

БЮЛЛЕТЕНЬ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 126, вып. 5 **2021** Сентябрь — Октябрь
Выходит 6 раз в год

BULLETIN OF MOSCOW SOCIETY OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 126, part 5 **2021** September — October
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С О Д Е Р Ж А Н И Е

<i>Крюкова Н.В., Переверзев А.А.</i> Попутные наблюдения за бурым медведем (<i>Ursus arctos</i> Linnaeus, 1758) и лисицей обыкновенной (<i>Vulpes vulpes</i> (Linnaeus, 1758)) на побережье Чукотского полуострова	3
<i>Максимов С.А., Марущак В.Н., Дорофеева Л.М.</i> О причинах вспышек массового размножения бересклетовой горностаевой моли <i>Yponomeuta cagnagella</i> (Hübner, 1813) (Lepidoptera, Yponomeutidae)	13
<i>Богоутдинов Д.З., Гирсова Н.В., Кастальева Т.Б.</i> Идентификация фитоплазмы опунции одноключковой вариегатной из частной коллекции России	23
<i>Толпышева Т.Ю.</i> Структура популяций некоторых видов рода <i>Usnea</i> в Московской области	31
<i>Леонов М.В.</i> Электронный календарь МОИП: 2021 год, ботаники	41
<i>Потери науки</i>	
<i>Онипченко В.Г.</i> Памяти Фила Грайма (J.P. Grime, 1935–2021)	48

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 599.742.1: 599.742.2

**ПОПУТНЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ ЗА БУРЫМ МЕДВЕДЕМ
(*URSUS ARCTOS* LINNAEUS, 1758) И ЛИСИЦЕЙ
ОБЫКНОВЕННОЙ (*VULPES VULPES* LINNAEUS, 1758))
НА ПОБЕРЕЖЬЕ ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА**

Наталья Владимировна Крюкова¹, Андрей Анатольевич Переверзев²

^{1,2} Камчатский филиал Тихоокеанского института географии Дальневосточного
отделения Российской академии наук

Автор, ответственный за переписку: Наталья Владимировна Крюкова,
nkryukova@gmail.com

Аннотация. Проведены попутные наблюдения за бурым медведем и лисицей обыкновенной в течение 7 полевых сезонов (2003–2009 гг.) на побережье Анадырского залива Берингова моря – о. Коса Мээскын и косе Рэткын в окрестностях лежбищ тихоокеанского моржа. Всего зарегистрировано 112 ос. бурого медведя. Наибольшее число встреч пришлось с середины июля по первую половину августа. Обычное поведение бурых медведей – поисковое и кормовое. В июле – начале сентября медведи питались погибшими морскими млекопитающими, мидиями и ягодой. Обычно бурые медведи избегали встреч с человеком, в некоторых случаях не боялись и подходили близко. Проведены наблюдения за выводком (один щенок) лисицы обыкновенной в течение одного сезона. Наблюдения показали, что линька самки и щенка происходят на месяц позже, чем в средней полосе России. Приведены данные современной численности бурого медведя и лисицы обыкновенной по официальным данным департамента Чукотского автономного округа.

Ключевые слова: бурый медведь, лисица обыкновенная, север, Чукотка, Арктика

Финансирование. Попутные наблюдения велись в экспедициях, частично финансируемых ЧукотТИНРО, ТИНРО, ВНИРО и КФ ТИГ ДВО РАН.

Для цитирования: Крюкова Н.В., Переверзев А.А. Попутные наблюдения за бурым медведем (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758) и лисицей обыкновенной (*Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758)) на побережье Чукотского полуострова // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2021. Т. 126. Вып. 5. С. 3–12.

ORIGINAL ARTICLE

**INCIDENTAL OBSERVATIONS OF THE BROWN BEAR
(*URSUS ARCTOS* LINNAEUS, 1758) AND THE RED FOX
(*VULPES VULPES* (LINNAEUS, 1758)) ON THE COAST
OF THE CHUKOTKA PENINSULA**

Natalia V. Kryukova¹, Andrei A. Pereverzev²

^{1,2} Kamchatka Branch of the Pacific Geographical Institute, Far-Eastern Branch
of Russian Academy of Sciences

Corresponding author: Natalia V. Kryukova, nkryukova@gmail.com

Abstract. Incidental observations of the brown bear and the red fox were carried out during 7 field seasons (2003–2009) on the coast of the Anadyr Bay of the Bering Sea – the Meeskyn Spit Island and the Retkyn Spit in the vicinity of the Pacific walrus haulouts. A total of 112 brown bears have been recorded. The largest number of meetings took place

from mid-July to the first half of August. The usual behavior of brown bears is searching and foraging. In July and early September, the bears ate dead marine mammals, mussels and berries. Usually brown bears avoided meeting humans, in some cases they were not afraid and came close. Observations of a brood (one puppy) of a red fox were carried out during one season. Observations have shown that the molt of the female and the puppy occurs a month later than in central Russia. The data of the current abundance of brown bear and red fox are given according to the official data of the Department of the Chukotka Autonomous Okrug.

Keywords: brown bear, red fox, north, Chukotka, Arctic

Financial Support. Incidental observations were carried out in expeditions partially funded by ChukotTINRO, TINRO, VNIRO and KF TIG FEB RAS.

For citation: Kryukova N.V., Pereverzev A.A. Incidental observations of the brown bear (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758) and the red fox (*Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758)) on the coast of the Chukotka Peninsula // Byul. MOIP. Otd. biol. 2021. T. 126. Vyp. 5. S. 3–12.

На территории Чукотки обитает бурый медведь *Ursus arctos arctos* и лисица обыкновенная *Vulpes vulpes beringiana* Middendorff, 1875 (Аристов, Барышников, 2001; Барышников, 2007). Бурый медведь обычен на территории Чукотки и встречается повсеместно. По более ранним данным, популяция бурых медведей тундровой зоны на Чукотке составляла 400–500 ос. (Кречмар, 1997). Численность лисицы обыкновенной на Чукотке неизвестна. В настоящее время опубликованные данные о современном состоянии этих видов на Чукотке отсутствуют. Поэтому наши наблюдения важны для изучения питания медведей и регулярности посещения ими побережья, вызывает также интерес выведение потомства лисиц. Мы проводили попутные наблюдения за бурым медведем и лисицей обыкновенной в летний период 2003–2009 гг. во время изучения моржей (Переверзев, Крюкова, 2018).

Материал и методы

Наблюдения велись в районе лежбищ моржей, расположенных на мысу Мээскын о. Коса Мээскын и оконечности косы Рэткын (Берингово море). О. Коса Мээскын (длина 80 км, ширина от 50 до 100 м) с галечно-песчаным покрытием тянется вдоль материкового берега на удалении от 200 м до 2,5 км. Основное лежбище моржей расположено на мысу Мээскын (65°28'36.58" с.ш., 178°44'40.43" з.д.). Периодически лежбище моржей образуется и на другом конце острова – мысе Рэткын (Переверзев, Крюкова, 2018). Между островом и материковым побережьем находится местами мелководный пролив Каманавыт, глубина которого может однако достигать 3 м. Примерно в середине острова во время отлива появля-

ется отмель, по которой, вероятно, бурые медведи перебираются с материка на остров.

Песочно-галечная Коса Рэткын длиной 18,5 км начинается от мыса Чирикова и тянется к северо-западу, отделяя бухту Руддера от Анадырского залива. На конце косы в летне-осенний период располагается лежбище моржей (65°24'2.22" с.ш., 176° 2'27.55" з.д.). На расстоянии 3 км от конца косы, где расположено лежбище, на берегу бухты расположен дом наблюдателей. На косе и острове присутствует слабое травяное покрытие (рис. 1).

Ежедневно в течение светлого времени суток осматривали окрестности в радиусе около 5 км. Регистрировали каждого увиденного медведя и лисицу с указанием даты встречи, в некоторых случаях – времени и длительности наблюдения. Оценивали примерный возраст зверя (сеголеток, молодой (лончак, третьяк), взрослый), оттенок шерсти, направление движения, поведение и его реакцию на наблюдателя. Отмечали встречу помета медведя и его основные составляющие (без копрологического разбора). Следы регистрировали нерегулярно, отмечали лишь особо значимые, например следы самки с сеголетками. Сведения о числе зарегистрированных медведей в разные периоды и годы наблюдений представлены в табл. 1.

Дополнительно использованы данные наблюдений в период с 31 августа до 23 октября 2017 г. на пешем маршруте по каменистой тропе длиной около 7,5 км, которая вела через перевал на расстоянии от 3 до 200 м от края скального берегового обрыва от мыса Инчоун (с. Инчоун) до лежбища моржей, расположенного близ устья р. Венкорачан (Крюкова и др., 2019).

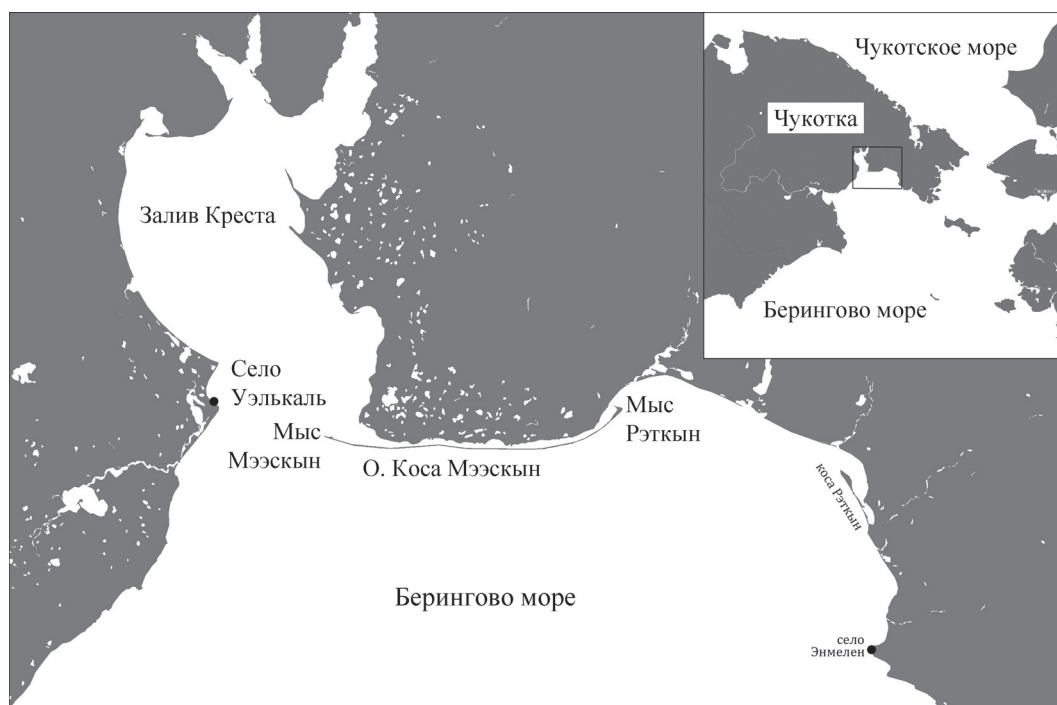


Рис. 1. Район наблюдения за бурым медведем и лисицей обыкновенной

В течение всего сезона работ лисицу удалось зарегистрировать только в 2008 г. в двух районах – на косе Рэткын (самка с подрастающим детенышем, один раз чужой лисенок) и на берегу с. Нунлигран (19 сентября, одна взрослая особь). На косе Рэткын наблюдения за самкой с детенышем велись в течение 2 месяцев. Описаны 22 встречи (за 18 дней) лисы и ее детеныша. Каждая встреча длилась от 2 до 60 мин.

Результаты и их обсуждение

Наблюдения за бурым медведем. Встречаемость в течение периода наблюдений

С начала наблюдений в районе лежбища моржей на мысе Мээскын были обнаружены многочисленные следы бурых медведей (медвежья тропа), далее эта тропа шла в глубь острова параллельно берегу, в 50 м от уреза воды. В районе лежбища много следов медведей разных размеров, повсюду помет, около десятка ям-лёжек. На косе Рэткын в период наблюдений 2004, 2007 и 2008 гг. также отмечали наличие «медвежьих троп», проходящих по центру косы, ее морской стороне и со стороны бухты в 10–15 м от кромки воды.

Всего в течение периода наблюдений в районе мыса Мээскын и его окрестностях зарегистрировано 73 бурых медведя, из которых один медведь

встречен в районе с. Уэлькаль (14.VIII 2008) и один – в глубине острова, примерно в 20 км от мыса Мээскын (09.VIII 2006). Кроме того, 01.VIII 2007 проведен попутный учет с лодки всех медведей на о. Коса Мээскын (примерно 70 км), на которой насчитали 13 ос.

В районе косы Рэткын и ее окрестностях всего зарегистрировано 39 бурых медведей. В том числе 11.VII 2008 проведен попутный учет с лодки по маршруту с. Энмелен – коса Рэткын, на котором насчитали 9 ос., из которых 5 ос. обнаружены в районе стационарных наблюдений. Проведен также (04.VIII 2007) попутный учет с лодки на материковой стороне бухты Руддера (в глубь бухты), при этом обнаружены один взрослый медведь и два молодых (лончаки). В тот же день в районе мыса Чирикова (в тундре) в 1,0–1,5 км встречен взрослый медведь, поедающий морошку (со слов охотника), а у ручья-водопада, впадающего в бухту обнаружена медвежья тропа со свежими следами, место лежки медведя с задирами и свежим пометом. В 2005 и 2007 гг. на мысе Мээскын и в 2007 г. на косе Рэткын в районе регулярных наблюдений не встречено ни одной особи бурого медведя, только следы.

Обобщение результатов регулярных наблюдений, проведенных в районе лежбищ моржей, позволило представить распределение встреч бурых медведей в период проводимых исследований (рис. 2). Регулярные встречи бурых медведей

Т а б л и ц а 1

Число зарегистрированных бурых медведей на мысе Мээскын о. Коса Мээскын и косе Рэткын в разные периоды наблюдений в 2003–2009 гг.

Год	Мыс Мээскын		Коса Рэткын	
	период наблюдений	число встреченных зверей/убито	период наблюдений	число наблюдаемых зверей
2003	08.VIII–26.IX	11/3	–	–
2004	–	–	31.VII–18.IX	3
2005	11.VII–24.VIII	0	–	–
2006	17.VII–23.VIII	9/4	–	–
2007	28.VII–05.IX	13/4	28.VII–03.IX	3
2008	26.VII–03.IX	23/2	11.VII–12.IX	33
2009	19.VII–24.VIII	17/3	–	–
Всего	–	73/16	–	39

происходили в периоды с 19 июля по 19 августа (49 из 50 ос.) на о. Коса Мээскын и с 11 июля по 12 августа (27 из 31 ос.) на косе Рэткын. Позже встречи становились редкими.

Обычно медведей встречали в районе наблюдений в вечерне-утреннее время (до 9.00 и после 18.00). Как в районе мыса Мээскын, так и на косе Рэткын медведи чаще встречались одиночками, реже – группами (обычно объединялись молодые особи).

На мысе Мээскын: 27.VII 2006 были встречены 3 лончака, 28.VII 2008 – 2 молодые особи, 19.VII 2009 – группа из 4 молодых особей, 14.VIII 2009 – 2 молодые особи (лончаки-третьяки). В составе групп были также самки с детенышами: самка с двумя лончаками (21.VII 2006) и самка с сеголетком (19.VII 2009). На косе Рэткын только один раз (19.VII 2008) мы встретили двух взрослых медведей, которые шли один за другим (на расстоянии примерно 50 м) по берегу бухты. В остальных случаях группа состояла из самки с детенышами (3 встречи). Первые две встречи произошли 11.VII 2008 во время попутного учета с лодки. Сначала на склоне мыса Чирикова (основание косы) возле птичьих базаров встретили самку с двумя сеголетками, а позже на конце косы – самку с лончаками. Третья встреча произошла ранним утром 04.VIII 2008 – медведица с сеголетком шла по косе Рэткын.

По данным измерения ширины пальмарной мозоли следов медведей на косе Рэткын, которое проводили только трижды, были зарегистрированы: один раз (10.VIII 2008) самка (16,5 см) с

двумя сеголетками (7 см) и дважды (28.VII 2008 и 10.VIII 2008) одиночные медведи (11 и 15,5 см соответственно).

По нашим наблюдениям, на косе Рэткын окрас медведей ($n = 33$) варьировал, присутствовали черный, рыжий, бурый и светло-бурый (почти соломенный) оттенки, большинство особей имели бурый ($n = 14$) и рыжий ($n = 9$) оттенок.

Питание

Процесс питания медведей зарегистрирован всего несколько раз. Самка с двумя лончаками (11.VII 2008) на конце косы Рэткын ели какие-то морские выбросы, возможно моллюсков, так как никаких погибших животных в этом месте не обнаружено, а в оставленном свежем помете присутствовали створки мидий.

В августе 2003 г. в районе мыса Мээскын медведи регулярно подходили к трем погибшим ларгам и ели их. В июле 2006 г. недалеко от мыса Мээскын на берегу три молодых медведя объедали прошлогодний труп моржа. На косе Рэткын 12.VIII 2004 медведь ночью поедал погибшего сеголетка моржа недалеко от лежбища. Рядом обнаружен помет черного цвета с остатками шикши.

В начале июля 2008 г. на косе Рэткын медведи раскопали старую мясную яму чукчей, вытащили оттуда ласту моржа и шкуры с остатками мяса, которые регулярно в течение месяца приходили грызть. В июле 2008 г. на косе Рэткын в фекалиях медведей отмечали корешки и стебли растений, по дороге на лежбище встречали вырытую с кор-

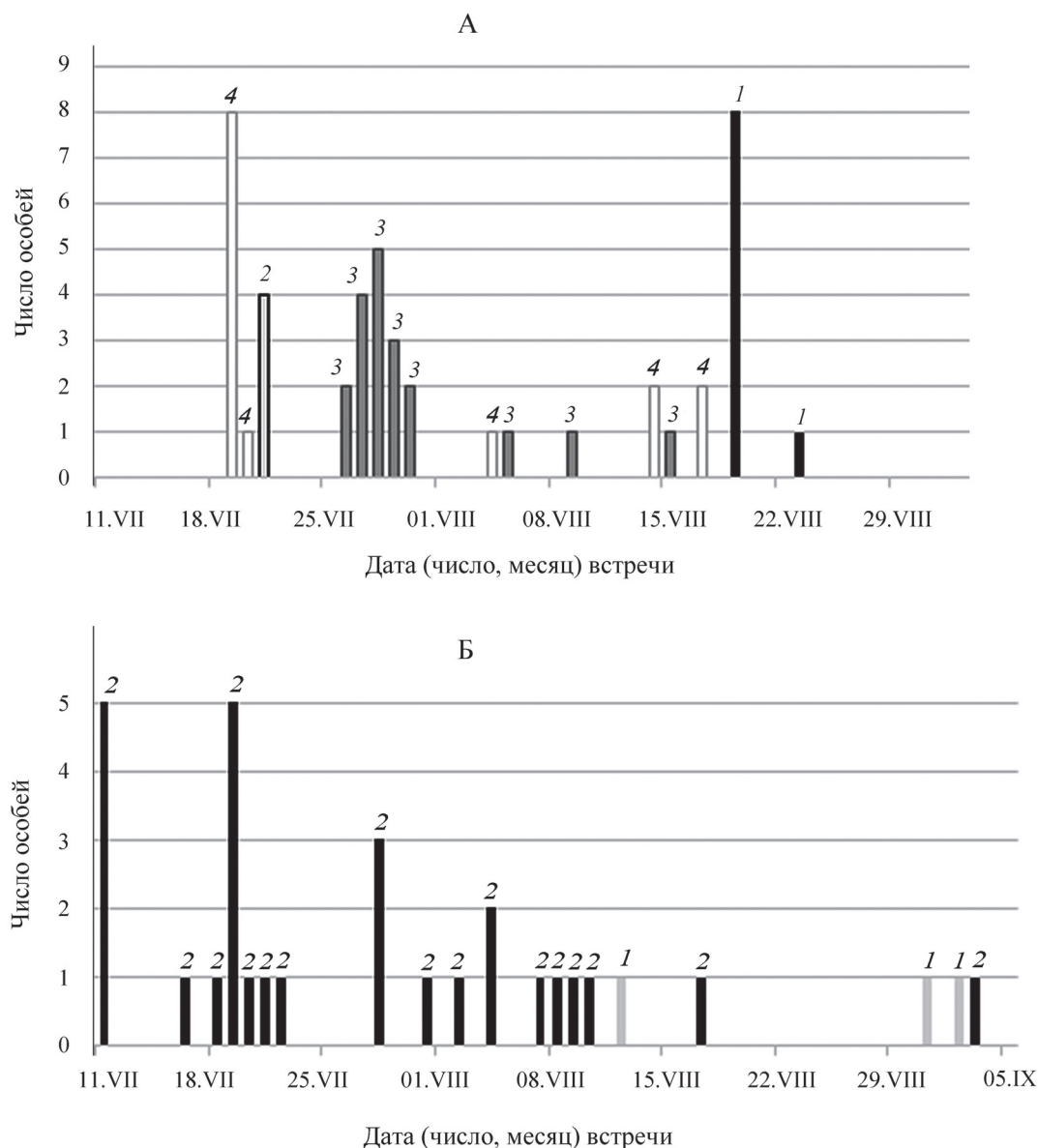


Рис. 2. Распределение встреч бурых медведей в разные годы в течение периода наблюдений: А – о. Коса Мээскын ($n = 50$): 1 – 2003, 2 – 2006, 3 – 2008, 4 – 2009); Б – Коса Рэткын ($n = 31$): 1 – 2004, 2 – 2008)

нями родиолу розовую. В фекалиях в июле – начале августа преобладали кусочки створок мидий и трава, а в середине–конце августа – ягоды шикши и морошки, кусочки створок мидий (первая особь), ягоды шикши, брусники, морошки, трава, немного кусочков стебля с листьями шикши (вторая особь). Утром 31.VIII 2004 в 300–400 м от дома крупный медведь поедая шикшу, при этом периодически присаживался и нюхал воздух. В ночь на 02.IX 2004 медведь утащил мешок с навагой, оставленный охотниками, и ел ее в 100 м от дома. Тут же был обнаружен помет медведя с остатками шикши.

Во время наблюдений на маршруте «мыс Инчоун – лежбище моржей» ни одной встречи буро-

го медведя не зарегистрировано, однако отмечали следы его жизнедеятельности. Так, спустя несколько дней стали появляться фекалии прямо на тропе, на разных ее участках (самый близкий от села участок – склон сопки мыса Инчоун, рядом с местом регулярных наблюдений). В конце сентября в составе фекалий были в основном ягоды шикши, брусники и кусочки стеблей с листьями багульника. В некоторых местах появились задиры травы на 1–2 м в стороне от тропы. С появлением снежного покрова (16 октября) следы медведей на этом участке не встречались. Кроме того, в течение периода наблюдений отмечались регулярные подходы бурых медведей к трупам моржей и серых китов (следы лап и погрызов

трупов, выброшенных морем на косу, отделяющую лагуну Инчоун от Чукотского моря).

Как показывают наблюдения, выброшенные трупы морских млекопитающих являются важной составляющей рациона бурых медведей. Наличие большой доли белковой пищи в рационе бурого медведя на Чукотке по сравнению с другими подвидами, обитающими в лесной зоне, сообщали также и при более ранних исследованиях (Кречмар, 1997).

За время наблюдений на лежбищах не было отмечено ни одного случая нападения бурого медведя на моржей. Обычно медведей привлекали трупы морских млекопитающих, выброшенные морем. Однако близкие подходы медведей к лежбищу в поисках падали могли провоцировать панику среди моржей. Так, 23.VIII 2003 на мысу Мээскын появление бурого медведя на лежбище вызвало панику среди моржей без схода их в воду. В другом случае мы наблюдали, как вечером 07.VIII 2008 на косе Рэткын, когда медведь ходил по пустому лежбищу, периодически останавливаясь и нюхая что-то, поглядывал на моржей, которые в 30 м от берега спали в воде небольшими группами и никак на него не реагировали.

Таким образом, основное поведение бурых медведей, которое мы наблюдали – поисково-кормовое. Медведи шли преимущественно вдоль берега моря и иногда что-то ели. Погибшими морскими млекопитающими бурые медведи питались в течение периода наблюдений (июль–сентябрь). В июле в помете были отмечены также стебли травы, ракушки мидий и водоросли. Начиная с августа в помете стали появляться ягоды.

Похожее поисковое поведение бурых медведей мы наблюдали и в июне 2009 г., когда один из авторов (Н.В. Крюкова) помогал сотрудникам Магаданского заповедника проводить с борта судна попутные учеты бурого медведя, обследуя с помощью бинокля прибрежную часть заповедника.

Питание падалью отмечается также и для других северных районов, например Якутии (Ахременко, Седалищев, 2008), а в районах восточно-сибирских тундр медведь нападает на отдыхающих на берегу кольчатых нерп и морских зайцев (Минеев, 2007). Последнее вполне возможно и для бурых медведей Чукотки, хотя до сих пор прямых наблюдений охоты и умерщвления ластоногих не зарегистрировано.

Реагирование медведей на человека

Чаще всего наблюдения за бурым медведем проводили на расстоянии. При непосредственных столкновениях исследователю важно обо-

значить себя. На косе Рэткын было встречено 26 медведей. Внешний вид и речь человека у 5 ос. сразу вызвали реакцию избегания. На металлический шум (удары по металлу) реагировали 3 ос., на шум мотора лодки – 8 ос., на выстрелы петарды, светящимися зарядами «Сигнала Охотника» или ружья (по ситуации) – 10 ос. Дважды медведь не уходил окончательно, а пробежав немного, залегал на расстоянии 200–300 м. Один раз через полчаса-час зверь снова подошел близко к дому, второй раз наблюдатели создали металлический шум, пока медведь окончательно не ушел.

На о. Коса Мээскын подробно описаны встречи 21 медведя. Медведи проявляли поведение избегания человека при ударах по металлу (9 раз), выстрелах из ружья (4 раза), не боялись / не реагировали и были убиты 8 ос. Один раз 3 молодые особи отбежали при металлическом шуме, но остались на расстоянии 200 м, а когда стемнело, снова вернулись и были застрелены охотниками. Большинство (11 из 16) убитых медведей были молодые особи в возрасте 2–3 лет, которые или не реагировали на выстрелы или вновь возвращались. Остальные были взрослыми особями. На косе Рэткын и его окрестностях в период наблюдений не было убито ни одного медведя.

Охотники убивали медведей в случае настойчивого приближения к жилью человека и отсутствия поведения избегания человека. Поскольку на острове нет пресной воды, а только привозная и дождевая (собранная людьми в 200-литровые бочки), медведи часто подходили к балку ночью и пили воду из бочек, что делало воду непригодной для питья. В некоторых случаях и вовсе переворачивали бочки. Отсутствие страха перед человеком отмечали и в других районах – восточноевропейских тундрах (Минеев, 2007).

В районе лежбища на мысе Ванкарем (Чукотское море) за период наблюдений (Н.В. Крюкова) в августе–октябре 2010 и 2011 гг. следы бурого медведя были отмечены только один раз (сентябрь 2010 г.). Со слов местных жителей, бурого медведя встречали ближе к матерiku в тундровой местности. В районе мыса также регулярно встречались или продолжительно присутствовали белые медведи (Крюкова, Кочнев, 2014; Крюкова, 2015). Со слов М.С. Козлова, следы бурого медведя на утесе Кожевникова (мыс Шмидта) регистрировали в начале сентября 2018 г., в это время белые медведи уже присутствовали на утесе. Пересечение ареалов бурого и белого медведя в летне-осенний период не редкая ситуация на Чукотке, такое наблюдали на мысах Мээскын (о. Коса Мээскын), Ванкарем и

Шмидта, в бухте Кенискин (авторы статьи, личные сообщения: М.С. Козлов, С.И. Кавры, А.И. Шевелев; Крюкова, 2015). Обычная реакция бурого медведя – избегание встречи с белым медведем.

В последние годы отмечается увеличение численности бурых медведей по сравнению с более ранними данными. Так, по данным Департамента сельскохозяйственной политики и природопользования Чукотского автономного округа ([chukotka.pf/vlast/organy-vlasti/dep-selsk-hoz-i-prod-chao/](http://chukotka.pf/vlast/organy-vlasti/dep-selsk-hoz-i-prod-cha/), дата обращения – 23.08.2019), численность бурого медведя в 2011–2012 гг./2013–2018 гг. составила 3037/3200 ос. Распределение по районам (по числу особей): Анадырский – 1360/1487, Билибинский – 838/838, Иультинский – 327/327, Провиденский – 129/129, Чаунский – 276/276, Чукотский – 143/143. Бурый медведь относится к охотничьим ресурсам Чукотки. Отстрел бурых медведей лимитирован не жестко, поскольку зачастую они создают опасную ситуацию, заходя в села и не проявляя реакции избегания человека. Вероятно, увеличение численности бурых медведей увеличивает конфликтные контакты с человеком.

Местные жители (по крайней мере, жители сел Энмелен, Уэлен, Инчоун и Рыркайпий) отмечают блуждание на местном кладбище бурых медведей, пытающихся вырыть что-либо съестное. По рассказам охотников, бурые медведи часто вытаскивают из мясных ям запасенные на зиму моржовые мясные рулеты (села Энмелен, Лорино). Обычно медведей отгоняют стуком железных предметов, ракетницами, «Сигналом охотника» или выстрелами по камням и в воздух. В случае регулярного захода и отсутствия страха перед человеком медведей убивают. В целях добычи бурых медведей убивают редко. В отличие от лесной и лесотундровой зоны, для побережья характерны редко затихающие ветры. Это часто усложняет ситуацию в попытке обозначить себя для медведя, отпугнуть его с подветренной стороны или при устойчивом боковом ветре – ветер сносит звук и запах, и медведь не обнаруживает человека.

Таким образом, морские выбросы на побережье, особенно трупы морских млекопитающих, составляют важную часть питания бурых медведей в июне–июле (после берложного периода), когда еще нет ягод или другой доступной пищи. В это время встречаемость бурых медведей на побережье моря высока. В августе в тундре появляются ягоды (шикша, брусника, морошка) и медведь переходит на питание ею. В это же время снижается встречаемость медведей на берегу.

Обычно медведей встречали в вечерне-утреннее время, при этом они проявляли поисковое и кормовое (пищедобывательное) поведение. У молодых особей нередко отсутствовала реакция устойчивого избегания человека, чаще они проявляли любопытство, в связи с чем производился их отстрел.

Наблюдения за лисицей на косе Рэткын

Первая встреча взрослой лисицы была зарегистрирована 21.VII 2008, спустя 10 дней после начала наблюдений. После этого ее регулярно встречали около домика наблюдателей. Лисица обычно держала дистанцию не менее 10 м, чаще 20 м и более. Внешне она частично перелиняла (перелиняли ноги, живот и морда, а шея, бока, спина и хвост еще имели зимний подшерсток).

Периодически мы видели лисицу с добычей. Так, 21.VII 2008 и 26.VII 2008 она несла в пасти птицу, а 03.VIII 2008 стащила рыбу (лососевые) у охотников на берегу у сетей. Утром 05.VIII 2008, наблюдая в течение 10–15 мин, мы впервые увидели ее щенка (самка). Лисица в 30 м от нас прошла немного к середине косы: чуть пройдет – сядет, чуть пройдет – сядет, а потом взяла что-то с земли (вероятно, кусок рыбы или мяса) и пошла в глубь косы, на нее пикировала чайка и летела за ней. Когда она была достаточно далеко (в 100–150 м), в том месте, где мы ее заметили, появился лисенок возрастом примерно 2 мес., шерстка рыже-бурая (щенячья), хвост тоненький. Он неуверенно поскакал к середине косы и скрылся за первым же холмиком, скорее лег там, так как затем его не было видно. Чуть позже мы обследовали вокруг все небольшие холмики, но норы-логова не обнаружили. Вероятно, лисица оставляла щенка под открытым небом.

Спустя 12 дней (вечером 17.VIII 2008) на траве морского берега мы наблюдали двух лисиц на расстоянии 5–7 м друг от друга. Одна (которая побольше) что-то ела, ковыряя лапой, а та, которая поменьше (лисенок), понюхав что-то, легла. У лисенка шерсть сочно-рыжего цвета (ярче, чем у матери), хвост только начал пушиться.

Через 10 дней (27.VIII 2008) трижды за день мы встретили лисенка одного. Дважды он прибежал к нашему дому, а один раз его встретили на морском берегу. Вероятно, мать бросила детеныша. Лисенок стал регулярно приходить вечером к дому. Иногда мы давали ему небольшие кусочки приготовленной рыбы. Он что-то

Т а б л и ц а 2

Численность лисицы обыкновенной на территории районов Чукотского автономного округа

Район	2011–2012	2013	2014	2015	2016	2017
Анадырский	4024	4328	4000	4000	6500	3239
Билибинский	2536	2840	2865	2417	5374	3238
Иульгинский	1083	1387	0	0	0	0
Провиденский	521	825	0	0	0	0
Чаунский	937	1241	0	0	0	0
Чукотский	559	866	0	0	0	0
Итого	9660	11487	6865	6417	11874	6477

съедал, а что-то тут же зарывал, делая небольшие запасы. Лисенок не понимал, что съедобное лежит в несъедобном – рыба в миске, на сковородке или газете, хватал их зубами, пытаясь унести.

Утром 04.IX 2008 мы наблюдали лисенка в компании с другим. Второго лисенка, вероятно, тоже бросила мать. Он был пониже и потемнее нашего, лапы чуть пошире. Позже лисенок снова оказался один, он что-то искал на берегу и ел.

На следующий день (вечером 05.IX 2008) лисенка наблюдали в течение часа у дома. Он пришел и лег в ожидании еды. Поел рыбы, спрятал кусочки, а затем начал активно перемещаться и обследовать все предметы нашего инвентаря, посуду. Вел себя как щенок – без конца переключал внимание с одного объекта на другой, делал метки. Последняя встреча произошла 11.IX 2008. Он просто появился и убежал, еду брать не стал.

Во время наблюдений поведение самки и щенка относительно людей отличалось. Когда самка была со своим щенком, она появлялась довольно редко, за 37 дней (со дня первой встречи) всего 9 раз. Сам щенок после того, как его оставила мать, появлялся 12 раз за 16 дней. Взрослая самка только однажды появилась в 10 м от наблюдателей, тогда как щенок подходил на расстояние до 1 м, минимум на полшага. Как видно, взрослая самка была более осторожна, чем щенок.

Проведено сравнение сделанных в настоящей работе наблюдений на косе Рэткын с наблюдениями одного из авторов (Н.В. Крюковой) на о. Сахалин в 2012 г. в районе Астохской косы (материалы не опубликованы). На о. Сахалин

17.VI 2012 встречены 5 лисят, которые жили еще у выводковой норы, их тоже выкармливала только самка. Они были уже практически перелинявшими во взрослую шерсть, в отличие от чукотского лисенка, встреченного семью неделями позже (05.VIII 2008). А взрослая самка (мать лисят) на о. Сахалин имела на боках и хвосте еще зимний подшерсток, также как самка на Чукотке (21.VII 2008), только это было на месяц раньше (17.VI 2012).

Вероятно, сроки линьки лисицы на Чукотке происходят чуть позже, чем в средней полосе России.

По имеющимся сведениям, в средней полосе лисята становятся самостоятельными в августе (Яременко, 2002), что также наблюдается и на Чукотке.

Лисица обыкновенная является охотничьим промысловым видом на Чукотке, в настоящее время ее численность, по данным Департамента Чукотского автономного округа, невысока (табл. 2).

Промысловым спросом лисица обыкновенная не пользуется, судя по официальным данным о добытых зверях. Промысел составил в 2010–2016 гг. от 35 до 46 ос. при выдаче разрешений на добычу 543 ос. (2010–2011), 509 ос. (2011–2012), 439 ос. (2012–2013), 266 ос. (2015), 266 ос. (2016), 235 ос. (2017), 192 ос. (2018). Например, на Украине уровень численности и размер промысла лисиц в десятки раз выше, чем на Чукотке (Яременко, 2002). Несмотря на то, что лисица пластичный хищник, доступность корма в арктическом районе вероятно крайне низкая. Этот вопрос требует более полного и целенаправленного изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристов А.А., Барышников Г.Ф. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и Ластоногие. СПб., 2001. 560 с.
- Ахременко А.К., Седалищев В.Т. Экологические особенности бурого медведя (*Ursus arctos* L., 1758) в Якутии // Экология. 2008. № 3. С. 201–205.
- Барышников Г.Ф. Медвежьи (Carnivora, Ursidae). СПб., 2007. 541 с.
- Кречмар М.А. Экология бурого медведя *Ursus arctos yeniseensis* (Ognev, 1924) на Северо-Востоке Сибири. Дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. М., 1997. 150 с.
- Крюкова Н.В., Кочнев А.А. Морские млекопитающие в районе мыса Ванкарем (Чукотское море) в августе–ноябре 2010–2011 гг. // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 2. С. 274–283.
- Крюкова Н.В. Современное состояние группировок тихоокеанского моржа (*Odobenus rosmarus divergens*) на береговых лежбищах Чукотского полуострова. Дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М., 2015. 150 с.
- Минеев Ю.Н. Бурый медведь (*Ursus arctos*) в восточноевропейских тундрах // Зоологический журнал. 2007. Т. 86. № 7. С. 877–882.
- Переверзев А.А., Крюкова Н.В. Использование моржами берегового лежбища на острове Коса Мээскын (Анадырский залив Берингова моря) в 2003–2009 гг. // Труды ВНИРО. 2018. Т. 170. С. 78–89.
- Яременко Д.М. Некоторые аспекты биологии лисицы и енотовидной собаки // Ветеринарная патология. 2002. № 1. С. 111–118.

REFERENCES

- Aristov A.A., Baryshnikov G.F. Mlekopitayushchie fauny Rossii i sopredel'nykh territorij. Khishchnye i Lastonogie. SPb., 2001. 560 s.
- Akhremenko A.K., Sedalishchev V.T. Ekologicheskie osobennosti burogo medvedya (*Ursus arctos* L., 1758) v Yakutii // Ekologiya. 2008. N 3. S. 201–205.
- Baryshnikov G.F. Medvezhi (Carnivora, Ursidae). SPb., 2007. 541 s.
- Krechmar M.A. Ekologiya burogo medvedya *Ursus arctos yeniseensis* (Ognev, 1924) na Severo-Vostoke Sibiri. Diss. na soisk. uch. step. kand. biol. nauk. M., 1997. 150 s.
- Kryukova N.V., Kochnev A.A. Morskie mlekopitayushchie v rajone mysa Vankarem (Chukotskoe more) v avguste–noyabre 2010–2011 gg. // Zoologicheskij zhurnal. 2014. T. 93. N 2. S. 274–283.
- Kryukova N.V. Sovremennoe sostoyanie gruppirovok tikhookeanskogo morzha (*Odobenus rosmarus divergens*) na beregovykh lezhbishchakh Chukotskogo poluostrova. Diss. na soisk. uch. st. kand. biol. nauk. M., 2015. 150 s.
- Mineev Yu.N. Buryj medved' (*Ursus arctos*) v vostochnoevropskikh tundrach // Zoologicheskij zhurnal. 2007. T. 86. N 7. S. 877–882.
- Pereverzev A.A., Kryukova N.V. Ispol'zovanie morzhami beregovogo lezhbishcha na ostrove Kosa Meeskyn (Anadyrskij zaliv Beringova morya) v 2003–2009 gg. // Trudy VNIRO. 2018. T. 170. S. 78–89.
- Yaremenko D.M. Nekotorye aspekty biologii lisitsy i enotovidnoj sobaki // Veterinarnaya patologiya. 2002. N 1. S. 111–118.

Информация об авторах

Крюкова Наталья Владимировна – ст. науч. сотр. Камчатского филиала Тихоокеанского института географии Дальневосточного отделения Российской академии наук (КФ ТИГ ДВО РАН), канд. биол. наук, Петропавловск-Камчатский, Россия, nkryukova@gmail.com;

Переверзев Андрей Анатольевич – полевой сотрудник по договору, КФ ТИГ ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский, Россия, pereverzev_aa@bk.ru.

Information about the author

Kryukova Natalia Vladimirovna, PhD, Senior Researcher, Kamchatka branch of the Pacific Geographical Institute, Far-Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, nkryukova@gmail.com;

Pereverzev Andrei Anatolievich, Researcher, Kamchatka branch of the Pacific Geographical Institute, Far-Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, pereverzev_aa@bk.ru.

Вклад авторов

Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors

The authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflicts of interests

The authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 16.05.2021; одобрена после рецензирования 12.06.2021; принята к публикации 14.06.2021.

The article was submitted 16.05.2021; approved after reviewing 12.06.2021; accepted for publication 14.06.2021.

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 591.54:548.7

**О ПРИЧИНАХ ВСПЫШЕК МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ
БЕРЕСКЛЕТОВОЙ ГОРНОСТАЕВОЙ МОЛИ *YPONOMEUTA*
CAGNAGELLA (HÜBNER, 1813) (LEPIDOPTERA,
YPONOMEUTIDAE)**

**Сергей Алексеевич Максимов¹, Валерий Николаевич Марущак²,
Людмила Михайловна Дорофеева³**

^{1,2,3} Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук

Автор, ответственный за переписку: Сергей Алексеевич Максимов, valn-ma@yandex.ru

Аннотация. Впервые описан механизм массового размножения бересклетовой горностаевой моли *Yponomeuta cagnagella* (Hbn.). Под действием погодных факторов у растений-хозяев вредителя может быть нарушено развитие нового поколения сосущих корней. В результате у бересклетов на четвертом году (средний срок жизни сосущих корней для видов рода *Euonymus*) появляется дефицит нитевидных сосущих корней. Гусеницы бересклетовой горностаевой моли, питающиеся листвой бересклетов с недостаточным числом сосущих (тонких) корней, имеют повышенную выживаемость, что служит причиной роста численности филлофага. Насаждения бересклетов с дефицитом нитевидных сосущих корней становятся очагами массового размножения бересклетовой моли. Образование очагов бересклетовой моли связано с нарушением самых начальных этапов развития сосущих корней у кормовых растений. Средняя дата возникновения очагов вредителя на юге Свердловской обл. приходится на 3 мая.

Ключевые слова: виды рода *Euonymus*, Урал, интродукция, вредители бересклета, бересклетовая горностаевая моль, сосущие корни, погодные факторы, дефицит нитевидных сосущих корней у бересклетов, повышенная выживаемость гусениц бересклетовой моли, вспышка массового размножения вредителя

Финансирование. Работа выполнена в рамках госзадания Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук».

Для цитирования: Максимов С.А., Марущак В.Н., Дорофеева Л.М. О причинах вспышек массового размножения бересклетовой горностаевой моли *Yponomeuta cagnagella* (Hübner, 1813) (Lepidoptera, Yponomeutidae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2021. Т. 126. Вып. 5. С. 13–22.

ORIGINAL ARTICLE

**ON THE CAUSES OF OUTBREAKS OF ALLIED ERMINE
MOTH *YPONOMEUTA CAGNAGELLA* (HÜBNER, 1813)
(LEPIDOPTERA, YPONOMEUTIDAE)**

Sergey A. Maximov¹, Valery N. Marushchak², Lyudmila M. Dorofeeva³

^{1,2,3} Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences

Corresponding author: Sergey A. Maximov, valn-ma@yandex.ru

Abstract. In the article for the first time outbreak mechanism of allied ermine moth *Yponomeuta cognagellus* (Hbn.) is described. Under influence of weather factors, that are described in the present work, at the species of the genus *Euonymus* can be disturbed de-

velopment of a new generation of absorbing roots. This cause the appearance of filiform absorbing roots deficiency in *Euonymus* stands that continues 4 years. Allied ermine moth caterpillars which feed on the host plants with deficiency of absorbing roots have increased rate of survivorship that cause increase of pest abundance. *Euonymus* stands with deficiency of absorbing roots are becoming outbreak foci of the pest. Formation of ermine moth outbreak foci is connected with disturbance of the very initial stages of development of absorbing roots. Average datum of allied ermine moth outbreak foci formation in the south of Sverdlovsk region is 3 Mai.

Keywords: species of the genus *Euonymus*, Urals, introduction, pests of *Euonymus*, allied ermine moth, absorbing roots, weather factors, filiform absorbing roots deficiency, increased rate of survivorship of ermine moth caterpillars, outbreaks

Financial Support. This study was carried out within the framework of Botanik-Institut Garden of Ural Branch of RAS by the support of Fundamental Research Programme.

For citation: Maximov S.A., Marushchak V.N., Dorofeeva L.M. On the Causes of Outbreaks of Allied Ermine Moth *Yponomeuta cagnagella* (Hübner, 1813) (Lepidoptera, Yponomeutidae) // Byul. MOIP. Otd. biol. 2021. T. 126. Vyp. 5. S. 13–22.

Бересклеты считаются прекрасными декоративными растениями, перспективными для интродукции (Шухободский, 1958). В нашей стране бересклеты (бородавчатый, европейский, Маака) используются в лесокультурной практике, защитном лесоразведении и озеленении городов (Шиманович, 1987). Екатеринбург расположен вне естественных ареалов любого из видов рода *Euonymus*. В Ботаническом саду УрО РАН (г. Екатеринбург) проводится работа по изучению биологии 10 видов бересклета в целях оценки их интродукционного потенциала на Урале. В настоящее время на Урале наиболее активно распространяется бересклет карликовый (*E. nanus* (Bieb.)), который широко используется при создании альпинариев как в парках городов, так и на приусадебных участках.

Недостатком бересклетов как интродуцентов считается их значительная повреждаемость вредителями-насекомыми, в частности бересклетовой горностаевой молью (Шухободский, 1958; Шиманович, 1987). Так как бересклеты плохо переносят дефолиацию бересклетовой молью, специалистам, занимающимся выращиванием и защитой растений, важно понимать причины вспышек массового размножения этого вредителя.

В 1998–2020 гг. мы изучали причины вспышек массового размножения бересклетовой горностаевой моли. В настоящей статье приведены некоторые результаты наших исследований.

Материалы и методика работы

Работа проводилась в 1998–2020 гг. в основном на территории Ботанического сада УрО РАН (г. Екатеринбург). Цель работы состояла в опи-

сании механизма массовых размножений бересклетовой горностаевой моли.

Методика работы включала в себя мониторинг динамики численности бересклетовой моли, ежегодные наблюдения за динамикой прогревания почвы в апреле–мае на постоянных пробных площадях и под отдельными кустами бересклета, получение проб интактных корней бересклета, изучение pH листы бересклетов на всех стадиях популяционного цикла бересклетовой моли, получение таблиц выживания бересклетовой горностаевой моли, изучение фенологических особенностей развития разных видов бересклета, изучение биотических факторов динамики численности вредителя.

Ежегодные учеты численности моли проводили по паутинным гнездам, которые хорошо заметны в кронах бересклетов. Паутинные гнезда помечали пронумерованными проволочными кольцами и в них через каждые несколько дней учитывали гусениц моли. Результаты серии учетов гусениц в паутинных гнездах на каждом кусте бересклета от начала питания гусениц до стадии куколки являются таблицей выживания филлофага на данном растении.

Получение проб интактных корней бересклета, как правило, не представляет трудности, поскольку бересклеты в условиях Ботанического сада УрО РАН растут на рыхлой и богатой почве, хорошо отделяющейся при отмывании от корней бересклета. Корни бересклетов достаточно прочны и не повреждаются при отмывании почвы. При возникновении вспышки массового размножения бересклетовой моли у кормовых растений брали пробы корней одновременно с

пробами корней у тех кустов бересклета, на которых численность вредителя не росла.

Наблюдения за прогреванием почвы в апреле–мае вели с помощью почвенных термометров. Одна из целей наших исследований динамики прогревания почвы в Ботаническом саду УрО РАН заключалась в том, чтобы научиться по данным метеостанции (г. Екатеринбург) определять, как прогревалась почва весной под кустами бересклета до начала нашей работы в те годы, когда здесь возникали очаги массового размножения бересклетовой моли. Погодные данные были получены в библиотеке Уральского территориального управления по гидрометеорологии и контролю окружающей среды. Погодные данные по г. Москва были взяты в Интернете.

Кислотность листьев бересклетов измеряли с помощью ранее описанной методики (Максимов и др., 2016). Измерение pH листьев бересклета проводили с помощью pH-метра «И-160 МИ». Для этого 2 г свежих измельченных листьев бересклета настаивалось в 50 мл дистиллированной воды в течение 24 ч, после чего измерялся pH раствора.

Результаты и их обсуждение

С бересклетами трофически связаны представители самого большого по видовому разнообразию комплекса (21 вид и 4 рода) палеарктических горностаевых молей (Гершензон, 2005). В европейской части бывшего СССР наибольший вред бересклету наносит бересклетовая горностаевая моль (*Y. cagnagella* (Hbn.)), реже встречаются свинцовая (*Y. plumbella* (Den. et Schiff.)) и пятнистая (*Y. irrorella* (Hbn.)) горностаевые моли (Гершензон, 1978). На Дальнем Востоке России бересклету Маака вредит *Y. polystigmellus* (C. Feld. et R. Feld.) (Ефремов, 1970). В Ботаническом саду УрО РАН встречается только *Y. cagnagella* (Hbn.).

Бересклетовая горностаевая моль описывается в руководствах и учебных пособиях по лесной энтомологии в качестве лесного вредителя (Ильинский, Тропин, 1965; Мозолевская и др., 2011). Не так давно она проникла в Северную Америку (Hoebeke, 1987). Однако статьи, специально посвященные бересклетовым молям, встречаются довольно редко (Курбанова, 1963; Ефремов, 1966, 1969; Гершензон, 1974, 2011). Обычно об этих вредителях говорится в контексте изучения паразитоидов рода *Uronomeuta* (Fischer, 1987; Muradova, 2015). Ни один из упомянутых выше авторов не писал о причинах

образования очагов массового размножения бересклетовых горностаевых молей.

По мнению многих зарубежных ученых, причины всплеск массового размножения грызущих филлофагов пока остаются загадкой для экологов (Szujewski, 1987; Elkinton, Liebhold, 1990; Hansson, 2003). Изучая динамику популяций грызущих филлофагов Урала, мы пришли к выводу, что в основе образования очагов массового размножения хвое-листогрызущих насекомых лежит закономерность, которая до сих пор не была известна науке. Она заключается в том, что если у древесного растения начало массового роста нового поколения сосущих корней и разветвление почек совпадают по времени, а растение испытывает в этот момент водный стресс, то начальные фазы развития нового поколения тонких корней могут быть нарушенными, и данное поколение корней вырастает ослабленным или не вырастает совсем. Поскольку сосущие корни у всех древесных пород умеренных климатических зон Северного полушария живут 4 года (Максимов, Марущак, 2009), у кормовых растений филофага на 4 года возникает недостаток тонких корней. Посадки растения-хозяина с дефицитом сосущих (тонких) корней становятся очагами массового размножения. Личинки филофага, питающиеся кормовым растением с дефицитом сосущих корней, имеют повышенную выживаемость, что является причиной роста численности вредителя в очаге (Максимов, Марущак, 2012, 2015 а, б; Максимов и др., 2016; Максимов и др., 2019 а, б).

Сосущими (поглощающими), тонкими корнями называются корни диаметром менее 1 мм, выполняющие у древесных растений основную работу по поглощению воды и минеральных веществ (Колесников, 1972; Thomas, 2003).

Ранее нами уже были описаны механизмы массового размножения черемуховой (*Y. evonymella* (L.)) и яблонной (*Y. malinellus* Zell.) горностаевых молей, которые также дают всплески массового размножения в Ботаническом саду УрО РАН (Максимов, Марущак, 2015а; Максимов, и др., 2016; Максимов и др., 2019б). Интенсивные всплески численности всех трех видов начинались здесь в 2000 г. (Максимов, Марущак, 2015а). Поэтому есть основания ожидать, что у бересклетовой моли, как и у других видов рода, очаги массового размножения возникают вскоре после схода снега под действием быстрых подъемов температуры. Как раз такая погодная ситуация наблюдалась в 2015 г. в Екатеринбурге (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Температура и осадки в г. Екатеринбург 28.IV–03.V 2015

Дата	Температура, °С			Осадки, мм
	средняя	максимальная	минимальная	
28.IV 2015	4,80	12,8	–2,7	–
29.IV 2015	9,40	21,2	–2,7	–
30.IV 2015	16,60	27,4	5,0	–
01.V 2015	16,20	27,0	5,8	2,4
02.V 2015	9,10	17,8	2,5	0,5
03.V 2015	12,00	20,9	3,5	–

Т а б л и ц а 2

Температура почвы на постоянной пробной площадке № 3 в Ботаническом саду УрО РАН 29.IV–30.IV 2015

Глубина почвы, на которой измеряли температуру	29.IV	30.IV
5 см	+4,5	+6,2
10 см	+1,9	+4,7
20 см	+0,1	+1,6
30 см	–0,2	–0,1

29.IV–01.V 2015 почва в Ботаническом саду УрО РАН быстро прогревалась, в то же время на глубине 30 см она еще не успела оттаять (табл. 2). Неоттаявший слой почвы 30.IV и 01.V 2015 играл роль фактора, вызывающего водный стресс у деревьев и кустарников, в том числе у бересклетов, в момент быстрого перехода к высоким значениям температуры воздуха и быстрому разворачиванию почек.

В 2015 г. можно было ожидать начала роста численности бересклетовой моли на ее кормовых растениях в Ботаническом саду УрО РАН. В 2015–2018 гг. численность вредителя, действительно, росла (табл. 3), так что на некоторых из видов бересклета с ним пришлось вести борьбу. В табл. 3 приведены данные учета вредителя на самом старом кусте бересклета европейского в Ботаническом саду УрО РАН, который мы называли модельным деревом № 2. На нем в 2015–2018 гг. некоторые гусеницы горностаевой моли доживали до стадии предкуколки и куколки. В 2019 г. паутинных гнезд моли на нем было не меньше, чем в 2018 г., но все гусеницы в этих гнездах погибли в третьем-четвертом возрастах. Поэтому в графе «число паутинных гнезд» в 2019 г. мы поставили 0.

Недалеко от модельного дерева № 2 на альпийской горке бересклет карликовый в 2017 г. был сильно дефолирован бересклетовой молью. Этот куст бересклета назван модельным растением № 1. В июне 2017 г. мы одновременно взяли пробу корней у этого куста и куста бересклета карликового в дендрарии Ботанического сада, на котором не было гусениц моли (рисунок, а, б). В 2019 г., когда вспышка численности бересклетовой моли в этой части Ботанического сада закончилась (табл. 3), мы снова взяли пробу корней у куста бересклета, дефолированного в 2017 г. (рисунок, в). У бересклета в «очаговом состоянии» густота сосущих корней была заметно меньше, чем у неочаговых растений (рисунок). Можно ожидать, что кусты бересклетов с дефицитом тонких корней испытывают перманентный водный стресс. Одним из индикаторов испытываемого растениями водного стресса служит повышение кислотности клеточного сока (Полевой, 1989). У куста бересклета карликового с дефицитом тонких корней (рисунок, а) значение pH листьев в июне 2017 г. составляло 5,71, а у того же самого куста бересклета после восстановления корневой системы в 2019 г. – 5,92 (рисунок, в).

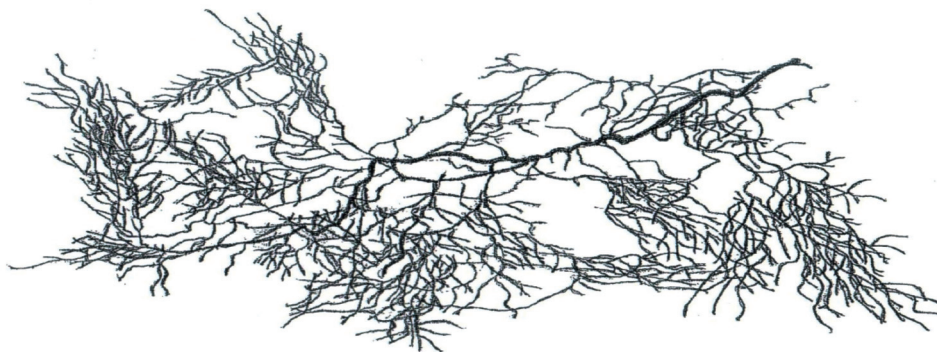
a



б



в



Образцы intactных корней бересклета карликового полученные в: 2017 г. (*a* – модельное растение № 1; *б* – контрольное растение); 2019 г. (*в* – модельное растение № 1 после восстановления корневой системы)

Это свидетельствует о том, что физиологической основой «очагового состояния» растений бересклета, на которых повышена выживаемость гусениц моли, служит перманентный водный стресс.

На находящихся в «очаговом состоянии» кустах бересклета выживаемость гусениц горностаевой моли была намного выше, чем на растениях того же вида с полным комплектом корней (табл. 4). Подобные данные были получены нами и на других видах бересклета. В 2015–2020 гг. вспышки численности бересклетовой моли в Ботаническом саду УрО РАН наблюдались на всех видах бересклетов, кроме бересклета священного (*E. sacrosanctus* (Koidz.)).

Приведенные выше данные позволяют сделать следующие выводы.

1. Под действием описанных в настоящей статье погодных факторов (табл. 1, 2) у бересклетов может возникнуть дефицит сосущих корней в корневой системе (рисунок, а, б, в).

2. На кустах бересклета с недостаточным количеством сосущих корней повышается выживаемость гусениц бересклетовой горностаевой моли (табл. 4), что служит причиной роста численности вредителя (табл. 3).

3. Каждая отдельная вспышка численности бересклетовой моли продолжается 4 года (табл. 3).

4. Физиологической основой «очагового состояния» кормовых растений в очагах массового

размножения бересклетовой моли является перманентный водный стресс.

Здесь необходимо сделать пояснение. Во всех учебниках, где описывается динамика численности бересклетовой горностаевой моли, утверждается, что вспышки массового размножения вредителя продолжаются 6–7 лет (Ильинский, Тропин, 1965; Мозолевская и др., 2011). На наш взгляд, это мнение ошибочно. Оно основывается на наблюдениях за совмещенными двумя-тремя вспышками массового размножения филлофага. Совмещение нескольких отдельных вспышек численности не является редкостью. Например, в 2019 г., когда на части территории Ботанического сада УрО РАН вспышка численности бересклетовой моли заканчивалась (табл. 3, 4), здесь же возникла новая вспышка массового размножения вредителя. В 2019 г. мы подробно проследили за возникновением новых очагов массового размножения бересклетовой моли. Если не знать, что в 2015 и 2019 г. начинались разные вспышки массового размножения, то их легко принять за одну, которая продолжалась 6 лет.

Ранее нами были описаны механизмы массовых размножений сибирского шелкопряда (*Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv.), шелкопряда-монашенки (*Lymantria monacha* (L.)), непарного шелкопряда (*L. dispar* (L.)), черемуховой и яблонной горностаевых молей (Максимов, Марущак, 2008, 2012 и 2015 б, Максимов

Таблица 3

Число паутинных гнезд бересклетовой моли на бересклете европейском (модельное дерево № 2) в Ботаническом саду УрО РАН в 2014–2019 гг.

Годы	2014	2015	2016	2017	2018	2019
Число паутинных гнезд в кроне бересклета	0	1	3	10	8	0

Таблица 4

Выживание бересклетовой горностаевой моли на бересклете карликовом (модельное растение № 1) в 2017 и 2019 г.

2017 г.		2019 г.	
Дата учета	число обнаруженных особей вредителя	дата учета	число обнаруженных особей вредителя
5.VI	40–45	22.V	20–25
8.VI	40	28.V	11–15
15.VI	40	30.V	4
30.VI	30 предкуколок	31.V	0
10.VII	30 куколок	3.VI	0

Т а б л и ц а 5

Температура и осадки в г. Москва 25.IV–30.IV 2015

Дата	Температура, °С			Осадки, Мм
	средняя	максимальная	минимальная	
25.IV 2015	6,9	10,9	3,8	–
26.IV 2015	8,3	14,9	–0,3	–
27.IV 2015	13,0	20,2	9,1	3,7
28.IV 2015	15,6	24,4	6,6	–
29.IV 2015	18,4	24,9	10,6	0,3
30.IV 2015	13,0	17,2	8,8	0,3

и др., 2016, 2019 б). Для всех перечисленных выше видов были сделаны выводы, аналогичные тем, что сделаны нами в отношении бересклетовой моли:

каждая отдельная вспышка численности вредителей продолжается 4 года;

очаги любого из этих филлофагов возникают вскоре после схода снега, и всегда можно указать дату, когда возник данный конкретный очаг массового размножения;

физиологической основой «очагового состояния» кормовых растений в очагах массового размножения всех упомянутых выше филлофагов является перманентный водный стресс.

Таким образом, все встречающиеся на Урале горностаевые моли, в том числе бересклетовая моль, имеют такой же механизм массовых размножений, как у сибирского шелкопряда, непарного шелкопряда и монашенки.

Может показаться невероятным, что вспышки массового размножения сибирского или непарного шелкопряда, охватывающие лесные массивы с миллиардами деревьев, и бересклетовой моли, механизм вспышек численности которой был описан в настоящей статье на примере одного куста бересклета, имеют одну и ту же природу.

Но низкий статус бересклетовой моли как вредителя древесных растений, о котором не каждый автор учебников считает нужным упомянуть, связан прежде всего с тем, что вспышки численности этого филлофага протекают чаще всего незамеченными. В то же время по своим пространственным масштабам эти вспышки могут не уступать массовому размножению сибирского шелкопряда.

Так, в июне 2018 г. главный специалист центра «Фобос» В. Заводченков на свою передачу

(канал телевидения «Россия-24») пригласил специалистов Министерства экологии и природных ресурсов России, занимающихся борьбой с вредителями леса. Они должны были прокомментировать вспышку численности бересклетовой моли в Москве. В 2018 г. вредитель дефолировал бересклетовые насаждения в городе. По мнению специалистов, причиной вспышки массового размножения бересклетовой моли в Москве стало отсутствие в городских условиях естественных врагов вредителя. Данное мнение является типичной ошибкой. Мы уже писали, что ни у одного вида грызущих филлофагов Евразии вспышки массового размножения не связаны с какими-либо биотическими факторами (Максимов и др., 2019 а, б).

На самом деле вспышка численности бересклетовой моли в Москве была вызвана теми же самыми погодными факторами, что и в Екатеринбурге. Только резкое потепление в апреле произошло там на 2 дня раньше (табл. 5).

Теплый воздушный фронт, вызвавший образование очагов массового размножения бересклетовой горностаевой моли, прошел в конце апреля от западных границ России до Урала. Он вызвал вспышки численности бересклетовой моли не только в Москве и Екатеринбурге, но и в других регионах. Так, в 2019 г. в Самарской обл. мы наблюдали за окончанием вспышки горностаевой моли на бересклете бородавчатом (следовательно, она началась в 2015 г.). Судя по сообщениям в прессе, интенсивные вспышки численности вредителя в 2017–2018 гг. имели место в Волгоградской обл. Наверняка они наблюдались и в других местах, но поскольку этот вредитель в настоящее время не имеет большого практического значения, на них просто не обращали внимания.

Поскольку у бересклетовой горностаевой моли такой же механизм массового размножения, как у сибирского и непарного шелкопряда, шелкопряда-монашенки, логично было бы ожидать, что у всех этих видов вспышки массового размножения начинаются одновременно. И действительно, очаги массового размножения бересклетовой моли и перечисленных выше филлофагов нередко возникают одновременно. Например, в 2015 г. начинались вспышки численности непарного шелкопряда на юге Свердловской обл. и сибирского шелкопряда в центре Челябинской обл. По нашим наблюдениям, в 1996 г. возникали очаги массового размножения монашенки, непарного и сибирского шелкопряда в Свердловской и Челябинской областях. В том же году началась интенсивная вспышка численности бересклетовой моли в Ботаническом саду УрО РАН (по нашим наблюдениям, сделанным в 1998–2000 гг.)

В 2000 г. одновременно с началом новой вспышки массового размножения бересклетовой горностаевой моли в Ботаническом саду УрО РАН на юге Свердловской обл. образовались очаги непарного шелкопряда и монашенки. Судя по сообщению бывшего директора Ботанического

сада С.А. Мамаева (ныне покойного), в 1982 г. началась интенсивная вспышка численности бересклетовой моли в дендрарии Ботанического сада. Одновременно в Свердловской и Челябинской областях в 1982 г. возникли интенсивные очаги монашенки, непарного и сибирского шелкопряда.

Как и у всех упомянутых выше филлофагов, начало каждой вспышки массового размножения бересклетовой моли можно связать с определенной датой. Так, в 2015 г. очаги вредителя на постоянной пробной площади № 3 (Старый парк Ботанического сада УрО РАН), очевидно, возникли 30.IV (табл. 1, 2). В 2019 г. они возникли 6–7.V, в 2004 г. – 9.V (одновременно с очагами непарного шелкопряда), в 2000 г. – 27.IV (единственный жаркий день весной этого года). В 1996 г. очаги вредителя возникли 5.V (одновременно с очагами непарного и сибирского шелкопряда), в 1982 г. – 28–29.IV. Мы не приводим здесь обоснования приведенных выше календарных дат начала вспышек массового размножения бересклетовой горностаевой моли, поскольку это выходит за рамки темы данной статьи. Средняя дата образования очагов массового размножения вредителя на юге Свердловской обл. приходится на 3 мая.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гершензон З.С. *Moli горностаеви*. Вып. 6. Ипономейтиди, аргирестийди. Київ. 1974. 132 с.
- Гершензон З.С. Горностаевые моли – вредители бересклета // *Защита растений*. 1978. № 1. С. 31–35.
- Гершензон З.С. Особенности видообразования палеарктических молей-ипономейтид (Lepidoptera, Yponomeutidae) // *Вестник зоологии*. 2005. Т. 3. Вып. 2. С. 31–36.
- Гершензон З.С. 2011. К характеристике молей-ипономейтид (Lepidoptera, Yponomeutidae) садово-парковых насаждений // *Вісник ВДУ. Біологія*. 2011. Т. 65. № 5 С. 23–27.
- Ефремов В.Ф. К биологии дальневосточной бересклетовой моли в Амурской области // *Вопросы зоологии, физиологии человека и животных*. Сб. научн. тр. Хабаровск, 1966. С. 81–83.
- Ефремов В.Ф. Характеристика морфологических признаков некоторых восточных видов горностаевых молей (Yponomeutidae), повреждающих бересклеты // *Биологический сб. Благовещенск*. 1969. С. 25–33.
- Ефремов В.Ф. Горностаевые моли (Lepidoptera, Yponomeutidae) – вредители плодовых культур и лесных пород Верхнего Приамурья. Автореф. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1970. 22 с.
- Ильинский А.И., Тропин И.В. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР. М., 1965. С. 420–422.
- Колесников В.А. Методы изучения корневой системы древесных растений. Изд. 2-е, испр. и доп. М., 1972. 152 с.
- Курбанова Д.Д. Бересклетовая горностаевая моль *Hypopomeuta cognatellus* Hb. (Lepidoptera, Yponomeutidae) в Азербайджане // *Энтомол. обозр.* 1963. Вып. 3. С. 645–653.
- Максимов С.А., Марущак В.Н. К причинам массовых размножений сибирского шелкопряда // *Леса и лесное хозяйство Западной Сибири*. Тюмень, 2008. Вып. 8. С. 207–214.
- Максимов С.А., Марущак В.Н. Новый метод определения срока жизни сосущих корней у древесных пород // *Ботанические сады в XXI веке: сохранение биоразнообразия, стратегия развития и инновационные решения*. Белгород, 2009. С. 252–259.
- Максимов С.А., Марущак В.Н. 2012. К вопросу о механизме массовых размножений шелкопряда-монашенки (Lepidoptera, Lymantriidae) в Центральной России // *Бюл. МОИП. Отдел. биол.* Т. 117. Вып. 6. С. 25–33.
- Максимов С.А., Марущак В.Н. 2015а. О механизме массовых размножений непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (Lepidoptera, Lymantriidae) в европейской части России // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* Т. 120. Вып. 2. С. 28–37.

- Максимов С.А., Марущак В.Н. Механизм массовых размножений яблонной горностаевой моли // Экология России: на пути к инновациям. Межвуз. сб. научн. тр. Вып. 12. Астрахань, 2015 б. С. 458–464.
- Максимов С.А., Марущак В.Н., Новоженев Ю.И. О механизме массовых размножений черемуховой горностаевой моли *Yponomeuta evonymella* (L.) (Lepidoptera, Yponomeutidae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2016. Т. 121. Вып. 6. С. 38–45.
- Максимов С.А., Марущак В.Н., Дорофеева Л.М. О механизме массовых размножений боярышницы *Aporia crataegi* (L.) (Lepidoptera, Pieridae) на Урале // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2019 а. Т. 124. Вып. 5. С. 24–33.
- Максимов С.А., Марущак В.Н., Дорофеева Л.М. О причинах вспышек массового размножения яблонной горностаевой моли *Yponomeuta malinellus* Zell. (Lepidoptera, Yponomeutidae) на Урале // Известия Академии наук Республики Кыргызстан. Бишкек. Спец. вып. 2019 б. № 6. С. 64–69.
- Мозолевская Е.Г., Селиховкин А.В., Ижевский С.С., Захаров А.А., Голосова М.А., Никитский Н.Б. Лесная энтомология. М., 2010. 416 с.
- Шиманович Е.И. Бересклет. М., 1987. 64 с.
- Шухободский Б.А. Бересклет. // Деревья и кустарники СССР. М., 1958. С. 357–390.
- Elkinton J.S., Liebhold A.V. Population dynamics of gypsy moth in North America // Annu. Rev. Entomol. 1990. Vol. 35. P. 571–596.
- Hansson L. Why ecology fails at application: should we consider variability more than regularity? // Oikos. 2003. Vol. 100. P. 624–627.
- Hoebeker E.R. *Yponomeuta cognatella* (Lepidoptera, Yponomeutidae): a Palearctic Ermine Moth in the United States, With Notes on its Recognition, Seasonal History and Habits // Ann. of the Entomological Society of America. 1987. Vol. 80. P. 462–467.
- Fischer R. Ökologische Untersuchungen an den Puppen parasitoiden (Hym., Ichneumonidae) von vier einheimischer *Yponomeuta*-Arten (Lepid., Yponomeutidae) // Journal of Applied Entomology. 1987. 103 (1–5). P. 515–523.
- Muradova E.M. About biology and entomofages of ermine moths in Sheki – Zakatala region of Azerbaijan // Visnyk VDU. Biyalogiya (Вісник ВДУ. Біялогія). 2011. Т. 65. N 5. С. 23–27.
- Szujecki A. Ecology of forest insects. Warszawa. 1987. P. 162–218.
- Thomas P. Trees: their natural history. Cambridge. 2003. P. 78–87.

REFERENCES

- Gershenzon Z.S. Moli gornostaei. Vyp. 6. Yponomeutydy, Argirestydy. Kyiv, 1974. 132 s.
- Gershenzon Z.S. Gornostaeiye moli – vrediteli bereskleta // Zashchita rastenij. 1978. № 1. S. 31–35.
- Gershenzon Z.S. Osobennosti vidoobrazovaniya palearkticheskikh molei-ypomeutid (Lepidoptera, Yponomeutidae) // Vestnik zoologii. 2005. T. 39. Vyp. 2. S. 31–36.
- Gershenzon Z.S. K kharakteristike molei-ypomeutid (Lepidoptera, Yponomeutidae) sadovo-parkovykh nasazhdenij // Vestnik VDU. Biyalogiya. 2011. T. 65. № 5. S. 23–27.
- Efremov V.F. K biologii dal'nevostochnoj bereskletovoj moli v Amurskoj oblasti // Voprosy zoologii, fiziologii cheloveka i zhivotnykh. Sb. nauchn. tr. Khabarovsk. 1966. S. 81–83.
- Efremov V.F. Kharakteristika morfologicheskikh priznakov nekotorykh vostochnykh vidov gornostaevykh molej (Yponomeutidae), povrezhdayushchikh beresklety // Biol. sb. Blagoveshchensk. 1969. S. 25–33.
- Efremov V.F. Gornostaeiye moli (Lepidoptera, Yponomeutidae) – vrediteli plodovykh kul'tur i lesnykh porod Verkhnego Priamur'ya. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Vladivostok, 1970. 22 s.
- Il'inskij A.I., Tropin I.V. Nadzor, uchet i prognoz massovykh razmnzhenij khvoe- i listogryzushchikh nasekomykh v lesakh SSSR. M., 1965. S. 420–422.
- Kolesnikov V.I. Metody izucheniya kornevoj sistemy drevesnykh rastenij. Izd. 2-e, ispr. i dop. M., 1972. 152 s.
- Kurbanova D.D. Bereskletovaya gornostaeivaya mol' *Yponomeuta cognatellus* Hb. (Lepidoptera, Yponomeutidae) v Azerbaydzhanе // Entomol. Obozr. 1963. Vyp. 3. S. 645–653.
- Maksimov S.A., Marushchak V.N. K prichinam massovykh razmnzhenij sibirskogo shelkopryada // Lesa i lesnoe khozaystvo Zapadnoj Sibiri. Tyumen', 2008. Vyp. 8. S. 207–214.
- Maksimov S.A., Marushchak V.N. Novyj metod opredeleniya sroka zhizni sosushchikh kornei i drevesnykh porod // Botanicheskie sady v XXI veke: sokhranenie bioraznobraziya, strategiya razvitiya i innovatsionnye resheniya. Belgorod, 2009. S. 252–259.
- Maksimov S.A., Marushchak V.N. K voprosu o mekhanizme massovykh razmnzhenij shelkopryada-monashenki v Tsentral'noj Rossii // Byul. MOIP. Otd. biol. 2012. T. 117. Vyp. 6. S. 25–33.
- Maksimov S.A., Marushchak V.N. 2015a. O mekhanizme massovykh razmnzhenij neparnogo shelkopryada *Lymantria dispar* (Lepidoptera, Lymantriidae) v evropejskoj chasti Rossii // Byul. MOIP. Otd. biol. T. 120. Vyp. 2. S. 28–37.
- Maksimov S.A., Marushchak V.N. Mekhanizm massovykh razmnzhenij yablonnoj gornostaeivoy moli // Ekologiya Rossii: na puti k innovatsiyam. Mezhvuz. sb. nauchn. tr. Vyp. 12. Astrakhan'. 2015 b. S. 458–464.
- Maksimov S.A., Marushchak V.N., Novozhenov Yu.I. O mekhanizme massovykh razmnzhenij cheryomukhovej gornostaeivoy moli *Yponomeuta evonymella* (L.) (Lepidoptera, Yponomeutidae) // Byul. MOIP. Otd. biol. 2016. T. 121. Vyp. 6. S. 38–45.
- Maksimov S.A., Marushchak V.N., Dorofeeva L.V. O mekhanizme massovykh razmnzhenij boyaryshnitsy *Aporia crataegi* (L.) (Lepidoptera, Pieridae) na Urale // Byul. MOIP. Otd. biol. 2019 a. T. 124. Vyp. 5. S. 23–33.

- Maksimov S.A., Marushchak V.N., Dorofeeva L.V. O prichinakh vspyshek massovogo razmnozheniya yablonnoj gornostaevoj moli *Yponomeuta malinellus* Zell. (Lepidoptera, Yponomeutidae) na Urale // Izvestiya Akademii nauk Respubliki Kyrgyzstan. Bishkek. Spets. Vyp. 2019 b. № 6. S. 64–69.
- Mozolevskaya E.G., Selikhovkin A.V., Izhevskij S.S., Zakharov A.A., Golosova M.A., Nikitskij N.B. Lesnaya entomologiya. M., 2010. 416 s.
- Polevoj V.V. Fiziologiya rastenij. M., 1989. S. 416–417.
- Shimanovich E.I. Beresklet. M., 1987. 64 s.
- Shukhobodskij B.A. Beresklet. // Derev'ya i kustarniki SSSR. M., 1958. S. 357–390.
- Elkinton J.S., Liebhold A.V. Population dynamics of gypsy moth in North America // Annu. Rev. Entomol. 1990. Vol. 35. P. 571–596.
- Hansson L. Why ecology fails at application: should we consider variability more than regularity? // Oikos. 2003. Vol. 100. P. 624–627.
- Hoebeke E.R. *Yponomeuta cognatella* (Lepidoptera, Yponomeutidae): a Palearctic Ermine Moth in the United States, With Notes on its Recognition, Seasonal History and Habits // Ann. of the Entomological Society of America. 1987. Vol. 80. P. 462–467.
- Fischer R. Ökologische Untersuchungen an den Puppen parasitoiden (Hym., Ichneumonidae) von vier einheimischer *Yponomeuta*-Arten (Lepid., Yponomeutidae) // Journal of Applied Entomology. 1987. Vol. 103 (1–5). P. 515–523.
- Muradova E.M. About biology and entomofages of ermine moths in Sheki – Zakatala region of Azerbaijan // Visnyk VDU. Biyalogiya (Вісник ВДУ. Біялогія). 2011. Т. 65. N 5. С. 23–27.
- Szujecki A. Ecology of forest insects. Warszawa. 1987. P. 162–218.
- Thomas P. Trees: their natural history. Cambridge, 2003. P. 78–87.

Информация об авторах

Максимов Сергей Алексеевич – науч. сотр. ФГБУН Ботанический сад Уральского отделения РАН, канд. биол. наук, valn-ma@yandex.ru;

Марущак Валерий Николаевич – науч. сотр. ФГБУН Ботанический сад Уральского отделения РАН, канд. с.-х. наук, valn-ma@yandex.ru;

Дорофеева Людмила Михайловна – ст. науч. сотр. ФГБУН Ботанический сад Уральского отделения РАН канд. биол. наук, ludmila.dorofeeva@botgard.uran.ru.

Information about the author

Maximov Sergey Alekseevich – scientific. sotr. FGBUN Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Candidate of Sciences. biol. sciences, valn-ma@yandex.ru;

Marushchak Valery Nikolayevich – scientific. sotr. FGBUN Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Candidate of Sciences. biol. sciences, valn-ma@yandex.ru;

Lyudmila Mikhailovna Dorofeeva – ст. науч. сотр. ФГБУН Ботанический сад Уральского отделения РАН канд. биол. наук, ludmila.dorofeeva@botgard.uran.ru.

Вклад авторов

Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors

The authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflicts of interests

The authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 16.05.2021; одобрена после рецензирования 12.06.2021; принята к публикации 14.06.2021.

The article was submitted 16.05.2021; approved after reviewing 12.06.2021; accepted for publication 14.06.2021.

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 632.3-582.85

**ИДЕНТИФИКАЦИЯ ФИТОПЛАЗМЫ ОПУНЦИИ
ОДНОКОЛЮЧКОВОЙ ВАРИЕГАТНОЙ ИЗ ЧАСТНОЙ
КОЛЛЕКЦИИ РОССИИ**

**Дамир Забихуллович Богоутдинов¹, Наталья Викторовна Гирсова²,
Татьяна Борисовна Кастальева³**

^{1,2,3} Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, Россия

Автор, ответственный за переписку: Дамир Забихуллович Богоутдинов,
bogoutdinov@list.ru

Аннотация. Опунция одноколуючковая *Opuntia monacantha* var. *variegata* Haworth. из частной коллекции Самарской обл. имела необычную форму и окраску кладодиев, что позволило предположить наличие инфицированности фитоплазмой. Это было подтверждено с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) в 2015 г. Однако таксономическая принадлежность фитоплазмы к группе не была определена из-за низкой концентрации патогена. Взятые для анализа кладодии опунции были укоренены и в течение пяти лет продолжали расти в теплице. В результате на каждом из основных стеблей, образовавшихся из укорененных кладодиев, сформировались многочисленные мелкие кладодии. ПЦР и анализ полиморфизма длины рестрикционных фрагментов позволили выявить высокую степень инфицированности опунции фитоплазмой группы ведьминой метлы арахиса – 16SrII. Электрофореграммы рестриктов, полученных с использованием эндонуклеаз *AluI*, *Bsh1236I* (*BstU1*), *HinfI*, *HhaI*, *HpaII*, *RsaI*, *TaqI* и *TruI* (*MseI*), позволяют идентифицировать выявленную фитоплазму как принадлежащую к подгруппе 16SrII-C.

Ключевые слова: *Opuntia monacantha* var. *variegata* Haworth., фитоплазма, 16SrII-C, cactus witches'-broom phytoplasma, ПЦР, ПДРФ-анализ

Финансирование. Исследование выполнено в рамках госзадания по теме 0598-2019-0002.

Для цитирования: Богоутдинов Д.З., Гирсова Н.В., Кастальева Т.Б. Идентификация фитоплазмы опунции одноколуючковой вариегатной из частной коллекции России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2021. Т. 126. Вып. 5. С. 3–12.

ORIGINAL ARTICLE

**PHYTOPLASMA IDENTIFICATION IN *OPUNTIA
MONACANTHA* VAR. *VARIEGATA* FROM A PRIVATE
COLLECTION OF RUSSIA**

Damir Z. Bogoutdinov¹, Natalya V. Girsova², Tatyana B. Kastalyeva³

^{1,2,3} All-Russian Research Institute of Phytopathology, Russian

Corresponding author: Damir Zabikhullovich, bogoutdinov@list.ru

Abstract. *Opuntia monacantha* commonly known as prickly pear cactus from a private collection of the Samara region, had an unusual shape and color of cladodes, which suggested the presence of infection with phytoplasma that was confirmed

using polymerase chain reaction (PCR) in 2015. However, the taxonomic belonging of phytoplasma to the group was not determined due to the low concentration of the pathogen. The prickly pears analyzed were rooted and continued to grow in the greenhouse for five years. As a result, numerous small cladodes were formed on each of the main stems. PCR and analysis of restriction fragment length polymorphism revealed a high degree of infection of prickly pear with witch's broom peanut phytoplasma – 16SrII group. Restriction patterns obtained after PCR product digestions with *AluI*, *Bsh1236I* (*BstU1*), *HinfI*, *HhaI*, *HpaII*, *RsaI*, *TaqI* and *TruI* (*MseI*) endonucleases allow phytoplasma to be identified as belonging to the 16SrII-C subgroup.

Keywords: *Opuntia monacantha* var. *variegata* Haworth., phytoplasma, 16SrII-C, cactus witches'-broom phytoplasma, PCR and RFLP analysis

Financial Support. The study was carried out within the framework of the state assignment on the topic 0598-2019-0002.

For citation: Bogoutdinov D.Z., Girsova N.V., Kastalyeva T.B. Phytoplasma Identification in *Opuntia monacantha* var. *variegata* from a Private Collection of Russia // Byul. MOIP. Otd. biol. 2021. T. 126. Vyp. 5. S. 3–12.

Коллекционные фонды редких растений оранжерей ботанических садов и частные коллекции содержат большое разнообразие видов суккулентов, в том числе из семейства Кактусовых (*Cactaceae* Juss.), некоторые из них известны с XV в. Наибольший интерес представляют необычные монстровые, кристатные и вариегатные формы, для которых характерно изменение окраски и габитуса (уплощение стебля, образование многочисленных побегов и карликовость). Считалось, что подобные уродства появляются в результате генетических мутаций или инфицирования вирусами. Впервые фитоплазменная природа ведьминой метлы опунции *Opuntia tuna* (L.) Mill. f. *monstruosa* была показана в Германии в 1970 г. с помощью электронной микроскопии (Casper et al., 1970). С тех пор наибольшее число случаев инфицирования фитоплазмой растений семейства кактусовых (*Cactaceae*) было выявлено у растений, принадлежащих к роду опунция – *Opuntia* (Tournef.) Mill.

Фитоплазмы – это облигатные паразиты, фитопатогенные бактерии, представляющие большую монофелитическую группу внутри класса Mollicutes. Они не имеют клеточной стенки, обитают во флоэме растений и гемолимфе насекомых отряда Hemiptera, которые являются их переносчиками. Фитоплазмы выделены в отдельный род *Candidatus phytoplasma*.

Цель настоящего исследования – выявление инфицированности фитоплазмой кактуса из частной коллекции Самарской обл.

Материалы и методы

ДНК выделяли одним из вариантов стандартного метода с использованием СТАВ-

буфера. Свежевырезанную ткань кладодия (50–100 мг) оставляли при температуре –20 °C на ночь. Утром заливали 3 мл горячего 2,5% СТАВ-буфера (65 °C), содержащего 0,2% меркаптоэтанола, и растирали в фарфоровой ступке. Гомогенат (0,7 мл) помещали в эппендорфовскую пробирку, добавляли 7 мл РНКазы А и инкубировали при 65 °C в течение 50 мин. Охлаждали до комнатной температуры, приливали 700 мл смеси хлороформа и изоамилового спирта, тщательно и осторожно перемешивали 5 мин и центрифугировали при 5500 мин^{–1} в течение 5 мин. Отбирали надосадочную жидкость и еще раз депротеинизировали равным объемом смеси хлороформа и изоамилового спирта. Повторяли процедуру центрифугирования. К надосадочной жидкости добавляли 2/3 объема изопропанола. Выдерживали при –20 °C в течение 10 мин. Центрифугировали 10 мин при 13 000 мин^{–1}. Осадок растворяли в 300 мл ТЕ-буфера и переосаждали в течение 5 мин двумя объемами 95%-го этанола при –20 °C. Осадок собирали центрифугированием 10 мин при 13 000 мин^{–1} и промывали 500 мл 80%-го этанола, затем центрифугировали 10 мин при 6000 мин^{–1}. Осадок подсушивали на воздухе и растворяли в 100 мл АЕ-буфера. Хранили при –20 °C. Наличие ДНК фитоплазмы определяли с использованием праймеров P1/16S-SR и R16F2n/ R16R2 соответственно в прямой и вложенной ПЦР (nested PCR). Условия амплификации подробно описаны ранее (Girsova et al., 2016). Для идентификации принадлежности фитоплазмы к группе (подгруппе) продукты, полученные после проведения вложенной ПЦР, обрабатывали эндонуклеазами рестрикции *AluI*, *BstU1*, *HinfI*, *HhaI*, *HpaII*, *RsaI*, *TaqI*, *TruI* (*MseI*)

(каждой отдельно) в соответствии с инструкцией производителя («Fermentas», Литва). Фрагменты ДНК, полученные в результате рестрикции, разделяли электрофорезом в 5%-м ПААГ. Полученные ПДРФ-профили (ПДРФ – полиморфизм длины рестрикционных фрагментов) сравнивали с опубликованными реальными или виртуальными рестрикционными картами (Cai et al., 2008).

Результаты и обсуждение

Образец опунции одноколючковой (*Opuntia monacantha* var. *variegata*) был прислан во ВНИИФ из Самарской обл. еще в 2015 г. Кладодии этой опунции имели мозаичный рисунок из обесцвеченных беловатых, часто вытянутых пятен, расположенных между колючками (альбикация) (рис. 1, А). В том же году в этом образце была выявлена фитоплазма, однако концентрация ДНК ПЦР-продукта была низкой, что не позволило определить ее таксономическую принадлежность. Кладодии опунции были укоренены, высажены в горшок и произрастали в теплице до 2020 г.

Необычный вид растения обратил на себя внимание, и эксперимент по идентификации фитоплазмы был продолжен в 2020 г.

На каждом из основных стеблей сформировались многочисленные измельченные кладодии (рис. 1, Б). Из девяти образцов молодых кладодиев, взятых от разных стволов, была выделена ДНК, как указано выше, и после нестед-ПЦР была подвергнута ПДРФ-анализу с использованием восьми эндонуклеаз рестрикции: *AluI*, *Bsh1236I* (*BstU1*), *HinfI*, *HhaI*, *HpaII*, *RsaI*, *TaqI* и *TruI* (*MseI*). Это позволило отнести фитоплазму опунции к группе 16SrII – *Peanut witches'-broom*. ПДРФ-анализ с использованием эндонуклеазы *HpaII* показал, что она не относится к подгруппам 16SrII-B, 16SrII-I, 16SrII-K и 16SrII-L. Рестрикция ДНК фитоплазмы эндонуклеазой *TruI* позволила исключить принадлежность фитоплазмы к подгруппам 16SrII-A и 16SrII-D, подтвердив, что она не относится к подгруппе 16SrII-K. Результат воздействия *TaqI* эндонуклеазой также исключал принадлежность фитоплазмы к подгруппе 16SrII-A. Эндонуклеаза *HhaI* не добавила какой-либо новой информации к данным, полученным с помощью остальных четырех эндонуклеаз. Эндонуклеаза *RsaI* показала, что фитоплазма не относится к подгруппам 16SrII-G и 16SrII-H. Данные по обработке эндонуклеазой *BstU1* позволили исключить принадлежность фитоплазмы к подгруппам 16SrII-A,

16SrII-B, 16SrII-F и 16SrII-K, а в результате обработки эндонуклеазой *HinfI* исключена принадлежность к подгруппе 16SrII-J. Таким образом, наиболее вероятно, что фитоплазма опунции принадлежит к подгруппе 16SrII-C.

Необычный габитус, мозаичность, антоциановая окраска, карликовость и пролиферация наиболее выражены на вновь укорененных кладодиях в условиях обедненного грунта, недостатка влаги и удобрений при высокой температуре. На одном растении могут быть зеленые (бессимптомные) и мозаичные разветвления. С возрастом при своевременном поливе и удобрении подобные признаки маскируются и могут возвращаться в период активного роста в летний период на вновь образуемых кладодиях. В зимний период мозаичный рисунок также исчезает. В настоящее время на исходном растении в Самарской обл. и в укорененных растениях во ВНИИФ признаки альбикации исчезли.

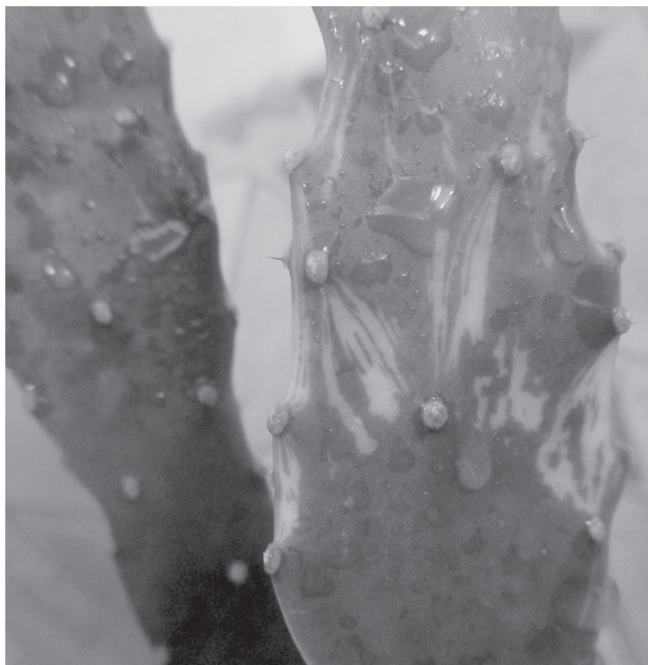
В 2005 г. в опунции одноколючковой (*O. monacantha*), имеющей признаки избыточной пролиферации стеблей и кладодий, из Ливана была выявлена и секвенирована ДНК фитоплазмы (Choueiri et al., 2005). Секвенирование показало высокую степень сходства (более 99%) с последовательностью 16S рДНК двух изолятов фитоплазмы, вызывающей ведьмину метлу кактусов, обнаруженных ранее в Китае и Мексике (Cai et al., 2002; Leyva-Lopez et al., 1999). Использование для рестрикции эндонуклеазы *TruI* показало сходство ее с фитоплазмой подгрупп 16SrII-B и 16SrII-C.

В 2008 г. в опунциях разных видов (*Opuntia* spp.) из юго-западного Китая было обнаружено большое разнообразие фитоплазм, принадлежащих к группе 16SrII, в которой было выявлено 7 новых подгрупп, в результате число известных подгрупп достигло двенадцати (Cai et al., 2008).

Фитоплазма группы 16SrII была также обнаружена у опунции видов *Opuntia cylindrica* и *O. caracasana* из Египта (Omar et al., 2014; Dewir et al., 2015), *O. ficus-indica* (16SrII-C) из Италии (Granata et al., 2006; Tessitori, 2006), Мексики (Hernández-Pérez et al., 2009) и *O. linguiformis* из Китая (Cai et al., 2002).

Что касается других родов кактусовых, фитоплазма группы 16SrII была выявлена у кактусов рода *Echinopsis* sp. с признаками мозаичности стебля, филлодии и ведьминой метлы (Мексика) (Padilla et al., 2009) и у вида *Echinopsis subdenudata* с пролиферацией стебля и необычного цвета зачатков боковых ветвлений (деток) (Мексика) (Leyva-Lopez et al., 1999). Таким

А



Б



Opuntia Monacantha var. *variegata*: А – исходное материнское растение с мозаичностью кладодиев; Б – внешний вид растения через 5 лет после укоренения инфицированных кладодиев

образом, в подавляющем большинстве случаев исследователи идентифицировали у кактусов фитоплазму группы ведьминой метлы арахиса (16SrII) и только изредка – группы желтухи астр (16SrI, Мексика) (Zak et al., 2011) и еще реже – группы желтухи вяза (16SrV-A, США) (Bertaccini et al., 2007).

Впервые сообщение о фитоплазме, выделенной из Рождественского кактуса, известного в нашей стране как «декабрист», или зигокактус (*Zygocactus truncatus* (Haw.) K. Schum.) появилось в 2007 г. (Cai et al., 2007). В РФ сходная фитоплазма была обнаружена у кактусов рода *Austrocylindropuntia* из частной московской коллекции в 2013 г. (Матяшова, 2017).

Следует отметить, что фитоплазма группы 16SrII в России встречалась очень редко. В период с 2007 по 2020 г. лишь в 2009 г. фитоплазма этой группы была обнаружена нами в образцах листьев, собранных с двух соседних кустов картофеля на опытном поле ВНИИФ (Московская обл.), и в двух образцах дикорастущих растений из Вологодской обл. – полыни обыкновенной (*Artemisia vulgaris* L.) и василька шероховатого (*Centaurea scabiosa* L.). В последнем случае фитоплазма была выделена и идентифицирована после клонирования из смеси с двумя фитоплазмами группы Aster yellows (16SrI), подгрупп 16SrI-A и 16SrI-C (неопубликованные данные).

Фитоплазма группы 16SrII, вызывающая болезнь растений под названием «ведьминая метла», выявлена, помимо кактусовых, во многих культурных растениях Европы, Азии, Африки и Америки, например в лилии кудреватой – *Lilium martagon* L. (Чехия) (Bertaccini et al., 2005), в нуте бараньем – *Cicer arietinum* L. и кроталарии – *Crotalaria* sp. (Оман) (Al-Saady et al., 2006; Al-Subhi et al., 2017),

в сое культурной – *Glycine max* (L.) Merr. (Танзания) (Marathi et al., 2015), партениуме – *Parthenium hysterophorus* L. и в переносчике – цикадке *Orosius albicinctus* Distant (Индия) (Yadav et al., 2015), чечевице пищевой – *Lens culinaris* Medikus (Пакистан) (Akhtar et al., 2016) и моркови посевной – *Daucus carota* subsp. *sativus* (Hoffm.) Schübl. & G. Martens (Иран) (Salehi et al., 2016).

Несмотря на то, что фитоплазменная инфекция оказывает неблагоприятное воздействие на растения, связанное с ней повышенное ветвление в случае кактусов и некоторых других суккулентов воспринимается как желательное, поскольку увеличивает декоративность горшечных растений. Dewir (2016) обращает внимание на то, что фасциированные формы из-за своей привлекательности даже включаются в селекционные программы декоративных растений, поскольку имеют коммерческий спрос у коллекционеров и садоводов.

Заключение

Необычный вид кактусов с фасциированной формой, карликовостью, повышенной пролиферацией и с мозаичной расцветкой коллодиев повышает спрос на рынке декоративных растений, что предполагает их массовое размножение и распространение в разные регионы. При наличии в новых районах насекомых-переносчиков (цикадок и псиллид) фитоплазма может распространяться, расширяя свой ареал. А при совместном выращивании разных видов кактусовых на одном субстрате, фитоплазма может заражать редкие виды при срастании корней больных и здоровых образцов. Это следует учитывать при содержании коллекций кактусовых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Матяшова Г.Н. Разработка и совершенствование методов диагностики фитоплазм – возбудителей болезней плодовых и ягодных культур: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2017. 22 с.
- Matyashova G.N. Razrabotka i sovershenstvovanie metodov diagnostiki fitoplazm – vozбудitelei boleznei plodovykh i yagodnykh kul'tur: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. M., 2017. 22 s.
- Akhtar K.P., Dickinson M., Asghar M.J., Abbas G., Sarwar N. Association of 16SrII-C phytoplasma with lentil phyllody disease in Pakistan // *Tropical Plant Pathology*. 2016. Vol. 41. P. 198–202 (DOI 10.1007/s40858-016-0087-3).
- Al-Saady N.A., Al Subhi A.M., Al-Nabhani A., Khan A.J. First report of a group 16 SrII phytoplasma infecting chickpea in Oman // *Plant Disease*. 2006. Vol. 90. P. 973 (DOI: 10.1094/PD-90-0973C).
- Al-Subhi A., Hogenhout S.A., Al-Yahyai R.A., Al-Sadi A.M. Classification of a new phytoplasmas subgroup 16SrII-W associated with *Crotalaria* witches' broom diseases in Oman based on multigene sequence analysis // *BMC Microbiol*. 2017. Vol. 17. P. 221 (DOI: 10.1186/s12866-017-1130-3).
- Bertaccini A., Calari A., Felker P. Developing a method for phytoplasma identification in cactus pear samples from California // *Bulletin of Insectology*. 2007. Vol. 60. P. 257–258.
- Bertaccini A., Franova J., Botti S., and Tabanelli D. Molecular characterization of phytoplasmas in lilies with fasciation in the Czech Republic // *FEMS Microbiology Letters*, 2005. Vol. 249. P. 79–85.

- Cai H., Chen H.R., Li F., Kong B.H. First report of a phytoplasma associated with cactus witches'-broom in Yunnan (China) // *Plant Pathology*. 2002. Vol. 51. P. 394.
- Cai H., Chen H.R., Kong B.H., Yang G.H., Liu T. First report of a phytoplasma associated with Christmas cactus witches' broom // *Plant Pathology*. 2007. Vol. 56. P. 346.
- Cai H., Wei W., Davis R.E., Chen H., Zhao Y. Genetic diversity among phytoplasmas infecting *Opuntia* species: virtual RFLP analysis identifies new subgroups in the peanut witches'-broom phytoplasma group // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2008. Vol. 58. P. 1448–1457.
- Casper R., Lesemann D., Bartels R. Mycoplasma-like bodies and viruses in *Opuntia tuna* with witches'-broom disease // *Plant Disease Reporter*. 1970. Vol. 54. N 50. P. 851–853.
- Choueiri E., Massad R., Jreijiri F., Danet J.L., Salar P., Bové J.M., Foissac X. First report of a 16SrII group phytoplasma associated with shoot proliferation of a cactus (*Opuntia monacantha*) in Lebanon // *Plant Disease*. 2005. Vol. 89. P. 1129 (<http://dx.doi.org/10.1094/PD-89-1129B>).
- Dewir Y.H. Cacti and succulent plant species as phytoplasma hosts: A review // *Phytopathogenic Mollicutes*. 2016. Vol. 6 (1). P. 1–9 (DOI: 10.5958/2249-4677.2016.00001.3).
- Dewir Y.H., El-Mahrouk M.E., Omar A.F. Molecular characterization of 16SrII phytoplasma group and associated down-regulation of ABA and IAA in *Opuntia caracasana* // *Phytopathogenic Mollicutes*. 2015. Vol. 5. P. 100–106.
- Girsova N.V., Bottner-Parker K.D., Bogoutdinov D.Z., Meshkov Y.I., Mozhaeva K.A., Kastalyeva T.B., Lee I.-M. Diverse phytoplasmas associated with potato stolbur and other related potato diseases in Russia // *Eur. J. Plant Pathol.* 2016. Vol. 145. P. 139–153 (DOI: 10.1007/s10658-015-0824-3).
- Granata G., Paltrinieri S., Botti S., Bertaccini A. Aetiology of *Opuntia ficus-indica* malformations and stunting disease // *Annals of Applied Biology*. 2006. Vol. 149. P. 317–325.
- Hernández-Pérez, R., Noa-Carrazana, J C, Gaspar, R, Mata, P and Flores-Estévez, N. First report of symptoms associated to a phytoplasma affecting Nopal (*Opuntia ficus-indica* Mill) in the “Pyramids” Indian, State of Mexico // *Journal of General and Molecular Virology*. 2009. Vol. 1(4). P. 46–47.
- Leyva-Lopez N.E., Aguilar-Rojas O.I., Leal-Klevezas D.S., Martinez-Soriano J.P. Presence of phytoplasmas in Mexican cacti // *Phytopathology*. 1999. Vol. 89. S. 45.
- Marathi H., Owati A., Madata C.S., Joosten M., Beed F., Kumar P.L. First Report of 16SrII-C Subgroup Phytoplasma Causing Phyllody and Witches'- broom Disease in Soybean in Tanzania // *Plant Disease*. 2015. Vol. 99(6). P. 886 (DOI: 10.1094/PDIS-11-14-1225-PDN).
- Omar A.F., Dewir Y.H., El-Mahrouk M.E. Molecular identification of phytoplasmas in fasciated cacti and succulent species and associated hormonal perturbation // *Journal of Plant Interactions*. 2014. Vol. 9. P. 632–639.
- Padilla K.A., Parra-Cota F., Ochoa-Sánchez J.C. Phytoplasmas associated to diseases of ornamental cacti in Mexico // *Journal of Biological Sciences*. 2009. Vol. 9. P. 268–271.
- Salehi M., Esmailzadeh Hosseini S.A., Salehi E., Bertaccini A. Molecular and biological characterization of a 16SrII phytoplasma associated with carrot witches' broom in Iran. // *J. Plant Pathology*. 2016. Vol. 98. P. 83–90 (<https://www.jstor.org/stable/24892625>).
- Tessitori M., Masenga V., Marzachi C. First report of a phytoplasma associated with abnormal proliferation of cladodes in cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) in Italy // *J. Plant Pathology*. 2006. Vol. 55. P. 292.
- Yadav A., Thorat V., Bhale U., Shouche Y. Association of 16SrII-C and 16SrII-D subgroup phytoplasma strains with witches' broom disease of *Parthenium hysterophorus* and insect vector *Orosius albicinctus* in India // *Australasian Plant Disease Notes*. 2015. Vol. 10. P. 31 (DOI:10.1007/s13314-015-0181-2).
- Zak L.F., Yáñez-Morales M.J., Alanis-Martínez I., González-Pérez E. New hosts of 16SrI phytoplasma group associated with edible *Opuntia ficus-indica* crop and its pests in Mexico // *African Journal of Microbiology Research*. 2011. Vol. 5. P. 910–918.

REFERENCES

- Matyashova G.N. Razrabotka i sovershenstvovanie metodov diagnostiki fitoplazm – vzbuditelei boleznei plodovykh i yagodnykh kul'tur: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. M., 2017. 22 s.
- Akhtar K.P., Dickinson M., Asghar M.J., Abbas G., Sarwar N. Association of 16SrII-C phytoplasma with lentil phyllody disease in Pakistan // *Tropical Plant Pathology*. 2016. Vol. 41. P. 198–202 (DOI 10.1007/s40858-016-0087-3).
- Al-Saady N.A., Al Subhi A.M., Al-Nabhani A., Khan A.J. First report of a group 16 SrII phytoplasma infecting chickpea in Oman // *Plant Disease*. 2006. Vol. 90. P. 973 (DOI: 10.1094/PD-90-0973C).
- Al-Subhi A., Hogenhout S.A., Al-Yahyai R.A., Al-Sadi A.M. Classification of a new phytoplasmas subgroup 16SrII-W associated with *Crotalaria* witches' broom diseases in Oman based on multigene sequence analysis // *BMC Microbiol.* 2017. Vol. 17. P. 221 (DOI: 10.1186/s12866-017-1130-3).
- Bertaccini A., Calari A., Felker P. Developing a method for phytoplasma identification in cactus pear samples from California // *Bulletin of Insectology*. 2007. Vol. 60. P. 257–258.
- Bertaccini A., Franova J., Botti S., and Tabanelli D. Molecular characterization of phytoplasmas in lilies with fasciation in the Czech Republic // *FEMS Microbiology Letters*, 2005. Vol. 249. P. 79–85.
- Cai H., Chen H.R., Li F., Kong B.H. First report of a phytoplasma associated with cactus witches'-broom in Yunnan (China) // *Plant Pathology*. 2002. Vol. 51. P. 394.
- Cai H., Chen H.R., Kong B.H., Yang G.H., Liu T. First re-

- port of a phytoplasma associated with Christmas cactus witches' broom // *Plant Pathology*. 2007. Vol. 56. P. 346.
- Cai H., Wei W., Davis R.E., Chen H., Zhao Y. Genetic diversity among phytoplasmas infecting *Opuntia* species: virtual RFLP analysis identifies new subgroups in the peanut witches'-broom phytoplasma group // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2008. Vol. 58. P. 1448–1457.
- Casper R., Lesemann D., Bartels R. Mycoplasma-like bodies and viruses in *Opuntia tuna* with witches'-broom disease // *Plant Disease Reporter*. 1970. Vol. 54. N 50. P. 851–853.
- Choueiri E., Massad R., Jreijiri F., Danet J.L., Salar P., Bové J.M., Foissac X. First report of a 16SrII group phytoplasma associated with shoot proliferation of a cactus (*Opuntia monacantha*) in Lebanon // *Plant Disease*. 2005. Vol. 89. P. 1129 (<http://dx.doi.org/10.1094/PD-89-1129B>).
- Dewir Y.H. Cacti and succulent plant species as phytoplasma hosts: A review // *Phytopathogenic Mollicutes*. 2016. Vol. 6 (1). P. 1–9 (DOI: 10.5958/2249-4677.2016.00001.3).
- Dewir Y.H., El-Mahrouk M.E., Omar A.F. Molecular characterization of 16SrII phytoplasma group and associated down-regulation of ABA and IAA in *Opuntia caracasana* // *Phytopathogenic Mollicutes*. 2015. Vol. 5. P. 100–106.
- Girsova N.V., Bottner-Parker K.D., Bogoutdinov D.Z., Meshkov Y.I., Mozhaeva K.A., Kastalyeva T.B., Lee I.-M. Diverse phytoplasmas associated with potato stolbur and other related potato diseases in Russia // *Eur. J. Plant Pathol.* 2016. Vol. 145. P. 139–153 (DOI: 10.1007/s10658-015-0824-3).
- Granata G., Paltrinieri S., Botti S., Bertaccini A. Aetiology of *Opuntia ficus-indica* malformations and stunting disease // *Annals of Applied Biology*. 2006. Vol. 149. P. 317–325.
- Hernández-Pérez, R., Noa-Carrasana, J C, Gaspar, R, Mata, P and Flores-Estévez, N. First report of symptoms associated to a phytoplasma affecting Nopal (*Opuntia ficus-indica* Mill) in the "Pyramids" Indian, State of Mexico // *Journal of General and Molecular Virology*. 2009. Vol. 1(4). P. 46–47.
- Leyva-Lopez N.E., Aguilar-Rojas O.I., Leal-Klevezas D.S., Martinez-Soriano J.P. Presence of phytoplasmas in Mexican cacti // *Phytopathology*. 1999. Vol. 89. S. 45.
- Marathi H., Owati A., Madata C.S., Joosten M., Beed F., Kumar P.L. First Report of 16SrII-C Subgroup Phytoplasma Causing Phyllody and Witches'- broom Disease in Soybean in Tanzania // *Plant Disease*. 2015. Vol. 99(6). P. 886 (DOI: 10.1094/PDIS-11-14-1225-PDN).
- Omar A.F., Dewir Y.H., El-Mahrouk M.E. Molecular identification of phytoplasmas in fasciated cacti and succulent species and associated hormonal perturbation // *Journal of Plant Interactions*. 2014. Vol. 9. P. 632–639.
- Padilla K.A., Parra-Cota F., Ochoa-Sánchez J.C. Phytoplasmas associated to diseases of ornamental cacti in Mexico // *Journal of Biological Sciences*. 2009. Vol. 9. P. 268–271.
- Salehi M., Esmailzadeh Hosseini S.A., Salehi E., Bertaccini A. Molecular and biological characterization of a 16SrII phytoplasma associated with carrot witches' broom in Iran. // *J. Plant Pathology*. 2016. Vol. 98. P. 83–90 (<https://www.jstor.org/stable/24892625>).
- Tessitori M., Masenga V., Marzachi C. First report of a phytoplasma associated with abnormal proliferation of cladodes in cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) in Italy // *J. Plant Pathology*. 2006. Vol. 55. P. 292.
- Yadav A., Thorat V., Bhale U., Shouche Y. Association of 16SrII-C and 16SrII-D subgroup phytoplasma strains with witches' broom disease of Parthenium hysterophorus and insect vector Orosius albicinctus in India // *Australasian Plant Disease Notes*. 2015. Vol. 10. P. 31 (DOI:10.1007/s13314-015-0181-2).
- Zak L.F., Yáñez-Morales M.J., Alanis-Martínez I., González-Pérez E. New hosts of 16SrI phytoplasma group associated with edible *Opuntia ficus-indica* crop and its pests in Mexico // *African Journal of Microbiology Research*. 2011. Vol. 5. P. 910–918.

Сведения об авторах

Богоутдинов Дамир Забихуллович, кандидат биологических наук, доцент, научный сотрудник, ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии (ВНИИФ), bogoutdinov@list.ru;

Гирсова Наталья Викторовна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБНУ ВНИИФ, ngirsova@yandex.ru;

Кастальева Татьяна Борисовна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, ФГБНУ ВНИИФ, kastalyeva@yandex.ru.

Information about the author

Bogoutdinov Damir Zabikhullovich, Cand. Sc., Associate Professor, All-Russian Research Institute of Phytopathology;

Girsova Natalya Viktorovna, Cand. Sc., senior researcher, All-Russian Research Institute of Phytopathology;

Kastalyeva Tatyana Borisovna, Cand. Sc., leading researcher, All-Russian Research Institute of Phytopathology.

Вклад авторов

Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors

The authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflicts of interests

The authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 01.03.2021; одобрена после рецензирования 12.06.2021; принята к публикации 01.11.2021.

The article was submitted 01.03.2021; approved after reviewing 12.06.2021; accepted for publication 01.11.2021.

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 582.29

**СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ
РОДА *USNEA* В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ**

Татьяна Юрьевна Толпышева

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, tolpysheva@mail.ru

Изучены структуры популяций лишайников *Usnea glabrescens*, *U. filipendula* и *U. subfloridana* – видов, занесенных в Красную книгу Московской обл. Выявлены размеры талломов, морфологические показатели жизненного состояния особей, наличие и степень развития вегетативных пропагул, наличие плодовых тел лихенофильных грибов на талломах лишайников. Установлено, что в наиболее критическом положении находится популяция *Usnea glabrescens*. Популяции двух других видов более стабильны, но при изменении экологических условий их состояние может ухудшиться. Рекомендуется продолжить мониторинг видов р. *Usnea* на территории области.

Ключевые слова: лишайники, структура популяций, Московская область, Красная книга

Благодарности. Автор благодарит сотрудника БИН АН РАН Журбенко М.П. за определение вида лихенофильного гриба на талломах лишайников.

Финансирование. Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032300081-7.

Для цитирования: Толпышева Т.Ю. Структура популяций некоторых видов рода *Usnea* в Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2021. Т. 126. Вып. 5. С. 31–40.

ORIGINAL ARTICLE

**POPULATION STRUCTURE OF THE GENUS *USNEA*
IN THE MOSCOW REGION**

Tatyana Yurievna Tolpysheva

Lomonosov State University, Biological Faculty, tolpysheva@mail.ru

Abstract. The structure of the population of lichens *Usnea glabrescens*, *U. dasypoga* and *U. subfloridana* – species including in the Red Data Book of the Moscow region was studied. The sizes of thalli, morphological indicators of the vital state of individuals, the presence and degree of development of fruiting bodies of lichenophilic fungi on thalli were assessed. It was revealed that the *U. glabrescens* population is in the most critical position. The population of the other two species more stable, but under changed environmental condition, their condition may worsen. It is proposed to continue monitoring the species of the genus *Usnea* on the territory of the Moscow region.

Keywords: lichens, population structure, Moscow region, Red Data Book

Acknowledgements. The author thanks M.P. Zhurbenko, an employee of the BIN of the Academy of Sciences of the Russian Academy of Sciences, for determining the type of lichenophilic fungus on lichen thalluses.

Financial Support. The research was carried out within the framework of the scientific project of the state task of the Lomonosov State University № 121032300081-7.

For citation: Tolpysheva T.Yu. Population Structure of the Genus *Usnea* in the Moscow Region // Byul. MOIP. Otd. biol. 2021. T. 126. Vyp. 5. S. 31–40.

Изучение структуры популяций лишайников позволяет оценить их жизнеспособность и прогнозировать дальнейшее состояние, что является предпосылкой для разработки мер, направленных на сохранение видов. В экологии популяцией называется «множество особей определенного вида, обитающих в определенном месте» (Уильямсон, 1975). Популяционные исследования проводят в районах, не затронутых деятельностью человека, и в районах подверженных загрязнению (Суетина, 2001, 2005; 2009; Михайлова, Воробейчик, 2009; Суетина, Ямбердова, 2010; Gauslaa, 1997 и др.). Особенно важно изучение популяционной структуры редких видов лишайников, а также видов, сокращающихся в численности (Михайлова, 2005; