О.С., Головина Т.А., Меркер В.В. Виды грибов, рекомендуемые к включению в новое издание Красной книги Челябинской области // Тр. всерос. конф.: Актуальные вопросы современного естествознания и охраны природы Южного Урала. Челябинск, 2016. С. 159–165 [Shiryayev A.G., Mulin V.A., Kotiranta H., Shiryayeva O.S., Golovina T.A., Merker V.V. Vidy gribov, rekomenduemye k vklyucheniyu v novoe izdanie Krasnoj knigi Chelyabinskoy oblasti // Tr. vseros. konf.: Aktual'nye voprosy sovremennogo estestvoznaniya i ohrany prirody Yuzhnogo Urala. Chelyabinsk, 2016. S. 159–165].
- Boddy L., Büntengen U., Egli S. et al. Climate variation effect on fungal fruiting // Fungal Ecol. 2014. Vol. 10. P. 20–33.
- Breshears D.D., Cobb N.S., Rich P.M., et al. Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2005. Vol. 102. N 42. P. 15144–15148.

- Dahlberg A., Croneborg H.* (eds.) 33 threatened fungi in Europe. Complementary and revised information on candidates for listing in Appendix I of the Bern Convention, 2003. 14 p.
- IndexFungorum*. <http://www.indexfungorum.org/names/Names.asp>. 2016. (accessed 29.04.2016).
- Kotiranta H., Mukhin V.A., Ushakova N.V., Dai Yu-Ch.* Polypores (Aphyllphorales, Basidiomycetes) studies in Russia. 1. South Ural // *Ann. Bot. Fenn.* 2005. Vol. 42. P. 427–451.
- Renvall P.* Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland // *Karstenia*. 1995. Vol. 35. P. 1–51.
- Ryvarden L., Melo I.* Poroid fungi of Europe // *Syn. Fungorum*. 2014. Vol. 31. P. 1–455.
- Shiryayev A.G.* Clavarioid fungi of Urals. I. Boreal forest zone // *Микология и фитопатология*. 2004. Т. 38. Вып. 4. С. 59–72.
- The Global Fungal Red List Initiative*. http://iucn.ekoo.se/iucn/species_list/ (accessed 28.07.2016).

Поступила в редакцию / Received 22.11.2016

Принята к публикации / Accepted 23.04.2017

NEW DATA ON APHYLLOPHOROID FUNGI OF THE ILMENSK STATE NATURE RESERVE (CHELYABINSK PROVINCE, RUSSIA)

*A.G. Shiryayev*¹

History of aphyllphoroid fungi investigation in the Ilmensk state nature reserve has about 60 years. The bulk of data has been accumulated for a long time, and has not been conducted in the last decade intensive work. Additional field works allowed to collect 106 species, among them twenty-two (*Aurantioporus fissilis*, *Cantharellus cibarius*, *Ceriporia bresadolae*, *Рычнопореллус фульгенс*, *Sarcodontia spumea*) reported as new for the reserve. In total, nowadays 317 species mentioned for this Nature protected territory. There are some vulnerable and indicator species for the old-growth forests and forest-steppe (*Fomitopsis officinalis*, *Gomphus clavatus*, *Hericium coralloides*, *Polyporus rhizophilus*, *Postia placenta*, *Ramariopsis crocea*, *Royoporus pseudobetulinus*). There are eleven species listed in the Red data book of Chelyabinsk province found in Ilmensk nature reserve, which once again underlines the importance of this reserve in the Russian environmental system. Annotated list of records with data on substrate, as well as brief history of investigations is provided.

Key words: aphyllphoroid fungi, clavarioid, distribution, diversity, forest-steppe ecotone, Red data book, reserve, Ural.

Acknowledgements. This study was funded by RFBR (project № 16-35-60093 mol_a_dk), and the Federal Agency for Scientific Organizations program for support the bioresource collections.

¹ Shiryayev Anton Grigorievich, Institute of Plant and Animal Ecology UrB RAS, Ekaterinburg (anton.g.shiryayev@gmail.com).

УДК 582.542.1(47)

**ПОЛЕВИЧКА ФРАНКА – *ERAGROSTIS FRANKII* С.А. МЕУ.
EX STEUD., НОВЫЙ АДВЕНТИВНЫЙ ВИД ВО ФЛОРЕ
НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ**

Ю.Е. Алексеев, Е.В. Мавродиев

Новый адвентивный североамериканский вид полевицы – *Eragrostis frankii* С.А. Меу. ex Steud. обнаружен нами во флоре Нижнего Поволжья. Приведено описание вида и составлен ключ для определения видов рода Полевичка, зарегистрированных в европейской части России.

Ключевые слова: флора России, род *Eragrostis*.

Род Полевичка – *Eragrostis* Wolf. насчитывает около 350 видов, основная часть которых распространена в тропических и субтропических районах Земли (Harvey, 1948). В умеренном поясе обитает небольшое число видов, принадлежащих этому сложному роду. Они представлены как местными, так и адвентивными таксонами. Растения второй группы могут иметь разное географическое происхождение и поэтому их трудно идентифицировать. Наглядным примером может служить история изучения видов полевиц в Европе. В первом издании фундаментального труда «Флора Европы» описаны 9 видов полевиц (Tutin, 1980). В опубликованной 20 лет спустя монографии описаны уже 90 видов этих растений для стран западной Европы. Некоторые виды представлены двумя или тремя подвидами. Не касаясь причин этой своеобразной ситуации, укажем только на число видов полевиц, которые обнаружены в некоторых странах Европы. По последним данным, которые, безусловно, будут дополняться, этот показатель следующий. В Великобритании выявлены более 40 видов полевиц (Stace, 2010), в Бельгии – более 30 (Verloove, 2016), в Италии – 10 (Martini, Scholz, 1998), в Польше – 7 (Nobisa et al., 2009). В европейской части России обитают 9–10 видов (Шольц и др., 2002; Шольц, 2010; Баранова и др., 1992; Алексеев, 2006, 2014; Seregin, 2012). На Кавказе зарегистрированы 8 видов полевиц, в том числе и Полевичка Франка (Цвелев, 2006).

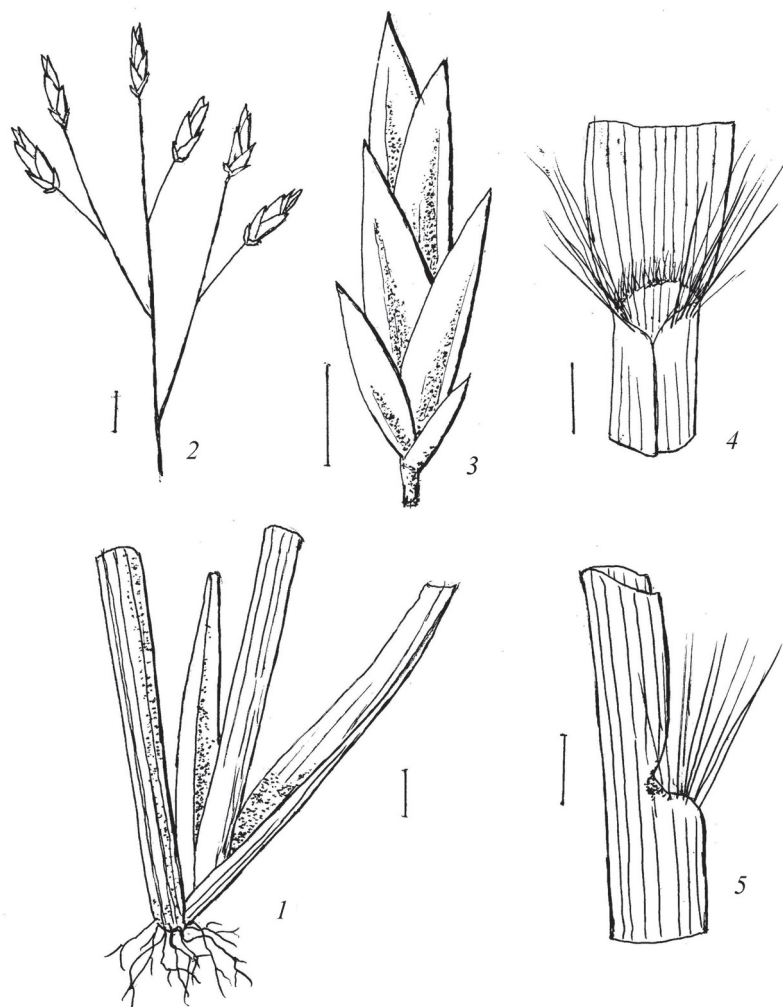
Среди адвентивных видов полевиц в Европе есть североамериканские виды, к которым относится *E. frankii*. Этот вид обнаружен и нами в гербарных сборах Е.В. Мавродиева, сделанных

в Нижнем Поволжье. Этикетка на нескольких не определенных первоначально образцах следующая – Россия, Волгоградская обл., Среднеахтубинский р-н., песчаный берег р. Волга в окрестностях пристани Тумак, 18 июля 2000 г. Е.В. Мавродиев (MW). Определение вида удалось осуществить лишь недавно после тщательного изучения литературы (эти источники процитированы выше), в том числе монографии французского исследователя Р. Портала (Portal, 2002) и работы по обработке полевиц во Флоре Северной Америки (Peterson, 2003, 2005).

Приводим описание Полевички Франка (рисунки). *Eragrostis frankii* С. А. Меу. ex Steud., 1854, Syn. Plant. Glumar., 1:273; – Peterson, 2009, Fl. North Amer., 25: 79, ill. P. 80.

Однолетнее растение с одним или несколькими внутривлагалищными прямостоячими побегами высотой 10–50 см, голыми или нередко с железками на стеблях ниже узлов. Влагалища листьев голые. Влагалищно-пластиночное сочленение длиной до 4 мм, часто с кратеровидными железками. Язычок ресничатый высотой 0,2–0,5 мм. Пластинка срединных листьев длиной 4–20 см, сверху голая, снизу слегка шероховатая. Метелка длиной 4–20 см, короче стебля более чем в 2 раза, эллиптическая, шириной 2–10 см, с тонкими боковыми веточками, отходящими от главного побега под углом 50–70 градусов. Ножки колосков длиной 2–5 (7) мм, длина колосков 2–4 мм, ширина 1–2 (2,5) мм, овально-ланцетные, с 3–6 цветками, темносерые, иногда с красноватым оттенком, распадающиеся акропетально и с сохраняющимися верхними цветковыми чешуями. Нижняя колосковая че-

¹ Алексеев Юрий Евгеньевич – доцент кафедры геоботаники биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (alinaaksenova@ya.ru); ² Mavrodiev Evgeny V. – Senior Biological Scientist. University of Florida, Florida Museum of Natural History, PO BOX 117800, Gainesville, FL, 32611-7800 (evmagrodiev@yandex.ru).



