

УДК 595.78

З. С. Гершензон

**ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ
ГОРНОСТАЕВЫХ МОЛЕЙ (LEPIDOPTERA, YPONOMEUTIDAE)**

Особливості біології палеарктичних горностаєвих молей (Lepidoptera, Yponomeutidae). Гершензон З. С. — Наведена узагальнена характеристика біологічних особливостей преімагінальних та дорослої стадій розвитку палеарктичних видів горностаєвих молей. Біологічний тип гусениць розглянуто в порівняльно-еволюційному аспекті.

К л ю ч о в і с л о в а. Lepidoptera, Yponomeutidae, біологія, Палеарктика.

Biological Peculiarities of the Palearctic Small Ermine Moths (Lepidoptera, Yponomeutidae). Gershenson Z. S. — A general characteristics of the adult and immature small ermine moths biological peculiarities is given. Biological type of the larvae is considered in comparative evolutionary aspect.

K e y w o r d s: Lepidoptera, Yponomeutidae, bionomy, Palearctics.

На основании результатов многолетних исследований автора, с учетом литературных данных, включающих сведения, полученные в процессе лабораторно-полевых экспериментов с использованием современных методик, впервые составлена характеристика основных особенностей биологии горностаевых молей Палеарктики, среди которых много экономически важных видов. Рассмотрен биологический тип гусениц этих молей в свете эволюционных тенденций. Работа подготовлена при поддержке международного научного фонда Джорджа Сороса.

Горностаевые моли Палеарктики приурочены, в основном, к древесно-кустарниковой растительности и распространены во всех ландшафтных зонах, кроме тундры и пустынь. Большинство видов обитает в лесной и лесостепной зонах, предпочитая сухие опушки с подлеском и цветущим разнотравьем. Жизненный цикл некоторых видов проходит в горах на высоте до 3000 м н.у.м. Так, к горным видам относятся, например, *Kessleria zimmermanni* Now., *K. alpicella* (H.-S.), *K. castlischella* (Frey), развивающиеся в Татрах и Альпах, *K. tatrica* Friese — в Татрах, *K. pyrenaica* Friese — в Пиренеях, *K. caucasica* Friese — в горах Кавказа. Ряд видов (*Paraswammerdamia orchichella* Friese, *Yponomeuta rhemnellus* Gersh.) обитает в степных фитоценозах. К таежным ландшафтам приурочены такие виды, как *Yponomeuta zagulajevi* Gersh., *Y. kostjuki* Gersh., *Y. griseomaculatus* Gersh., *Y. pauciflora* Efr., *Y. cinefactus* Meyer.

Благодаря широкой амплитуде распространения кормовых растений стациальная приуроченность горностаевых молей довольно разнообразна. Представители этого семейства обитают на опушках хвойных лесов (виды родов *Ocnerostoma* Zell., *Cedestis* Zell.), в смешанных лесах (большинство видов), на лугах (*Yponomeuta vigintipunctatus* (Retz.), *Euhypnomomeuta stannellus* (Thnbg.)), в плодовых садах (например, вида рода *Yponomeuta* Latr., относящиеся к комплексу «плодовая горностаевая моль»), в лесопарковых насаждениях (*Yponomeuta evonymellus* (L.), *Y. cognatellus* (Hb.)), *Paraswammerdamia caesiella* (Hb.), виды рода *Swammerdamia* Hb.).

Сроки появления в природе имаго горностаевых молей варьируют в различных ландшафтных зонах в зависимости от климатических условий, прежде всего температуры и влажности воздуха, конкретного года, что видно на примере бересклетовой горностаевой моли (таблица).

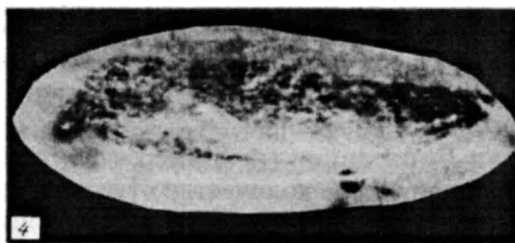
Климатические условия и сроки появления и массового лета бабочек бересклетовой горностаевой моли в различных ландшафтных зонах (1977 г.)

Climatic conditions, appearance and mass flight of *Yponomeuta congatellus* in different landscape zones (1977)

Ландшафтная зона, местность	Среднемесячная температура мая, °С	Среднее количество осадков в мес, мм	Начало вылета бабочек	Сроки массового лета
Полесье (окр.Киева)	12,5	178,7	30.06	6—28.07
Степная (Донецкая обл., Новоазовский р-н)	16,4	35,6	8.06	22.06—14.04

Бабочки горностаевых молей наиболее активны в сумерках; днем они прячутся в затененных местах: на нижней стороне листьев деревьев и кустарников или в глубине травостоя. В спокойном состоянии принимают характерную позу: тело почти параллельно субстрату, крылья сложены, усики прижаты к крыльям (рисунок, 1). Летают на небольшие расстояния, обычно перепархивая с веток на травостой и обратно неподалеку от мест вылода. Бабочки выходят из куколок с недоразвитыми яйцами, их созревание происходит внутри яйцевых трубок в течение 3—4 дней. При этом имаго горностаевых молей нуждаются в дополнительном питании, в природе они питаются нектаром цветов, в лаборатории потребляют сахарный сироп. Дополнительное питание увеличивает продолжительность жизни имаго и количество яиц. По наблюдениям некоторых исследователей (Иванников, Карабалаев, 1973), у горностаевых молей рода *Yponomeuta* L a t г. первыми из куколок выходят самцы, а самки — на 1—3 дня позднее. Процесс выхода бабочки из куколки длится 3—5 мин. Вышедшая бабочка расправляет крылья в течение 30—40 мин, а через 60—80 мин может летать. Спаривание происходит на 3—4-й день после вылета и длится от 2 до 36 ч. У молей *Yponomeuta cognatellus* (H b.), *Y. malinellus* (Z e l l.), *Y. padellus* (L.), *Y. rorellus* (H b.), *Y. vigintipunctatus* (R e t z.) были обнаружены различные реакции в обонятельных клетках антеннальных сенсилл самцов при раздражении половыми аттрактантами, свидетельствующие о наличии определеннолого состава последних у каждого конкретного вида, что способствует половой изоляции (Perg, Otter, 1978). С помощью метода регистрации биоэлектрической активности от кончика трихоидной антеннальной сенсиллы у самцов *Yponomeuta* L a t г. найдены одиночные ольфакторные клетки; для каждого вида установлено 2—3 электрофизиологических типа трихогенных сенсилл, спектр реакций клеток которых имеет видовую специфику (Perg, 1982). Это служит доказательством того, что у самок различных видов *Yponomeuta* L a t г. имеются видоспецифичные многокомпонентные половые феромоны. Экспериментальные наблюдения за бабочками молей *Y. evonymellus* (L.), *Y. cognatellus* (H b.), *Y. padellus* (L.), *Y. plumbellus* (S c h i f f.) показали, что испускание самками феромонов стимулируется присутствием кормового растения (Hendrikse, 1987).

Таким образом, действие половых феромонов — один из основных факторов репродуктивной изоляции видов сем. Yponomeutidae, причем важным стимулятором этого процесса служат кормовые растения. На основе сопоставления рассмотренных данных с поведением и циклами развития отдельных видов можно заключить, что наличие одинаковых компонентов половых феромонов у конкретных видов свидетельствует о происхождении последних от общих предков, а видообразование у горностаевых молей тес-



Общий вид, коконы и гнездо горностаевых молей рода *Yponomeuta*: 1 — характерная поза бабочки рода *Yponomeuta* в спокойном состоянии; 2 — гнездо гусениц *Y. malinellus* после окончания питания; 3 — коконы *Y. cognatellus*; 4 — кокон *Y. padellus*.

Total view, cocoons and nest of the *Yponomeuta* small ermine moths: 1 — characteristic roost posture of an *Yponomeuta* adult; 2 — *Y. malinellus* larval nest after feeding concluded; 3 — *Y. cognatellus* cocoons; 4 — *Y. padellus* cocoon.

но связано с пищевой специализацией (Lofstedt, Pers, 1985; Hendrikse, 1987; Herrebout, 1990; Kooi, 1990, 1991).

Брачное поведение горностаевых молей подробно изучено на примере *Yponomeuta padellus* L. (Hendrikse, 1986). Перед спариванием самка принимает характерную призывную позу: брюшко изогнуто вентрально, и его конец вытянут, крылья и дистальная часть тела несколько приподняты, задние ноги частично выпрямлены. Максимум призывной активности при температуре воздуха 24°C сохраняется от 7 до 23 сут (Hendrikse, 1978; Буда, Каралюс, 1984). У некоторых видов горностаевых молей рода *Yponomeuta* Latr. (*Y. evonymellus* (L.), *Y. cognatellus* (H b.), *Y. padellus* (L.)) половая активность самцов приходится на начало суток (4–6 ч), в то время как, например, самцы *Y. plumbellus* (Schiff) активны в полночь (Herrebout et al., 1984). Самец реагирует на половой феромон трепетанием крыльев, ритмичным движением усиков с частотой около 100 раз в мин, выдвиганием вальв и абдоминальных волосяных кисточек. Самец приближается к самке зигзагообразным полетом, при этом вентральная сторона усиков обращена

к источнику феромона. В непосредственной близости от бабочки самец усиками ощупывает субстрат, затем приближается к самке, большей частью сзади, и приступает к спариванию. В совокупительной сумке находится до 3 сперматофор, причем иногда копуляция не заканчивается их введением, и через 2—3 дня спаривание повторяется. Самцы и самки полигамны и могут копулировать 8—10 раз.

Бабочки горностаевых молей через 7—20 дней после спаривания откладывают яйца преимущественно на кору молодых веток кормового растения вблизи от почек. Перед откладкой яиц самка сначала бегает по ветке, потом останавливается, и на конце брюшка у нее высовывается яйцеклад, которым она щупает кору, затем, судорожно двигая брюшком, начинает откладывать яички. Самка кладет яйца одно на другое черепицеобразно и покрывает яйцекладку слизистыми выделениями, которые быстро затвердевают, образуя так называемый “щиток”. Щитки большей частью имеют удлиненно-овальную или круглую форму; сначала они светло-желтые, потом краснеют, постепенно приобретая бурый цвет, сливающийся с окраской коры. Щитки предохраняют яйца, а затем отродившихся гусениц, от неблагоприятных воздействий окружающей среды. Некоторые виды, например *Yponomeuta plumbellus* (S c h i f f.), не образуют щитков, самки откладывают яйца в трещины коры. Известно, что плодовитость бабочек пропорциональна массе их куколок. У горностаевых молей репродуктивность самки зависит от количества фитомассы, съеденной гусеницами, а также от наличия дополнительного питания имаго. Недостаток пищи у гусениц вызывает задержку их роста и развития; такие гусеницы быстрее окукливаются, куколки отстают в весе, вышедшие из них бабочки меньше средних размеров. Перечисленные факторы, в сочетании с недостаточным дополнительным питанием (например, если скошено цветущее разнотравье) негативно влияют на количество отложенных молью яиц. В среднем самки горностаевых молей откладывают 20—50 яиц, составляющих 2—3 яйцекладки. При массовом размножении (например, яблонная, ивовая горностаевые моли) отдельные особи откладывают 80—200 яиц.

Период лета, вследствие дополнительного питания имаго, у горностаевых молей растянут; средняя продолжительность жизни бабочек 20 дней, максимальная — 70 дней.

Я и ц о. Продолжительность развития эмбриона от откладки яйца до вылупления гусеницы подвержена большим колебаниям в зависимости от температуры воздуха и влажности окружающей среды. Так, по данным Ф.Отто (Otto, 1964), у видов рода *Paraswammerdamia* F r i e s e в условиях лаборатории при температуре 18—20°C эмбриональное развитие длится 17—22 сут, а в природе этот срок удлиняется до 4 недель. У большинства представителей рода *Yponomeuta* L a t g. яйца развиваются в течение 7—15 сут. У только что отложенного яйца внутреннее содержимое представляет собой гомогенно недифференцированное желточное тонкозернистое вещество. Через несколько (6—10) дней появляются 2 темных пятна, соответствующие глазной области головы. Затем формируется головная капсула, и становится различимой сегментация тела будущей гусеницы. К концу эмбрионального развития желточное вещество полностью расходуется на формирование личинки, и в хорионе находится свернувшаяся гусеница, готовая к выходу из яйца.

Г у с е н и ц а. Сформировавшаяся гусеница прогрызает яйцевую оболочку и, не выходя из-под щитка, начинает питаться растительными клетками коры. У большинства горностаевых молей гусеницы с наступлением холодов прекращают питание и остаются зимовать под щитком. Весной,

почти одновременно с распусканием почек, из-под щитков выходят гусеницы I возраста и либо минируют почки, листья или стебли кормового растения (например, гусеницы *Yponomeuta malinellus* (Zell.), *Y. rorellus* (Hb.), *Y. plumbellus* (Schiff.), *Y. irrorellus* (Hb.), *Paraswammerdamia conspersella* (Tngstr.), *Euhypnometoides ribesiella* (Japn.), либо открыто питаются листьями (гусеницы *Yponomeuta padellus* (L.), *Pseudoswammerdamia combinella* Friese, *Paraswammerdamia lutarea* Haw.), образуя на ветках шелковинные гнезда (рисунок, 2). В минах гусеницы питаются в среднем 10—12 дней, затем линяют и переходят к питанию листьями, оплетая шелковиной листья и ветви. Такие гнезда служат надежной защитой для гусениц, поскольку они практически недоступны для птиц и многих ядохимикатов. В гнездах гусеницы живут колониями (виды *Yponomeuta* Latr.) или одиночно (виды *Swammerdamia* Hb.), питаются лиственной мякотью, отчего листья буреют и высыхают. Линька гусениц в пределах одного возраста проходит неодновременно, поэтому в одном гнезде встречаются гусеницы разных возрастов. Гусеницы плетут гнезда и питаются в основном вечером, ночью и рано утром, днем они пассивны. В очагах массового размножения шелковиной бывают опутаны ствол, ветки кормового растения и близлежащая травянистая растительность. Известны интересные данные о сохранении гнезда в чистоте, полученные при наблюдениях за “гигиеническим поведением” двадцатиточечной горностаевой моли *Yponomeuta vigintipunctatus* (Retz.) (Kooi, 1988). Гусеницы указанного вида откладывают экскременты на некотором расстоянии от места питания. Для этого гусеница периодически смещается назад, используя в качестве направляющей шелковую нить, вследствие чего экскременты скапливаются в определенном месте. Наблюдения автора свидетельствуют о том, что каждая гусеница имеет индивидуальный “туалет”. У гусениц последнего возраста расстояние от места откладки экскрементов обычно превосходит длину тела гусеницы ($1,23 \pm 0,16$ см) и составляет, в среднем, $1,95 \pm 0,90$ см (в одном случае до 4,3 см).

В результате исследований процессов сперматогенеза у *Yponomeuta malinellus* (Zell.) (Карабалаев и др., 1972) установлено, что у гусениц IV возраста пролиферация сперматогониев прекращается, и наблюдаются все стадии сперматогенеза от цист с растущими сперматоцитами I порядка до пучков почти зрелой спермы. Развитие гусениц в среднем длится 40—50 дней. Взрослые гусеницы, прекратив питание, собираются, большей частью, группами на ветках и стволе (стеблях) кормового растения. Пронимфальный период у большинства горностаевых молей короткий: от нескольких часов до 2 дней.

Известно, что зимующие гусеницы хорошо переносят морозы и имеют точку переохладения — 38°C (Kuusik, 1970).

Куколка. Гусеницы большинства видов горностаевых молей окукливаются в коконах. Коконны бывают с плотными стенками (*Yponomeuta malinellus* (Zell.), *Y. cognatellus* (Hb.), *Y. mahalebells* Guenee) (рисунок, 3) или тонкостенные, через которые просвечивает куколка (*Y. padellus* (L.)) (рисунок, 4), либо практически отсутствуют (*Y. rorellus* (Hb.)). У некоторых видов (*Y. vigintipunctatus* (Retz.), *Paraswammerdamia ornichella* Friese, *Euhypnometoides trachydelta* (Friese)) коконы располагаются одиночно, у других (*Yponomeuta evonymellus* (L.), *Y. malinellus* (Zell.), *Y. cognatellus* (Hb.), *Y. mahalebells* Guenee, *Y. orientalis* Zag.) — группами, причем при массовом размножении в одном гнезде бывает несколько сот склеенных друг с другом коконов. Развитие куколок в лабораторных условиях при температуре 20°C происходит в течение 10—12 сут, в природе — в течение 10—21 сут.

У большей части видов горностаевых молей зимуют гусеницы I возраста под щитком. У ряда видов (*Yponomeuta plumbellus* (Schiff.), *Paraswammerdamia iranella* Friese) зимуют яйца, у других (*Yponomeuta vigintipunctatus* (Retz.), *Paraswammerdamia lutarea* (Rav.), *P. ornichella* Friese) — куколки, а у видов рода *Euyponomeutoides* — бабочки.

Среди горностаевых молей фауны Палеарктики преобладают моновольтинные виды.

В заключение рассмотрим биологический тип гусениц исследованного семейства (согласно классификации А.М. Герасимова, 1952).

Гусеницы горностаевых молей — фитофаги и в течение большей части своего существования питаются открыто хлорофиллоносными частями кормового растения, то есть ведут свободный, или открытый, образ жизни. С морфологической стороны для них характерно присутствие на брюшных ногах многорядного венца крючков, расположенных неправильными рядами. У *Microfrenata* венечное расположение крючков на брюшных ногах считается примитивным признаком и свойственно преимущественно другому биологическому типу гусениц, ведущему скрытый образ жизни (мицетофагам, древесным детритофагам, галлообразователям). Свободный образ жизни, присущий гусеницам эволюционно продвинутого семейства *Yponomeutidae*, не является первичным у микрочешуекрылых, а наличие у них многорядного венца крючков на брюшных ногах, характерного для архаичных групп (*Tineoidea*, *Incurvarioidea* и др.) (Загуляев, 1988), свидетельствует о том, что у гусениц горностаевых молей эта морфологическая особенность тесно связана с их биологической спецификой и является результатом приспособления предковых форм *Yponomeutoidea* к прядильной деятельности и обитанию в паутинистых гнездах.

С открытым образом жизни гусениц горностаевых молей и их питанием хлорофиллоносными тканями растений тесно связана такая важная биологическая особенность как характер питания. Исходным типом трофических связей *Yponomeutoidea* является полифагия. Большинство гусениц палеарктических горностаевых молей — олигофаги, трофически приуроченные к 5 семействам цветковых растений: *Celastraceae*, *Rosaceae*, *Salicaceae*, *Rhamnaceae*, *Crassulaceae* (Гершензон, 1974, 1994). Процесс эволюции трофических связей у этих молей направлен от полифагии к монофагии, что, вероятно, как и у листоверток (Кузнецов, 1969), обусловлено уменьшением видового разнообразия кормовых растений вследствие обеднения полидоминантных биоценозов, в частности под влиянием антропогенного пресса. Эти факторы приводят к появлению олигофагии и концентрации гусениц в определенных растительных ассоциациях, где доминируют их кормовые растения. В условиях агробиоценозов гусеницы ряда видов (*Yponomeuta malinellus* (Zell.), *Y. padellus* (L.), *Y. cognatellus* (Hb.), *Y. rorellus* (Hb.), *Y. evonymellus* (L.), *Y. mahalebella* Gn.) оказываются трофически связанными с монокультурами, нередко принося существенный экономический ущерб.

Несомненно, что исследование биологических особенностей такого широко распространенного в природных и окультуренных ландшафтах семейства как горностаевые моли требует дальнейшего, углубленного изучения с учетом генетических факторов, тесно связанных с эволюционными аспектами видообразования.

Буди В. Г., Каралюс В. А. Суточная и возрастная динамика призывного поведения самок бересклетовой моли (*Yponomeuta cognatellus* Hb.) и мельничной огневки (*Ephestia kuehniella* Zll.) (Lepidoptera, Yponomeutidae et Pyralidae) // Хеморецепция насекомых. — Вильнюс, 1984. — N 8. — С. 5—11.

- Герасимов А. М. Насекомые чешуекрылые. Гусеницы. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. — 338 с. — (Фауна СССР; Т. 1. Вып. 2) с 1
- Гершензон Э. С. Трофические связи палеарктических видов горностаевых молей рода *Yponomeuta* (Lepidoptera, Yponomeutidae) // Вестн. зоологии. — 1994. — N 1. — С. 24–29.
- Загуляев А. К. Насекомые чешуекрылые. Злаковые стеблевые моли. — Л.: Наука, 1988. — 309 с. — (Фауна СССР; Т. 4. Вып. 7).
- Иванников А. И., Карабалаев У. У. Некоторые данные о биологии размножения яблоневой моли // Изв. АН КазССР. Сер. биол. — 1973. — N 4. — С. 40–42.
- Карабалаев У. А., Всеволодов Э. Б., Иванчиков А. Н. О сперматогенезе у яблоневой моли (*Yponomeuta malinellus* Zell., Yponomeutidae) // Там же. — 1972. — N 3. — С. 61–66.
- Кузнецов В. И. Экологические связи листоверток (Lepidoptera, Tortricidae) с растительностью юга Дальнего Востока // Докл. на XXI ежегодном чтении памяти Н. А. Холодковского. — Л.: Наука, 1969. — С. 27–52.
- Hendrikse A. De lokhouding van stippelmotwijfjes (Lep., Yponomeutidae) // Entomol. Ber. — 1978. — 38, N 4. — S. 53–54.
- Hendrikse A. Intra- and interspecific sex-pheromone communication in the genus *Yponomeuta* // Physiol. Entomol. — 1986. — 11, N 2. — P. 159–169.
- Hendrikse A. Role of host-plant stimuli in sexual behaviour of small ermine moths (*Yponomeuta*) // Ecol. Entomol. — 1987. — 12, N 4. — P. 363–371.
- Herrebut W. M. Phylogeny and host plant specialization: small ermine moths (*Yponomeuta*) as an example // Symp. Biol. Hung. — 1990. — 39. — P. 289–489.
- Herrebut W. M., Korner F. J. S. W., van der Linder R. W. Time sampling traps designed for small ermine moths (Lepidoptera, Yponomeutidae) // Meded. Fac. Landbouwwetensch. Rijksuniv. Gent. — 1984. — 49, N 3a. — P. 727–735.
- Kooi R. E. Keeping the web tidy: Hygienic behaviour of a small ermine moth (Lepidoptera: Yponomeutidae) // Entomol. Ber. — 1988. — 48. — N 9. — P. 145–146.
- Kooi R. E. Host-plant selection and larval food-acceptance by small ermine moths // Studies in *Yponomeuta*. — Leiden, 1990. — 9. — 151 p.
- Kooi R. E., van de Water T. P. M., Herrebut W. M. Food acceptance by a monophagous and an oligophagous insect in relation to seasonal changes in host plant suitability // Entomol. exp. appl. — 1991. — 59. — P. 111–122.
- Kuusik A. Vorgendikoidest ahistatud puud // Eesti loodus. — 1970. — N 8. — S. 490–493.
- Lofstedt Ch., van der Pers J. N. C. Sex pheromones and reproductive isolation in four European small armine moths // J. chem. Ecol. — 1985. — 11, N 5. — P. 649–666.
- Otto F. J. Zur Bionomie und Okologie der in Westfalen vorkommenden Arten der Gattung *Paraswammerdamia* Friese (Lepidoptera, Yponomeutidae) // Z. angew. Entomol. — 1964. — 12, N 4. — S. 387–433.
- Pers J. N. C. van der. Comparison of single cell responses of antennal sensilla trichodes in the nine European small ermine moths (*Yponomeuta* spp.) // Entomol. exp. et appl. — 1982. — 31. — N 3. — P. 255–264.
- Pers J. N. C. van der, den Otter C. J. Single cell responses from olfactory receptors of small ermine moths to sex attractants // J. Insect Physiol. — 1978. — 24. — P. 337–343.

Институт зоологии НАН Украины
(252601 Киев)

Получено 21.09.94

ЗАМЕТКИ

Cryptoxylomyia Mamaev, gen. n. (Diptera, Cecidomyiidae). — Типовой вид: *Rhipidoxylomyia excavata* Mamaev, 1964 (Энтомолог. обозр. — 43, 4: 900). — Изучение дополнительных материалов: неповрежденного самца (Алтайский заповедник, 2.07.1981) и ранее неизвестной самки (Уссурийский заповедник, 13.09.1964) позволило установить отличия типового вида от представителей рода *Rhipidoxylomyia* по таким признакам как существенная редукция вентральной части груди около передних тазиков, укорочение и сужение крыла, редукция ротовых органов, нитевидная форма и десклеротизация щупиков, слабая изогнутость коготков лапок, снабженных в основании зубцом, десклеротизация сперматек и своеобразная форма концевых пластинок яйшеклада, которые плотно сближены и формируют широкую овальную пластинку. Жгутик антенн самца и самки состоит из 11 члеников, каждый из которых несет по 4 сенсория, состоящие у самцов из 2, у самок — из 4–6 ветвей. Род относится к трибе Winnertzini. — Б. М. Мамаев (Всероссийский институт повышения квалификации руководящих работников и специалистов лесного хозяйства, Москва).