Морфологические признаки *Eragrostis frankii*: 1 – основание основного и бокового внутривлагалищного побегов, у последнего внизу расположен линейный предлист; 2 – фрагмент метелки; 3 – колосок; 4 – влагалищно-пластиночное сочленение, вид с адаксиальной стороны; 5 – влагалищно-пластиночное сочленение, вид сбоку

шья имеет длину около 0,5 мм, верхняя колосковая чешуя втрое длиннее нижней колосковой чешуи. Нижняя цветковая чешуя овальная, с неразличимыми боковыми жилками. Верхняя цветковая чешуя овальная, тупая, с шероховатыми киями. Тычинок 2 или 3, пыльники длиной 0,2–0,3 мм. Зерновка длиной 0,4–0,7 мм с желобом.

Полевичка Франка близкородственна другому североамериканскому виду – Полевичке волосовидной (*E. capillaris* L.), занесенной в Европу, которая также может проникнуть в Россию. Немаловажно то, что названные виды являются симпатричными и распространены в одних и тех же местообитаниях на востоке Северной Америки. Поэтому уместно сравнить диагностические признаки этих двух злаков.

Соцветие короче половины высоты побега. Нижняя колосковая чешуя в 3 раза короче верхней колосковой чешуи. Края (вертикальные) влагалищ срединных листьев голые. Кратеровидные железки могут быть по краям влагалищно-пластиночного сочленения. Под нижними узлами побегов могут быть шипики. Железки и шипики могут отсутствовать. *E. frankii*

Соцветие превышает половину высоты побега. Нижняя колосковая чешуя в 2 раза короче верхней колосковой чешуи. Края (вертикальные) влагалищ срединных листьев опушены волосками. Железки отсутствуют всегда на всех органах растения. *E. capillaris*

Обращают на себя внимание признаки Полевички Франка, которые приведены нами по обработке данного рода во Флоре Северной Аме-

рики (Peterson, 2003). Видно, что автор не придает важного систематического значения такому признаку, как наличие или отсутствие железок на отдельных органах этих видов. В ключе для определения полевицек Италии авторы статьи вообще не используют данного признака для разграничения Полевички Франка и Полевички волосовидной (Martin., Scholz, 1998). Таким образом, остаются вопросы, которые касаются вариантов и пределов изменчивости характерных эпидермальных структур как у рассматриваемых видов полевицек, так, возможно, и в других видовых циклах этого сложного рода.

В заключение мы приводим составленный нами ключ для определения видов рода *Eragrostis*, известных на территории европейской части России.

Ключ к определению видов рода *Eragrostis*, зарегистрированных в европейской части России

1. Многолетник с горизонтальным подземным корневищем, образованным несколькими укороченными годичными приростами. Основание побега одето чешуевидными листьями. Корни около 2 мм в диаметре. Ось колоска при плодах распадается на отдельные членики. Пыльники длиной 0,8–1,7 мм. *E. collina* Trin. (*E. arundinacea* (L.) Roshev).

– Однолетники с внутривлагалищным возобновлением побегов. Побеги в основании, кроме предлиста, не имеют чешуевидных листьев. Корни менее 1 мм в диаметре. Пыльники длиной 0,2–0,7 мм. 2

2. Колоски длиной 1,5–2,5 мм. Нижняя колосковая чешуя длиной около 1 мм. Пыльники длиной около 1 мм. Язычок очень короткий пленчатый, с ресничатым краем, иногда отсутствует *E. diarrhena* (Schult. et Schult. f.) Steud.

– Колоски длиной более 2,5 мм. Нижняя цветковая чешуя длиной 1,4–2,3 мм. Язычок ресничатый от самого основания 3

3. Ножки колосков с кольцевидными железками, охватывающими их как обруч. Предлистья боковых побегов наверху с двумя остроконечиями длиной около 1,5 мм. Боковые жилки нижних цветковых чешуй расположены близ края последних 4

– Ножки колосков без железок, иногда с небольшими нежелезистыми бугорками. Предлистья боковых побегов без остроконечий или с двумя очень короткими выступами длиной менее 0,5 мм. Боковые жилки на нижних цветковых чешуях расположены приблизительно на равном расстоянии от средней жилки и от края чешуи 7

4. Колоски продолговато-яйцевидные шириной 2,5–4,0 мм, 15–20 цветков. Верхняя колосковая чешуя с 3 жилками. Нижняя цветковая чешуя длиной 2,0–2,5 мм, иногда покрыта редкими короткими волосками. Пыльники длиной 0,3–0,4 мм. *E. cilianensis* (All.) Vign.-Lut.

– Колоски шириной 1,4–2,5 мм. Верхняя колосковая чешуя обычно с одной жилкой. Нижняя цветковая чешуя длиной 1,4–2,0 мм, голая. Реже с мельчайшими шипиками или кратеровидными железками по краю кия. Пыльники длиной 0,2–0,3 мм 5

5. Нижняя цветковая чешуя яйцевидная, на верхушке острая. Ножки боковых колосков длиной 2,5–10 мм. Влагалища листьев обычно голые *E. suaveolens* A.Beck. ex Claus

– Нижняя цветковая чешуя яйцевидная, на верхушке тупая. Ножки боковых колосков длиной 0,6–4,0 мм. Влагалища листьев обычно с редкими длинными волосками, иногда без волосков 6

6. Края листовых пластинок с кратеровидными железками. Нижняя цветковая чешуя длиной обычно менее 1,8 мм. *E. minor* Host

– Края листовых пластинок без кратеровидных железок. Иногда железки имеются на стебле в основании соцветия (*var. ambigua*). Нижняя цветковая чешуя длиной обычно более 2 мм. *E. barrelierii* Daveau

7. Метелка узкая, цилиндрическая, длиной 20–35 см, с прижатыми к главной оси веточками. При плодах обе цветковые чешуи остаются на оси колоска. Нижняя цветковая чешуя длиной 1,5–2,4 мм. Зерновка длиной 1,0–1,5 мм, слегка изогнутая, «банановидная». Крупное растение высотой 50–120 см. *E. tef* (Zuccarigni) Trotter

– Метелка обычно не цилиндрическая, длиной 10–25 см. При плодах нижняя цветковая чешуя опадает, а верхняя остается на оси колоска. Зерновка 0,6–0,9 мм длиной, не изогнутая, овальная или яйцевидная. 8

8. Колоски с (5) 15–20 цветками, сильносплюснутые, желтовато-зеленые. Ось колоска с короткими щетинками под каждым цветком. Нижняя колосковая чешуя длиной около 1,5 мм. Нижняя цветковая чешуя удлинненно-продолговатая, длиной около 1,8 мм. *E. rivalis* H. Scholz (*E. aegyptica* auct. Fl. Ross., non (Willd.) Delile

– Колоски с 3–10 цветками, не сплюснутые, без волосков на оси 9

9. Нижняя (абаксиальная) сторона листовых пластинок на средней жилке, а также на продолжении этой жилки на влагалище листа имеет кратеровидные низкие, как бы прижатые, желёзки. *E. voronensis* H. Scholz¹

– Нижняя (абаксиальная) сторона листовых пластинок на средней жилке, как и влагалища срединных листьев, не имеют кратеровидных железок. 10

10. Верхний край влагалищно-пластиночного сочленения без волосков. Волоски ресничатого язычка длиной менее 0,3 мм. Боковые веточки соцветия в основании (пазуха) без пучка волосков. Нижняя колосковая чешуя составляет половину или менее половины длины верхней колосковой чешуи *E. multicaulis* Steud.

– Верхний край влагалищно-пластиночного сочленения с волосками, иногда очень короткими и малочисленными. Волоски ресничатого язычка длиной более 0,5 мм. Боковые веточки соцветия с волосками, нередко малочисленными. 11

11. Колоски имеют 3–6 цветков. Листовые пластинки шириной менее 3,0 мм. Влагалищно-пластиночное сочленение с пучком волосков

по бокам. Боковые веточки метелки в пазухах с длинными малочисленными волосками. Нижняя цветковая чешуя длиной 1,2–1,6 (в среднем 1,4) мм. Пыльников 2 или 3. Семена длиной менее 0,5 мм *E. frankii* C.A. Mey. ex Steud.

– Колоски имеют 5–20 цветков. Нижние цветковые чешуи длиной 1,2–2,4 мм. Семена длиной 0,5–1,2 мм 12

12. Нижняя колосковая чешуя составляет 1/2–3/5 длины верхней колосковой чешуи. Нижние веточки метелки на нижних узлах одиночные или в числе двух (изменчивый признак, малоизученный) 13

– Нижняя колосковая чешуя составляет 1/3–2/5 длины верхней колосковой чешуи. Нижние веточки метелки на нижних узлах в виде мутовки (фактически существуют 2–3 веточки, которые разветвлены на несколько побегов третьего порядка, но это не мутовка, поскольку у злаков листорасположение очередное) 14

13. Нижняя цветковая чешуя имеет длину 1,5–1,7 мм. Зерновка без продольного желобка *E. pectinacea* (Michx) Nees.

– Нижняя цветковая чешуя имеет длину 1,5–2,4 мм. Зерновка с продольным желобком. На побеге под узлом у некоторых форм могут быть желёзки. *E. virescens* I. Presl (*E. mexicana* (Hornem) Link subsp. *virescens* (I. Presl) C.D. Kochet Sanchez Vega)

14. Метелка крупная, длиной 25–27 см. Ее нижние боковые веточки длиной более 12 см. Предлист в основании боковых вегетативных побегов длиной более 25 мм. Число устьиц в основании листовых пластинок около 15 на 1 см² (по Drechsler et al., 2009) *E. albensis* H. Scholz.

– Метелка длиной 10–15 см, сравнительно густая. Ее веточки направлены вверх под достаточно широким углом. Предлист в основании боковых вегетативных побегов длиной менее 15 мм. Число устьиц в основании листовых пластинок около 26 на 1 см². *E. pilosa* (L.) Beauv.

¹ Данный вид описан из Средней России и, согласно одной из точек зрения, является ее эндемом (Мавродиев, 2017). Согласно другой точке зрения, он идентичен обитающему на Дальнем Востоке ранее описанному виду *E. amurensis* Probat. (см. Seregin, 2012). Желательно провести молекулярно-генетические исследования этого комплекса, в котором, предположительно, имеет место клинальная изменчивость.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Алексеев Ю.Е. Сем. 27 Gramineae Juss. (Poaceae Vamchart). Злаки Флора Нижнего Поволжья (отв. ред. А.К. Скворцов). Т. 1. М., 2006. С. 106–253 [Alexeev Yu.E. Sem. 27 Gramineae Juss. (Poaceae Vamchart). Zlaki Flora Nizhnego Povolzh'ya (otv. red. A.K. Skvortsov). T. 1. M., 2006. S. 106–253].
- Алексеев Ю.Е. Сем. 137 Gramineae Juss. Злаки / П.Ф. Маевский, Флора средней полосы европейской части России. М., 2014. С. 509–568 [Alexeev Yu.E. Sem. 137 Gramineae Juss. Zlaki v kn. P.F. Maevskii, Flora srednei polosy evropeiskoi chasti Rossii. M., 2014. S. 509–568].
- Баранова О.Г., Ильменских И.Г., Пузырев А.Н., Туганаев В.В. Конспект флоры Удмуртии. Ижевск, 1992. 140 с. [Baranova O.G., Il'menskikh I.G., Puzyrev A.N., Tuganaev V.V. Konspekt flory Udmurtii. Izhevsk, 1992. 140 s.].
- Мавродиев Е.В. О разнообразии полевицек (*Eragrostis* N.M. Wolf, Poaceae) Восточной Европы в связи с Законом гомологических рядов наследственной изменчивости Н.И. Вавилова // Систематика и эволюционная морфология растений: Материалы конференции, посвященной 85-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова. М., 2017. С. 241–245. [Mavrodiyev E.V. On diversity of *Eragrostis* N.M. Wolf (Poaceae) of Eastern Europe in the context of N.I. Vavilov's Law of homological series in variation // Taxonomy and evolutionary morphology of plants: Materials of the Conference dedicated to 85 anniversary of V.N. Tikhomirov. M., 2017. P. 241–245.]
- Цвелев Н.Н. Fam. 178 Poaceae Bernchart (Gramineae Juss.) Конспект флоры Кавказа. (Отв. ред. академ. А.Л. Тахтаджян). Т. 2. СПб., 2006. С. 248–378 [Tsvelev N.N. Fam. 178 Poaceae Bernchart (Gramineae Juss.) Konspekt flory Kavkaza. (Otv. red. akad. A.L. Takhtajan). T. 2. SPb., 2006. S. 248–378].
- Шольц Х., Мавродиев Е.В., Алексеев Ю.Е. *Eragrostis albensis* H. Scholz (Poaceae) новый адвентивный вид флоры России и диагностика европейских полевицек из родства *E. pilosa* (L.) Beauv. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 3. С. 74–78 [Shol'ts Kh., Mavrodiyev E.V., Alexeev Yu.E. *Eragrostis albensis* H. Scholz (Poaceae) novyi adventivnyi vid flory Rossii i diagnostika evropeiskikh polevichek iz rodstva *E. pilosa* (L.) Beauv. // Byul. MOIP. Otd. biol. 2002. T. 107. Vyp. 3. S. 74–78].
- Шольц Х. (Scholz H.) 30 (34) Род *Eragrostis* N.M. Wolf Полевичка / Определитель сосудистых растений Тамбовской области (под ред. А.П. Сухорукова). Тула, 2010. С. 34–35 [Shol'ts Kh. (Scholz H.) 30 (34) Rod *Eragrostis* N.M. Wolf Polevichka / Opredelitel' sosudistykh rastenii Tambovskoi oblasti (pod red. A.P. Sukhorukova). Tula, 2010. S. 34–35].
- Drechsler N., Scholz Ch., Uchlemann I. Vergleichende Untersuchungen micromorphologischer Blattmerkmale bei *Eragrostis albensis* und *E. pilosa* (Poaceae) Verh. Bot. Ver. Berlin und Brandenburg. 2000. 133. С. 307–312.
- Harvey L.H. *Eragrostis* in North and Middle America. A dissertation ... doctor of philosophy in the Univ. Michigan, 1948. 270 p.
- Nobis M., Nobis A. *Eragrostis pilosa* (L.) Beauv. (Poaceae) in Poland Biodivers // Res. Conserv. 2009. N 13. P. 13–16.
- Martini F., Scholz H. *Eragrostis virescens* J. Presl (Poaceae), a new alien species for the Italian flora // Wildenowia. 1998. N 28. P. 59–63.
- Peterson P.M. *Eragrostis* N.M. Wolf Flora of North America, North of Mexico. Vol. 25. N.Y.; Oxford, 2003. P. 65–105.
- Peterson P.M., Valdes Reyna J. *Eragrostis* (Poaceae Chloridoideae: Eragrostodeae Eragrostidinae) from Northeastern Mexico // Sida Contrib. Bot. 2005. Vol. 21. N 3. P. 1363–1418.
- Portal R. *Eragrostis* de France et de Europe occidentale. France, 2002. 432 p.
- Seregin A.P. Taxonomic circumscription and distribution of glandular Eurasian entity from *Eragrostis pilosa* complex (Poaceae) // Phytotaxa, 2012. N 52. P. 8–20.
- Stace C. New Flora of British Isles. Cambridge, 2010. 1266 p.
- Tutin T.G. 121. *Eragrostis* N.M. Wolf // Flora Europea (ed. T.G. Tutin et al.) Vol. 5. Cambridge, 1980. P. 256–257.
- Verloove F. *Eragrostis* / Manual of the Alien Plants of Belgium. 2016. Bot. Garden Meise, Belgium. – B. alien-plants Belgium (Бельгия, 1860, Meise, Niewelaan 38).

Поступила в редакцию / Received 06.08.2016
Принята к публикации / Accepted 08.08.2017

ERAGROSTIS FRANKII C.A. MEY. EX STEUD. – A NEW ALIEN SPECIES OF LOWER VOLGA REGION

Yu.E. Alexeev¹, E.V. Mavrodiyev²

North American species *Eragrostis frankii* C.A. Mey. ex Steud. has been discovered in the Lower Volga region (SE of the European Russia). We provided morphological description of this taxon as well as the key to the species of *Eragrostis* of the European part of Russia.

Key words: flora of Russia, the genus *Eragrostis*.

¹ Alexeev Yury Evgenievich, Department of Geobotany, Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University (alinaaksanova@ya.ru); ² Mavrodiyev Evgeny Vladimirovich, University of Florida, Florida Museum of Natural History, PO BOX 117800, Gainesville, FL, 32611–7800 (evgmavrodiyev@yandex.ru).

УДК 581.41:581.5

**ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ
SPIRANTHES SPIRALIS (L.) CHEVALL.
(ORCHIDACEAE) В СОЧИНСКОМ ПРИЧЕРНОМОРЬЕ
(ЗАПАДНОЕ ЗАКАВКАЗЬЕ)**

Е.А. Аверьянова¹

Приведены результаты исследования биологии *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. (Orchidaceae) в Сочинском Причерноморье в 2010–2015 гг. Вид произрастает в пяти типах местообитаний, различающихся по освещению, увлажнению, свойствам почв: на лугах, на опушках леса, в лесу, в заброшенных садах и в парковых насаждениях. Выявлены 19 новых местонахождений. Численность изученных популяций меняется независимо в широких пределах. Размеры особей широко варьируют, максимальная высота достигает 41 см. Сроки наступления фенофаз зависят от погодных условий и могут сдвигаться в засушливые годы на 2–4 недели. Летний период покоя может длиться от 2 недель до 3 месяцев или полностью отсутствовать. Период цветения длительный (до 2 месяцев), обычно сентябрь–октябрь. Размножение преимущественно семенное, кроме того, есть основания предполагать наличие вегетативного размножения. Выявлены два вида насекомых-опылителей – *Bombus lucorum* и *B. pascuorum*. Процент завязывания плодов составляет 90–100%, среднее число плодов на одну особь составило $20,23 \pm 0,96$. Одна особь образует до 70 тыс. семян. Семена имеют размеры в среднем $518,7 \times 126,4$ мкм, объем воздушного пространства 57%. Диссеминация продолжается более 3 месяцев, иногда до конца зимы. Выявлены несколько групп животных-консортов (перепончатокрылые, чешуекрылые, полужесткокрылые, паукообразные, моллюски). Отмечены фитофаги – голые слизни и гусеницы пядениц (Geometridae). В основном популяции *Spiranthes spiralis* произрастают на особо охраняемых природных территориях. В настоящее время многие из них подвергаются угрозе исчезновения в силу пограничного расположения изучаемой местности, а также разрастания пригородов.

Ключевые слова: Orchidaceae, *Spiranthes spiralis*, биология, экология, охрана, Западное Закавказье.

Spiranthes spiralis (L.) Chevall. (скрученник спиральный) – реликтовый бореальный европейско-малоазиатский вид с ограниченным числом локалитетов и сокращающейся численностью на северной границе ареала (Красная..., 2008, Вахрамеева и др., 2014). Он имеет широкое распространение на юго-западе Европейского континента (Delforge, 2006; Baumann et al., 2006; и др.). Популяции зарубежной Европы изучены по многим аспектам – распространению, морфологии, биологии размножения, экологии. Наиболее обширные данные в обзоре Jacquemyn и Hutchings (2010). Общие сведения о виде представлены в сводках Кройтца, Росси, Влчко, Бауманна, Дельфоржа, Флора Испании и т.д. (Kreutz, 1998; Rossi, 2002; Vlčko et al., 2003; Flora Iberica, 2005; Baumann, Baumann, 2005; Delforge, 2006) и в многочислен-

ных интернет-источниках. Сведения о морфологии цветка, опылении и опылителях собраны в книге Claessens, Kleynen (2011).

На территории Российской Федерации вид встречается на юге Краснодарского края, в Республике Адыгея и в Дагестане – Дербентский, Табасаранский и Буйнакский районы (Красная..., 1998; Тимухин, 2003; Аверьянов, 2006; Солодько, Макарова, 2011; Вахрамеева и др., 2014). Несмотря на то, что вид найден здесь давно (Невский, 1935; Гроссгейм, 1949), его подробно не изучали, конкретные данные по биологии вида отсутствуют. В своем исследовании мы попытались заполнить этот пробел и прояснить современное состояние популяций вида и перспективы их выживания.

Скрученник спиральный внесен в приложение II Конвенции о международной торговле

¹ Аверьянова Елена Анатольевна – сотр. Сочинского института Российского университета дружбы народов, член Сочинского отделения ВОО «Русское географическое общество» (drjoma2zimovnikova@gmail.com).

CITES (2006). В России вид считается редким и внесен в Красную книгу РФ и в Красные книги Краснодарского края, республики Дагестан, а также в Красную книгу Сочи (Красная..., 1998; Солодько, Кирий, 2002; Красная..., 2007; Красная..., 2008).

Материал и методы

Популяции скрученника спирального изучали в Западном Закавказье, на Сочинском побережье Черного моря в низко- и среднегорьях по междуречьям Мзымты, Кудепсты, Восточной и Западной Хосты, Агуры, Мацесты по общепринятым методикам (Ценопопуляции..., 1976; Левина, 1981; Денисова и др., 1986; Злобин, 1989). В ходе работ фиксировали местонахождения вида, проводили подсчет общей численности в небольших локальных популяциях и определяли плотность в многочисленных. Проводили морфометрическое исследование в луговых, лесных, опушечных популяциях, а также во вторичных местообитаниях – старых садах, прибрежном парке; проводили сбор данных по сезонному развитию, определяли семенную продуктивность. Зрелые семена брали из коробочек средней части соцветий особей разных популяций. Семена подсчитывали с помощью программы Paint по цифровой макрофотографии на миллиметровой бумаге; измерения проводили под откалиброванным микроскопом Биолам с окуляр-микрометром.

Индекс семени (ИС) и индекс зародыша (ИЗ) вычисляли как отношение длины к ширине, объем семени (ОС) вычисляли по формуле

$$ОС = 2(1/2 ШС)^2 \times (1/2 ДС) \times 1,047,$$

где ШС – ширина семенной кожуры; ДС – длина семенной кожуры; 1,047 – $\pi/3$.

Объем зародыша (ОЗ) определяли по формуле

$$ОЗ = 4/3 \times \pi \times (1/2 ДЗ) \times (1/2 ШЗ)^2,$$

где ДЗ – длина зародыша, ШЗ – ширина зародыша.

Объем свободного воздушного пространства внутри семени (ОВ) вычисляли по формуле

$$ОВ = (ОС - ОЗ) / ОС \times 100\% \text{ (по Arditti et al., 1979; Healey et al., 1980).}$$

Процент беззародышевых семян подсчитывали в выборках из 550 шт. В среднегорных популяциях верховий р. Восточная Хоста прослеживали динамику численности вида на пяти постоянных учетных площадках в разных местообитаниях в 2010–2015 гг. Статистическую обработку данных проводили в программе Libre-Office-Calc. Исследование подтверждено гербарным

материалом. Собранные листы хранятся в секции биогеографии Сочинского отделения Русского географического общества.

Названия представителей родов *Anacamptis* и *Orchis* s. str. даны по обзору В.В. Куропаткина и П.Г. Ефимова (Куропаткин, Ефимов, 2014), название вида *Serapias feldwegiana* – по П. Дельфоржу (Delforge, 2006), остальные – по сводке С.К. Черепанова (1995).

Результаты и их обсуждение

Распространение и численность

По нашим данным, *S. spiralis* в Западном Закавказье имеет спорадическое распространение. Вид встречается на лугах, опушках, по светлым участкам леса, а также неоднократно отмечен в старых садах и даже в парках на побережье. Отдельные популяции в Адлерском и Хостинском районах занимают площади в несколько гектар. Однако между данными местообитаниями есть обширные территории, на которых особи *S. spiralis* не произрастают.

В Сочинском Причерноморье в настоящее время отмечены 19 местонахождений *S. spiralis*. Самые малочисленные обнаружены в 3 км от с. Воронцовка (1 экз.) и в окрестностях с. Молдовка Адлерского р-на (6 экз.). Многочисленная популяция найдена в окрестностях с. Прогресс Хостинского р-на (329 м над ур. моря). Здесь в 2013–2015 гг. мы наблюдали сотни растений на участке площадью около 1,5 га, максимальная плотность местами достигала 25 экз. на 1 м².

Наблюдения на пяти постоянных пробных площадках в течение 4–6 лет показали асинхронность изменений численности популяций (рис. 1). По данным А.С. Солодько и П.В. Кирий (Солодько, Кирий, 2002) вид произрастает спорадически по Сочинскому Причерноморью, конкретно указано только урочище Салхино в бассейне р. Псоу. На территории Кавказского государственного природного биосферного заповедника (Семагина, 1999; Тимухин, 2003) встречен только в Хостинском отделе (в Тисо-самшитовой роще в нижнем течении р. Хоста). В Туапсинском р-не (Черновол, 2006) встречались немногочисленные популяции в окрестностях аулов Б. Псеушхо, Тхагапс, Агуй-Шапсуг, а также у р. Дедеркой. Единичные экземпляры встречены А.В. Поповичем (2011) в окрестностях ст. Шапсугская (Абинский р-н, Краснодарский край). Наши исследования позволили добавить в этот список местонахождений еще 19 точек, расположенных на территории г. Сочи.

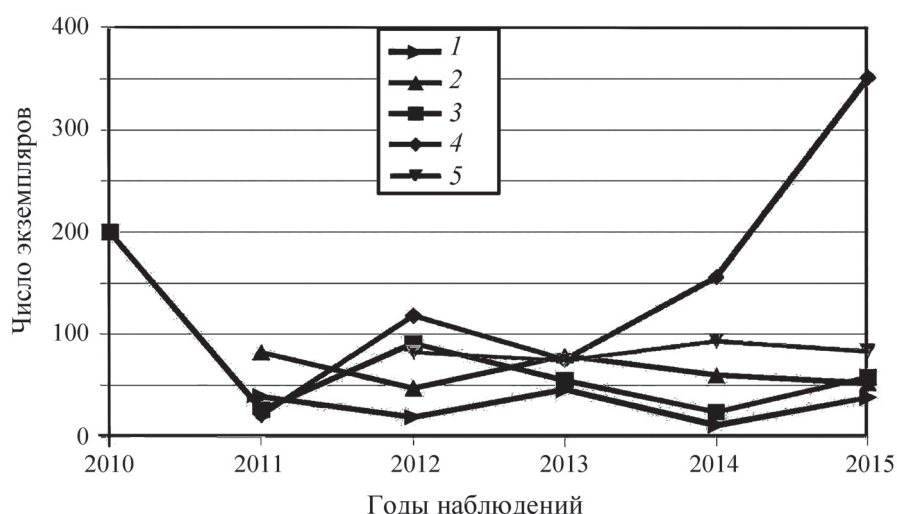


Рис. 1. Динамика численности *Spiranthes spiralis* на постоянных учетных площадках в различных местообитаниях. Условные обозначения: 1 – сухой луг, 2 – опушка леса, 3 – светлый лес, 4 – заброшенный сад, 5 – приморский парк (данные за 2010 г. имеются только для площадки 3, парковая популяция 5 исследована только в 2012–2015 гг.)

В целом численность вида в разных местонахождениях стабильна, лишь опушечная популяция показала значительный рост в последние два года, а также в лесной популяции произошли (с большим размахом) изменения численности, причина которых не ясна.

Популяции открытых мест больше подвержены отрицательному воздействию засухи. Вытаптывание также наиболее вредно для скрученника на открытых местах именно в засушливые годы. Очевидно, колебания численности в разных популяциях могут не совпадать по годам, так как зависят от разных факторов.

Условия местообитаний

Кроме местообитаний традиционных типов (луга и опушка лесов с зарослями кустарников), скрученник спиральный освоил в Сочинском Причерноморье лесной фитоценоз и садово-парковые насаждения.

На изучаемой территории вид встречается преимущественно на лугах и по опушкам лесных массивов. Как правило, это склоны восточной, южной или западной экспозиции на высотах от 40 до 430 м над ур. моря. Все местообитания подвержены антропогенному влиянию, многие биоценозы нарушены в значительной степени. Обследованы пять типов местообитаний: сухой луг, опушка леса, светлый лес, заброшенный сад и приморский парк.

Популяции на лугу произрастают в условиях максимальной освещенности, почва уплотнена, плохо аэрируется из-за постоянного вытаптыва-

ния домашними копытными и людьми. Травостой невысокий, преобладают злаки, осоки, *Agrimonia eupatoria* L., *Glechoma hederacea* L., *Plantago lanceolata* L., *Taraxacum* sp., *Trifolium repens* L.; проективное покрытие 100%. Здесь также встречаются *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich., *A. morio* subsp. *caucasica* (K. Koch) H. Kretzschmar, Eccarius et H. Dietr., *Orchis purpurea* subsp. *caucasica* (Regel) B. Baumann, H. Baumann, Lorenz et Peter, *Ophrys oestrifera* M. Bieb., *Serapias feldwegiana* H. Baumann et Kunkele.

S. spiralis встречается также на небольших полянках на опушках леса. В древостое доминируют *Fagus orientalis* Lipsky, *Carpinus caucasicum* Grossh., *Carpinus orientalis* Miller, сомкнутость крон не более 15%, в кустарниковом ярусе представлены *Rosa canina* L., *Smilax excelca* L., *Rubus sanctus* Schreb.. В травяном ярусе преобладают *Plantago lanceolata*, *Bellis perennis* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Cichorium intybus* L., *Trifolium repens* L., *Prunella vulgaris* L., *Leontodon autumnalis* L., *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy и др.; проективное покрытие 100%. Отмечено воздействие выпаса скота и рекреации, но почва под кустарником и в колючих зарослях гораздо более рыхлая и темная, чем на лугах, лучше увлажнена. Здесь встречаются также *Anacamptis pyramidalis*, *A. morio* subsp. *caucasica*, *Ophrys oestrifera*.

Нечасто *S. spiralis* встречается в высокоствольном буково-грабовом лесу. Древесный ярус представлен *Fagus orientalis*, *Carpinus caucasicum*, *Taxus baccata* L., встречается *Buxus colchicus* Pojark., сомкнутость крон 90%. Кустарники ред-

ки, встречены *Crataegus pentagyna* Waldst. et Kit., *Ruscus colchicus* P.F. Yeo, *Ruscus aculeatus* L. В травяном ярусе нередок *Epimedium colchicum* (Boiss.) Trautv., встречаются *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Salvia glutinosa* L., *Doronicum orientale* O. Hoffm., *Galanthus woronowii* Losinsk., *Cyclamen coum* Miller subsp. *caucasicum* (K. Koch) O. Schwarz, *Sanicula europea* L., *Solidago caucasica* Kem.-Nath., *Trachystemon orientalis* (L.) G. Don f.; проективное покрытие не более 20%. Почвы светло-бурые лесные, с подстилкой из опавших листьев. Из орхидных здесь произрастают: *Limodorum abortivum* (L.) Sw., *Orchis mascula* (L.) L., *O. purpurea* subsp. *caucasica*, *O. provincialis* Balb. ex DC., *Ophrys oestrifera*, *Stenipennis satyrioides* (Sprengel) Schlechter.

Два местонахождения скрученника спирально отмечены в заброшенных садах. Сообщество составляют культивируемые в прошлом *Quercus suber* L., *Laurus nobilis* L., *Malus domestica* Borkh., а также *Carpinus caucasicus*, *Alnus glutinosa* (L.) Gaertner, *Cornus mas* L., *Swida australis* (C.A. Mey) Rojark. ex Grossh. и др. Сомкнутость крон 20–40%. В травяном ярусе преобладают *Paspalum dilatatum* Poiret, *Ajuga reptans* L., *Leontodon autumnalis* L., *Viola odorata* L., *Fragaria vesca* L., *Plantago lanceolata*, *Anagallis arvensis* L., проективное покрытие 100%. Здесь же найдены орхидные *Anacamptis pyramidalis*, *A. morio* subsp. *caucasica*, *Neotinea tridentata* (Scop.) R. M. Bateman, Pridgeon et M. W. Chase, *Orchis mascula*, *O. purpurea* subsp. *caucasica*, *Ophrys apifera* Huds., *O. oestrifera*, *Serapias feldwegiana*.

На газоне парка Центрального военного санатория им. Ворошилова в г. Сочи *S. spiralis* произрастает в окружении *Trachycarpus fortunei* H. Wendl., *Cedrus deodara* (Roxb.) G. Don fil., *Ligustrum lucidum* Aiton fil., *Hovenia dulcis* Thunb., *Liquidambar styraciflua* L.; сомкнутость крон 40–60%. В травяном ярусе встречаются *Paspalum dilatatum*, *Plantago lanceolata*, *Prunella vulgaris*, *Leontodon autumnalis*, *Glechoma hederacea*; проективное покрытие около 70%. Почва глинистая, на значительных участках покрыта мхом. Другие виды орхидных не отмечены. По территории Большого Сочи скрученник спиральный встречен в нескольких парковых насаждениях.

Кроме вышеперечисленных местонахождений отдельные небольшие группы (по 3–6 экз.) встречаются по обочинам дорог среди лесных массивов.

Морфологическое описание растений

Подземная часть. На укороченном вертикальном корневище в период цветения располо-

жены 1–4 (до 6–7) утолщенных корня цилиндрической формы, иногда изогнутых, густо покрытых длинными очень тонкими белыми спутанными волосками. Размеры утолщенных корней составляют (3,8–6,2) × (0,8–1,4) см. Корневища часто практически не видно, но иногда его участки достигают длины 0,5 см. Длина корневища зависит, вероятно, от глубины его залегания в грунте.

Наземная часть. Розетка листьев зимой может выглядеть либо компактной, с широкими сидячими листьями, либо более рыхлой, с длинными листьями. Такая разница определена толщиной почвенного слоя над корневищем. Чем больше слой, тем большая часть листа остается под землей и тем компактнее выглядит розетка. При зимнем обследовании местообитаний именно углубленность центра розетки помогает хорошо отличать скрученник от растущих рядом особей подорожника (*Plantago lanceolata*).

Устьица расположены как на верхней, так и на нижней поверхностях листа. Это позволяет достоверно отличить *S. spiralis* от других видов зимнезеленых орхидных даже по фрагменту листа.

В центре розетки всегда присутствуют 1–2 развивающихся листа, имеющих форму узкого конуса длиной 3–11 мм, с 1–3 жилками.

Число жилок листа у одной особи максимально на листьях в средней части розетки, на первом снизу зеленом листе на две жилки меньше и на верхнем развитом листе также на 2–4 жилки меньше.

Форма листьев может различаться в зависимости от условий освещенности. На открытых солнцу местах развиваются широкие короткие листья, в тени – более узкие и вытянутые.

Цветки в 90–95% случаев расположены на оси соцветия по спирали, обычно по часовой стрелке, реже против. В остальных случаях цветки располагаются с одной стороны соцветия вертикальным рядом. Крутизна спирали варьирует от половины оборота до 8 полных оборотов. Число оборотов спирали не зависит от условий освещенности и увлажнения, однако у мощных растений это явление выражено сильнее.

Трижды встречены особи, образовавшие два цветоноса и один раз отмечен экземпляр с тремя цветоносами. Морфометрическое обследование генеративных особей было проведено в разных популяциях. Данные представлены в табл. 1.

Различия в показателях из разных местообитаний не являются статистически значимыми. Сильнее других показателей варьируют длина цветоноса и (в некоторых местообитаниях) ширина листа. Варьирование размеров листьев за-

метнее в опушечных, а также в садовой и парковой популяциях, где местообитания включают и открытые места, и заросли кустарников, и полутьнь по краю леса. Очевидно, эта разница в размере листьев определяется разными условиями освещенности и увлажнения. Самые низкорослые особи (4 см) встречены на открытых луговых участках с уплотненной почвой. Самые крупные экземпляры (39–41 см) встречались на наиболее затененных участках, в зарослях кустарников.

На исследованной территории во всех местонахождениях наблюдается групповое размещение особей (от 2 до 11 шт. в группе). Расстояние между особями практически отсутствует, розетки расположены вплотную друг к другу. В таких группах обнаружены особи, на корневище которых имелись по две розетки листьев, от одной из них отходил цветонос (иногда цветоносы отсутствуют), а в основании каждой розетки имелись утолщенные корни. На основании данных наблюдений можно предположить, что некоторая часть особей в группах могла возникнуть в результате вегетативного размножения. В лесной популяции из 58 растений 25 встречены в группах, что составляет более 43%. В небольшой луговой популяции на 22 одиночных растения приходится 16 в группах (42%). Одна из популяций, расположенная на сильно вымытом и выбитом копытами травоядных склоне, включает 8 групп по 3–8 растений (83%) и всего 5 одиночных экземпляров. В луговых популяциях в среднем 15–25% особей произрастают в тесных группах (рис. 2).

Spiranthes spiralis представляет собой короткорневищную кистекорневую жизненную форму (Татаренко, 2015). В литературе указывается на присутствие 2–3 утолщенных корней. Только в Испании в популяциях отмечено до 6 корней (Flora Ibérica, 2005). В исследованных нами популяциях растения имели от 1 до 7 корней (мощные экземпляры имели по 4–7 корней), что может свидетельствовать о благоприятных условиях существования вида в Сочинском Причерноморье. Появление 2–3 цветоносов, которое мы наблюдали у некоторых особей, также, по мнению И.В. Татаренко (личное сообщение), может быть следствием благоприятных условий произрастания.

В целом размеры, число листьев и цветков совпадают с приведенными в отечественной литературе (Аверьянов, 1998, 2006; Татаренко, 1996, 2015; Вахрамеева и др., 2014).

Максимальная высота растений кавказских популяций несколько больше, чем в Центральной Европе, Британии, Испании и Италии (7–27 см, до

36 см, Rossi 2002; Vlčko et al., 2003; Flora Iberica, 2005; Hoskovec, 2007; Jacquemyn, Hutchings, 2010), значительно больше, чем в Закарпатье ($14,8 \pm 1,7$, до 25,5 см, Бурлака, 2012), и больше соответствует данным из Турции (до 40 см, Hartog, 1999, цит. по: Jacquemyn, Hutchings, 2010). Число цветков в исследованных популяциях также несколько выше (в среднем 19–22, максимум 42 цветка), чем в Центральной Европе и Закарпатье (до 30 и 21 соответственно).

Сезонное развитие

Сезонное развитие вида проходит по известной для других частей ареала схеме. Малый жизненный цикл вида в Российском Причерноморье включает летний период покоя (с июня до конца августа), формирование розетки листьев одновременно или вслед за появлением цветоноса в конце августа – начале сентября, цветение (с начала сентября до начала ноября), диссеминацию (с октября до середины ноября и дольше) и зимне-весеннюю вегетацию, которая заканчивается в мае–июне отмиранием розетки листьев.



Рис. 2. *Spiranthes spiralis*, группа генеративных и вегетативных особей

Т а б л и ц а 1

Морфометрические показатели генеративных особей из разных популяций *S. spiralis*

Показатель	Луг	Опушка	Лес	Сад	Парк
Высота растений, см	14,77±0,56 /31,5	21,23±0,68 /27,3	22,84±1,21 /29,1	24,77±0,97 /23,1	19,54±0,69/24,5
Длина цветоноса, см	7,83±0,34/35,8	8,41±0,36/36,1	11,22±0,84/41,1	10,26±0,62/35,5	7,35±0,49/46,1
Число цветков	21,9±0,76/32,1	19,12±0,78/34,8	21,5±1,31/34,2	22,1±0,83/24,3	18,9±1,14/35,1
Число листьев	6,9±0,19/22,3	4,3±0,15/29,5	5,5±0,25/32,1	5,6±0,21/26,4	7,3±0,34/30,3
Длина 3-го листа, см	3,30±0,18/35,2	3,46±0,14/33,0	4,22±0,16/26,3	3,52±0,12/23,7	5,09±0,19/21,7
Ширина 3-го листа, см	1,40±0,48 /23,7	1,45±0,46/30,3	1,78±0,09/43,3	1,50±0,37/18,5	1,96±0,56/18,6
Число жилок 3-го листа	9,1±0,43/26,5	7,9±0,25/26,8	8,1±0,24/18,8	8,4±0,31/24,4	10,3±0,38/21,2

П р и м е ч а н и е: средние значения ± ошибка среднего / коэффициент вариации (%).

Отличие сезонного развития местных популяций заключается в варьировании продолжительности отдельных периодов. Цветение может начинаться с середины августа, если к тому времени прошли дожди (самая ранняя дата 21.08.2015), и продолжаться до конца октября. В те годы, когда летняя засуха захватывает август и первую половину сентября, цветение начинается на 2–4 недели позже (например, 12.09.2014, 19.09.2016) и продолжается до середины ноября (последние цветки отмечены 16.11.2014). Особенно заметно колеблется продолжительность периода летнего покоя. Наиболее типично отмирание наземной части в конце мая – начале июня, а также отрастание цветоноса и новой розетки в начале сентября. Так происходит при обычной летней засухе. В более влажные годы период летнего покоя сокращается, изредка отсутствует. Так было, например, в 2013 г., когда в конце августа – сентябре можно было наблюдать еще живые листья минувшего сезона одновременно с молодыми листьями.

Вступление особей одной популяции в фазу цветения происходит в разные сроки (разница составляет до 10 дней). На одном цветоносе ежедневно раскрывается по одному цветку, последовательно снизу вверх. Цветок остается свежим 5–8 дней (рис. 3).

Интересно, что диссеминация происходит довольно долго. Первые созревшие семена начинают рассеиваться в октябре. Нередко в середине декабря, а иногда даже в январе можно встретить цветоносы *S. spiralis* с коробочками, еще содержащими значительное число семян. В сырые и дождливые дни створки коробочек разбухают, щели закрываются и семена не высыпаются. При насту-

плении солнечной сухой погоды рассеивание семян возобновляется.

После цветения *S. spiralis*, а иногда еще во время него, становятся заметны формирующиеся новые (от 1 до 3) утолщенные корни в верхней части корневища. Осенью и в начале зимы продолжается рост листьев. Временные похолодания при-

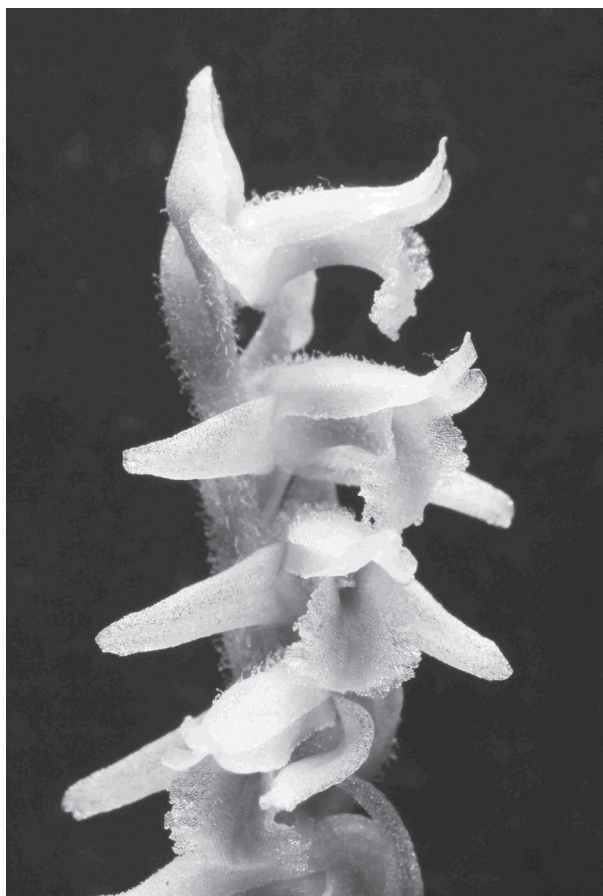


Рис. 3. Часть соцветия *Spiranthes spiralis*

останавливают этот процесс, но в теплые дни рост возобновляется. За зимние месяцы новые утолщенные корни значительно увеличиваются в размерах, отсюда можно сделать вывод о продолжении ассимиляционных процессов в зимний период.

Для близкого вида *Spiranthes sinensis* (Pers.) Ames на Дальнем Востоке характерно, что зеленые листья прошлого сезона сохраняются до осени, и лишь в особо засушливые годы растения впадают в летний период покоя (Татаренко, 1996). Для *S. spiralis* наблюдается хорошо выраженный летний период покоя, но изредка у отдельных особей вегетация продолжается до начала осеннего цветения. Такие случаи отмечены в местах, где почва лучше увлажнена и летом не пересыхает.

Размножение

Вегетативное размножение. Известно, что *S. spiralis* размножается преимущественно семенным путем, но некоторую роль играет и вегетативное размножение. Wells (1967) проследил появление новых особей вегетативного происхождения, но отметил, что сеянцев появлялось в 5–6 раз больше. Одна (но не каждая в популяции) особь давала от 1 до 6 новых розеток (в среднем 1,4). Автор отмечает, что прирост численности этого вида в результате вегетативного размножения составляет не более 5% в год.

Machon с сотр. (2003) провел генетический анализ особей, растущих парами и установил, что из 61 пары 31 имела одинаковые генотипы, а 30 – разные. Надо отметить, что авторы данной работы анализировали не только растущие вплотную пары растений, но и расположенные на расстоянии до 5 см друг от друга. Отмечено также, что дочерняя особь образуется из боковой почки на корневище, у нее развивается розетка листьев и свои утолщенные корни, затем она отделяется от материнского растения (Jacquemyn, Hutchings, 2010).

Приведенные факты свидетельствуют о наличии вегетативного размножения у *S. spiralis* в популяциях Великобритании и Франции. В исследованных нами популяциях часть особей, вероятно, имеет также вегетативное происхождение. На такой вывод наводит тесное расположение розеток в группах, когда между ними практически нет промежутка и близки морфометрические параметры (размеры особей и число жилок на листьях). Подтверждением служат зафиксированные нами случаи анатомической связи между розетками в тесной группе. Однако величина доли особей, имеющих вегетативное происхождение, еще требует выяснения, так как нельзя совершенно исключать, что часть особей в тесных группах произошли от семян.

Семенное размножение. Изучение интенсивности плодообразования на изучаемой территории дало следующие результаты. В 30% случаев наблюдалось 100%-е завязывание плодов (из каждого цветка на цветоносе развивается плод); в 67% случаев плодообразование составило 90–96%. Редкие случаи (3%) отсутствия плодов или их малого числа (менее половины от числа цветков) были связаны с механическими повреждениями растений.

При этом в Британии (Jacquemyn, Hutchings, 2010) плоды образуются не более чем из 50% цветков. Этот факт может свидетельствовать о недостатке опылителей. Результаты подсчета числа семян в одном плоде приведены в табл. 2.

Среднее число плодов на одно растение составляет $20,23 \pm 0,96$. Один плод содержит в среднем $3182,9 \pm 925,9$ семян. На одно растение приходится в среднем $70775,8$ семян.

Максимальное число семян в нижних коробочках может достигать 6000. В Нидерландах подсчет числа семян (Willems et al, 2001) дал результаты несравнимо более низкие (от 835 до 1206 семян в самой крупной коробочке в зависимости от степени затенения). Такое несоответствие можно объ-

Т а б л и ц а 2

Число семян в одном плоде на разных участках соцветия

Местоположение плода	<i>n</i>	Min	Max	M	σ	<i>m</i>	<i>V</i> (%)
Верхняя часть соцветия	10	1051	1939	1492,8	252,56	79,87	16,92
Средняя часть соцветия	10	2290	4894	3372,6	777,70	245,97	23,06
Нижняя часть соцветия	10	3759	5964	4683,3	700,02	221,37	14,95

П р и м е ч а н и е: *n* – число плодов; M – среднее арифметическое; σ – среднеквадратическое отклонение; *m* – ошибка среднего; *V* – коэффициент вариации.

Таблица 3

Размеры семян, мкм

Показатель	<i>n</i>	Min	Max	M	σ	<i>m</i>	<i>V</i> , %
Длина семени	80	328,4	691,5	518,7	80,5	9,0	15,53
Ширина семени	80	89,5	204,0	126,4	22,9	2,4	17,31
Длина зародыша	80	119,4	248,7	189,7	25,8	2,9	13,59
Ширина зародыша	80	64,7	129,4	93,8	14,5	1,6	15,45

Примечание: *n* – число семян; M – среднее арифметическое; σ – среднеквадратическое отклонение; *m* – ошибка среднего; *V* – коэффициент вариации.

яснить как географической изменчивостью, так и более благоприятными условиями произрастания вида в Западном Закавказье.

Доля беззародышевых семян в наших исследованиях составила 5,8%. Размеры семян *S. spiralis* из разных кавказских популяций представлены в табл. 3.

Индекс семени *S. spiralis* (в среднем) $4,20 \pm 0,10$; индекс зародыша $2,06 \pm 0,04$; объем семени в среднем $(2,24 \pm 0,1) \text{ мм}^3 \times 10^{-3}$; объем зародыша $(0,90 \pm 0,004) \text{ мм}^3 \times 10^{-3}$; объем свободного воздушного пространства внутри семени $(57,52 \pm 1,40)\%$. Семена можно отнести к Orchis-типу по классификации Дресслера (Dressler, 1993). Семенная кожура насчитывает 7–9 клеток по продольной оси семени, медианные клетки удлинены, полярные более или менее изодиаметрические. Имеются утолщения периклиальных стенок клеток семенной кожуры в виде частых косых штрихов.

Полученные в нашем исследовании данные о морфологии семян (табл. 3) соответствуют тем показателям, которые даны в литературных источниках: размеры семян $(0,51 \pm 0,16) \times (0,13 \pm 0,03) \text{ мм}$, объем семян $(3,1 \pm 3,78) \text{ мм}^3 \times 10^{-3}$; размеры зародышей $(0,18 \pm 0,05) \times (0,10 \pm 0,05) \text{ мм}$; воздушное пространство 69% (Arditti, Ghani, 2000, для рода *Spiranthes*); размеры семян $(0,5–0,6) \times (0,1–0,15) \text{ мм}$ (Vojňanský et al., 2007) и $(0,5–0,6) \times 0,1 \text{ мм}$ (Jacquemyn, Hutchings, 2010). Воздушное пространство семян в изученных нами популяциях несколько меньше (57%), что можно объяснить географической изменчивостью вида.

Консортивные связи

В изучаемых популяциях в ходе исследований отмечены опылители *Bombus lucorum* L. и *B. pascuorum* Scopoli. (Hymenoptera: Apidae) с поллиниями скрученника на хоботке. Частый посетитель – *Lasioglossum* sp. (Hymenoptera: Halictidae).

По нашим наблюдениям, розетки и цветоносы *S. spiralis*, как правило, не представляют ин-

тереса для травоядных млекопитающих. Однако листья и цветки могут объедать наземные моллюски. В частности, мы отметили *Helicopsis* sp. (Helicoidea) на поврежденных листьях в январе месяце и голых слизней на листьях и цветках в осенний период, причем слизи повреждают не только листья и цветоносы, но и подземные органы, проникая через центр розетки. Отмечено культивирование муравьями черной тли на цветоносах, а также повреждение завязей гусеницами пядениц (Geometridae). Цветки используются мелкими насекомыми в качестве укрытий в дождливую и ветреную погоду. Нередко мелкие пауки используют соцветия как свои охотничьи угодья. Цветки часто посещают чешуекрылые разных видов (*Pieris brassicae* L., *Vanessa atalanta* L., *Maniola jurtina* L., *Macroglossum stellatarum* L. и др.). Перенос поллиний и пыльцы при этом не отмечен.

Мы неоднократно наблюдали, каким способом мелкие виды дневных бабочек (например, голубянки *Polyommatus icarus* Rottentburg) извлекают нектар. Насекомое сидит на цветоносе вниз головой и, не сходя с места, запускает хоботок поочередно в несколько нижерасположенных цветков. Извлечения поллиний при этом не происходит. По нашим представлениям, виды с таким поведением не играют роли в опылении цветков.

В литературных источниках упоминается о том, что какие-либо другие фитофаги, кроме опылителей, для *S. spiralis* неизвестны (Jacquemyn, Hutchings, 2010). Тем интереснее было отметить, что скрученник в Сочинском Причерноморье поражается разными группами фитофагов (Insecta, Gastropoda).

Угрозы и охрана

Поскольку окрестности г. Сочи и местности к юго-востоку до границы с Абхазией и к северо-западу от него до пос. Магри расположены на территории Сочинского Национального парка и Кавказского государственного природного биосфер-

ного заповедника им. Х.Г. Шапошникова, можно считать, что большая часть популяций *S. spiralis* произрастает на охраняемых территориях. Однако г. Сочи и его окрестности разрастаются, захватывая все новые площади предгорий Главного Кавказского хребта. Немного медленнее этот процесс происходит по всему Российскому Причерноморью. Многие локальные популяции вида подвергаются уничтожению при жилищном строительстве и возведении объектов инфраструктуры (дорог, водоводов, линий электропередач и т.п.). Все меньше становится открытых полей, и при дальнейшем сокращении их площадей многие популяции скрученника спирального неизбежно исчезнут.

Выводы

1. Выявлены 19 новых местонахождений *Spiranthes spiralis*, максимальная численность вида отмечена в бассейнах рек Хоста и Агура, в отдельных местообитаниях плотность достигает 25 экз. на 1 м².

2. Скрученник произрастает в пяти типах местообитаний, различающихся по составу фитоценоза, условиям освещенности и увлажнения (луга, опушки леса, лес, заброшенные сады и парковые насаждения). Этот вид выдерживает как сухие плотные почвы, так и переувлажненные почвы, покрытые моховым ковром; произрастает как при полном дневном освещении на лугах, так и при значительном затенении в высокоствольном горном лесу.

3. При анализе морфологических признаков отмечено более широкое варьирование размеров особей местных популяций по сравнению с литературными данными по популяциям из других частей ареала, что связано, вероятно, с большим разнообразием местообитаний. Высота растений варьирует от 4 до 41 см, число листьев – от 5 до 13, число цветков – от 5 до 42, число утолщенных корней – от 1 до 7.

4. Выявлены закономерности сезонного развития особей вида в Сочинском Причерноморье. Сроки наступления фазов зависят от погодных условий. Особенность заключается в длительности периода цветения и варьировании продолжительности летнего периода покоя, отмечены слу-

чай полного его отсутствия. В зимний период растения либо растут и развиваются, если позволяют погодные условия, либо переживают похолодание в виде розетки листьев.

5. Отмечено преимущественно семенное размножение, а также предполагается вегетативное размножение в виде сарментации – развития дочерних особей из боковой почки на корневище материнского растения.

Плодообразование 90–100%. Реальная семенная продуктивность особи составляет более 70 тыс. семян. Беззародышевых семян 5,8%. Семена имеют размеры в среднем 518,7×126,4 мкм, объем воздушного пространства 57%.

6. Выявлены несколько групп животных-консортов (перепончатокрылые, полужесткокрылые, чешуекрылые, паукообразные, моллюски). Впервые отмечены фитофаги – голые слизни и гусеницы пядениц (Geometridae). Выявлены два вида опылителей (*Bombus lucorum*, *B. pascuorum*), а также отмечен частый посетитель – *Lasioglossum* sp.

7. Перспективы сохранения популяций скрученника в Сочинском Причерноморье неоднозначны. Умеренный выпас домашнего скота и постепенное уничтожение лесов в окрестностях пригородов и поселков способствует расселению *S. spiralis* и увеличению его численности, тогда как усиленное вытаптывание приводит к деградации местообитаний и выпадению вида. Разрушение местообитаний при строительстве сокращает число популяций.

Автор выражает искреннюю благодарность Александру Владимировичу Фатерыге (Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН, Крым) за определение насекомого-посетителя и помощь в поисках литературы, Ирине Борисовне Коноваловой (Государственный природоведческий музей НАН Украины, Львов) за определение шмелей, Марии Георгиевны Вахрамеевой (МГУ) за неоценимую помощь в подготовке статьи, Ирине Васильевне Татаренко (УНБЦ, МПГУ) за консультацию по морфологии орхидных, Леониду Владимировичу Аверьянову (БИН РАН) за помощь в сборе литературных источников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

Аверьянов Л.В. Семейство Orchidaceae Juss. // Конспект флоры Кавказа. СПб., 2006. Т. 2. С. 34–101 [Aver'yanov L.V. Semeistvo Orchidaceae Juss. // Konspekt flory Kavkaza. SPb., 2006. T. 2. S. 34–101].

Аверьянов Л.В. Род *Spiranthes* (Orchidaceae) на территории России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 10. С. 104–111 [Aver'yanov L.V. Rod *Spiranthes* (Orchidaceae) na territorii Rossii // Bot. Zhurn. 1998. T. 83. № 10. S. 104–111].

- Бурлака М. Виталитетна структура популяції *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. на території Ужанського НПП // Вісник Львівського університету. Сер. біол. 2012. Вип. 59. С. 122–126 [Burlaka M. Vitaliteta struktura populjatsii *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. na teritorii Uzhan's'kogo NPP // Visnik L'viv's'kogo universitetu. Seriya biologichna. 2012. Vip. 59. S. 122–126].
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М., 2014. 437 с. [Vakhrateeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V. Orkhidnye Rossii (biologiya, ekologiya i okhrana). M., 2014. 437 s.].
- Гроссгейм А.А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с. [Grossgeim A.A. Opredelitel' rastenii Kavkaza. M., 1949. 747 s.].
- Денисова Л.В., Никитина С.В., Заугольнова Л.Б. Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной Книги СССР. М., 1986. 34 с. [Denisova L.V., Nikitina S.V., Zaugol'nova L.B. Programma i metodika nablyudenii za tsenopopulyatsiyami vidov rastenii Krasnoi Knigi SSSR. M., 1986. 34 s.].
- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценогических популяций растений. Казань, 1989. 146 с. [Zlobin Yu.A. Printsipy i metody izucheniya tsenoticheskikh populjatsii rastenii. Kazan', 1989. 146 s.].
- Красная книга Краснодарского края (Растения и грибы) / Отв. ред. С.А. Литвинская. Краснодар, 2007. 640 с. [Krasnaya kniga Krasnodarskogo kraja (Rasteniya i griby) / Otv. red. S.A. Litvinskaya. Krasnodar, 2007. 640 s.].
- Красная книга Республики Дагестан. Редкие, находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений / Отв. ред. и сост. Г.М. Абдурахманов. Махачкала, 1998. 338 с. [Krasnaya kniga Respubliki Dagestan. Redkie, nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy zhivotnykh i rastenii / Otv. red. i sost. G.M. Abdurakhmanov. Makhachkala, 1998. 338 s.].
- Красная Книга Российской Федерации (растения и грибы). М., 2008. 855 с. [Krasnaya Kniga Rossiiskoi Federatsii (rasteniya i griby). M., 2008. 855 s.].
- Куропаткин В.В., Ефимов П.Г. Конспект родов *Anacamptis*, *Neotinea* и *Orchis* s. str. (Orchidaceae) флоры России и сопредельных стран с обзором проблемы подразделения *Orchis* s. l. на отдельные роды // Бот. журн. 2014. Т. 99. № 5. С. 555–593 [Kuropatkin V.V., Efimov P.G. Konspekt rodov *Anacamptis*, *Neotinea* i *Orchis* s. str. (Orchidaceae) flory Rossii i sopredel'nykh stran s obzorom problemu podrazdeleniya *Orchis* s. l. na otdel'nye rody // Bot. zhurn. 2014. T. 99. № 5. S. 555–593].
- Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М., 1981. 96 с. [Levina R.E. Reproductivnaya biologiya semennykh rastenii. M., 1981. 96 s.].
- Невский С.А. Сем. Orchidaceae // Флора СССР. М.; Л., 1935. Т. 4. С. 589–730. [Nevskii S.A. Sem. Orchidaceae // Flora SSSR. M.–L., 1935. T. 4. S. 589–730].
- Попович А.В. *Spiranthes spiralis* (фото) [Электронный ресурс] 2011. Режим доступа: <http://www.plantarium.ru/page/image/id/104570.html> [Popovich A.V. *Spiranthes spiralis* (foto) [Elektronnyi resurs] 2011. Rezhim dostupa: <http://www.plantarium.ru/page/image/id/104570.html>].
- Семагина Р.Н. Флора Кавказского государственного природного биосферного заповедника. Сочи, 1999. 228 с. [Semagina R.N. Flora Kavkazskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika. Sochi, 1999. 228 s.].
- Солодько А.С., Кирий П.В. Красная Книга Сочи. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды. Т. 1. Растения и грибы. Сочи, 2002. 148 с. [Solod'ko A.S., Kirii P.V. Krasnaya Kniga Sochi. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy. T. 1. Rasteniya i griby. Sochi, 2002. 148 s.].
- Солодько А.С., Макарова Е.Л. Орхидеи Сочинского Причерноморья. Сочи, 2011. 48 с. [Solod'ko A.S., Makarova E.L. Orkhidei Sochinskogo Prichernomor'ya. Sochi, 2011. 48 s.].
- Татаренко И.В. Атлас побегово-корневых модулей орхидных России и Японии. М., 2015. 238 с. [Tatarenko I.V. Atlas pobegovo-kornevykh modulei orkhidnykh Rossii i Yaponii. M., 2015. 238 s.].
- Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 207 с. [Tatarenko I.V. Orkhidnye Rossii: zhiznennye formy, biologiya, voprosy okhrany. M., 1996. 207 s.].
- Тимухин И.Н. Орхидеи Кавказского заповедника // 80 лет Кавказскому заповеднику – путь от Великокняжеской охоты до Всемирного природного наследия. Сочи: Проспект, 2003. Вып. 17. С. 147–172 [Timukhin I.N. Orkhidei Kavkazskogo zapovednika // 80 let Kavkazskomu zapovedniku – put' ot Velikoknyazheskoi okhoty do Vsemirnogo prirodnogo naslediya. Sochi: Prospekt, 2003. Vyp. 17. S. 147–172].
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 217 с. [Tsenopopulyatsii rastenii (osnovnye ponyatiya i struktura). M., 1976. 217 s.].
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с. [Cherepanov S.K. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR). SPb., 1995. 992 s.].
- Черновол В.П. Орхидеи Туапсинского района. Туапсе, 2006. 56 с. [Chernovol V.P. Orkhidei Tuapsinskogo raiona. Tuapse, 2006. 56 s.].
- Arditti J., Ghani A.K.A. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // New Phytol. 2000. Vol. 145. P. 367–421.
- Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. Morphometry of orchid seeds. 1. Paphiopedilum and native California and related species of *Cypripedium* // Amer. J. Bot. 1979. Vol. 66. N 10. P. 1128–1137.
- Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. Morphometry of orchid seeds. 2. Native California and related species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Corallorhiza* and *Epipactis* // Amer. J. Bot. 1980. Vol. 67. P. 347–365.
- Baumann B., Baumann H. Beitrage zur Orchideenflora des Libanon. // J. Eur. Orch. 2005. Vol. 37. N 2. P. 247–286.
- Baumann P., Kuenkele S., Lorenz R. Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten. Stuttgart, 2006. 334 p.
- Bojňanský V., Fargašová A. Atlas of seeds and fruits of Central and East-European Flora: The Carpathian Mountains Region. Dordrecht, 2007. 1046 p.
- Claessens J., Kleynen J. The flower of the European orchid – Form and function. Geulle, 2011. 439 p.
- Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES, Appendix II) 2006.
- Delforge P. Orchids of Europe, North Africa and the Middle East (3rd ed.). L., 2006. 640 p.

- Dressler R.L.* Phylogeny and classification of the orchid family. Portland, Oregon, 1993. 278 p.
- Flora iberica: plantas vasculares de la Peninsula Iberica e Islas Baleares / editores, S.Castroviejo...[et al.]. Vol. XXI. Smilacaceae–Orchidaceae. C. Aedo & A. Her-rero, eds. lit. II. Madrid, 2005. 366 p.
- Hagerup O.* Bud autogamy in some nongthern orchids. // *Phytomorphology*. 1952. N 2. P. 51–60.
- Hoskovec L.* *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. – Autumn Ladie’s Tresses / *Botany.cz*. [Электронный ресурс] 2007 (<http://botany.cz/cs/spiranthes-spiralis>).
- Jacquemyn H., Hutchings M.J.* Biological Flora of the British Isles: *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. // *Journal of Ecology*. 2010. Vol. 98. N 5. P. 1253–1267.
- Kreutz C.A.J.* Die Orchideen der Türkei. Selbsterlag Landgraaf & Raalte. 1998. 768 p.
- Machon N., Bardin P., Mazer S.J., Moret J., Godelle B., Austerlitz F.* Relationship between genetic structure and seed and pollen dispersal in the endangered orchid *Spiranthes spiralis* // *New Phytologist*. 2003. N 157. P. 677–687.
- Rossi W.* Orchidee d’Italia. Quad. Cons. Natura 15. Min. Ambiente. Ist. Naz. Fauna Selvatica, 2002. 333 p.
- Vlčko J., Ditě D., Kolník M.* Vstavačovite Slovenska – Orchids of Slovakia. Zvolen: ZO SZOPK Orchidea, 2003. 120 p.
- Wells T.C.E.* Changes in a Population of *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. at Knocking Hoe National Nature Reserve, Bedfordshire, 1962–65 // *J. Ecol.* 1967. Vol. 55. N 1. P. 83–99.
- Willems J.H., Balounova Z., Kindmann P.* The effect of experimental shading on seed production and plant survival of *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae) // *Lindleyana*. 2001. Vol. 16. P. 31–37.
- Willems, J.H., Lahtinen, M.L.* Impact of pollination and resource limitation on seed production in a border population of *Spiranthes spiralis* // *Acta Botanica Neerlandica*. 1997. Vol. 46. P. 365–375.

Поступила в редакцию / Received 14.06.2016
Принята к публикации / Accepted 23.04.2017

FEATURES OF BIOLOGY AND DISTRIBUTION OF *SPIRANTHES SPIRALIS* (L.) CHEVALL. (ORCHIDACEAE) IN THE SOCHI BLACK SEA REGION (WEST CAUCASUS)

E.A. Averyanova¹

The results of investigation of *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. (Orchidaceae) in the Russian Black Sea region (West Caucasus) in 2010–2015 are presented in the article. *S. spiralis* grows in five types of habitats: meadows, in the edge of a wood, in the woods, in abandoned gardens and parkland. Revealed 19 new localities. The number of plants of studied populations varies independently and widely. The time of onset of phenophases depend largely on weather conditions, it can shift in dry years for 2–4 weeks. The summer dormancy period varies from 3 months to 2 weeks, or completely absent. The flowering period is lasting up to 2 months, usually covers the September–October. Reproduction is via seeds and presumably vegetative. We have seen two species of insect pollinators – *Bombus lucorum*, *B. pascuorum*. The percentage of fruit set is 90–100%, the average number of fruits per individual is $20,23 \pm 0,96$. One plant produces up to 70 thousand seeds. The seeds have an average size of $518,7 \times 126,4 \mu\text{m}$, the volume of the air space is 57%. The period of dissemination continues for more than 3 months, sometimes up to the end of winter. We found several groups of animals consorts (Hymenoptera, Lepidoptera, Hemiptera, arachnids, molluscs). Phytophages of *Spiranthes spiralis* have been found – naked slugs and caterpillars of moths (Geometridae). Mostly *S. spiralis* populations grow in protected areas, but due to the location of the border environs, many of them are threatened with extinction.

Key words: Orchidaceae, *Spiranthes spiralis*, biology, ecology, protection, West Caucasus.

¹ Averyanova Elena Anatol’evna, Sochi Institute of the Russian Peoples’ Friendship University; Sochi Branch of the Russian Geographical Society (drjoma2zimovnikova@gmail.com).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ
CRITIQUE AND BIBLIOGRAPHY

Рецензия на книгу: Л.В. Гагарина «Гиалектовые лишайники (семейства Gyalectaceae Stizenb. и Coenogoniaceae (Fr.) Stizenb.) внетропической Евразии». СПб., 2015. 240 с.

Book review L.V. Gagarina «Gyalectoid lichens (families Gyalectaceae Stizenb. and Coenogoniaceae (Fr.) Stizenb.) in extratropical Eurasia». SPb., 2015, 240 p.

Классическими и современными методами проведена таксономическая обработка 62 видов накипных гиалектовых лишайников, встречающихся на территории внетропической Евразии. Монография состоит из 7 глав и 3 приложений. Обработан большой объем материала: изучены типовые образцы лишайников, хранящиеся в ряде гербариев России, Финляндии, Швеции, Литвы, а также образцы, как собранные самим автором, так и полученные от других исследователей из гербариев России и зарубежных стран. Автором описаны три новых для науки вида, предложены лектотипы для 34 названий таксонов, 1 новая номенклатурная комбинация.

Приведен подробный обзор сведений по истории изучения и развития взглядов на систему гиалектовых лишайников с 1798 по 2010 г. Библиография включает 377 источников, большая часть из которых (293) иностранные. Морфологические исследования проведены с использованием стереоскопического микроскопа и сканирующего электронного микроскопа. Приведены сведения по онтогенезу и анатомии гиалектовых лишайников. Проведено сравнение особенностей конидиального спороношения у 11 видов из 5 родов.

При идентификации лишайниковых метаболитов использован метод тонкослойной хроматографии и впервые в лихенологической практике метод метаболитики.

В экологическом анализе учтено влияние на распространение гиалектовых лишайников освещенности, влажности, субстрата. Выделены шесть эколого-субстратных групп. Прослежено распространение гиалектовых лишайников по областям Голарктического флористического царства. Составлены ключи для определения семейств, родов, видов.

Составлен конспект гиалектовых лишайников внетропической Евразии. Даны характеристики видов, включающие синонимы, диагноз вида, химию, таксономические особенности и сравнение с близкими видами, экологию и распространение, изученные образцы, исследованные экзикаты, распространение в России и общее распространение.

Отдельная глава посвящена геносистематике гиалектовых лишайников. Приведены карты распространения видов на территории России и на территории внетропической Евразии. Монография иллюстрирована фотографиями, рисунками, таблицами.

Т.Ю. Толпышева¹

Поступила в редакцию / Received 05.05.2015
Принята к публикации / Accepted 17.03.2016

¹ Толпышева Татьяна Юрьевна – вед. науч. сотр. биологического факультета МГУ, докт. биол. наук (tolpysheva@mail.ru) [Tolpysheva Tatiana Yurievna faculty biology Lomonosov State University (tolpysheva@mail.ru)].

Biological series
Volume 122. Part 5
2017

C O N T E N T S

<i>Monakhova M.A., Anuchina A.A.</i> The Chromosomal Theory of Heredity: A century later	3
<i>Shirokov V.N.</i> The Sense Organs on the Antennae, Cerci and Terminal Filament of Larvae and Imago of the Silverfish <i>Lepisma saccharina</i> L., 1758 (<i>Zygentoma</i> : Lepismatidae)	11
<i>Chaika S.Yu., Shirokov V.N.</i> The Correlation of Morphogenesis of the Brain Centers with Embryonic Molts in the Locust <i>Locusta migratoria</i> (Orthoptera, Acrididae)	18
<i>Zosima, the pater archimandrite and entomologist (Shevchuk), Sviridov A.V.</i> Noctuid Moths (Lepidoptera: Noctuidae) of the Lower Reaches of the Nerl River Collected by Pater Archimandrite Zosima (Shevchuk) in the Vladimir Area of Russia	26
<i>Ishkaeva A.F., Nikitsky N.B.</i> Fauna and Ecology of Leioidid Beetles (Coleoptera, Leioididae) of Komi Republic	32
<i>Semenuyk O.B., Bogatyrev L.G., Vaganova M.A.</i> Characteristics of Litter Parkland Historic Landscapes on the Example of the Museum-Estate «Arkhangelskoe»	37
<i>Shiryayev A.G.</i> New Data on Aphylophoroid Fungi of the Ilmensk State Nature Reserve (Chelyabinsk Province, Russia)	50
<i>Alexeev Yu.E., Mavrodiyev E.V.</i> <i>Eragrostis frankii</i> C.A. Mey. ex Steud. – a new alien species in flora of Lower Volga	60
<i>Averyanova E.A.</i> Features of Biology and Distribution of <i>Spiranthes spiralis</i> (L.) Chevall. (Orchidaceae) in the Sochi Black Sea Region (West Caucasus)	65
<i>Critique and Bibliography</i>	
<i>Tolpysheva T.Yu.</i> Book review L.V. Gagarina «Gyalectoid lichens (families Gyalectaceae Stizenb. and Coenogoniaceae (Fr.) Stizenb.) in extratropical Eurasia»	76

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

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

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

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

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

Контактные телефоны: (495)939-27-21 (Нилова, ботаника); (495)629-48-73 (Свиридов, зоология). Редакция оставляет за собой право не рассматривать рукописи, превышающие установленный объем или оформленные не по правилам.

Правила оформления рукописи

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

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

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

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 // Журнал Русского ботанического общества. 1931. Т. 16. Вып. 5–6. С. 459–472.

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

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

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

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

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

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

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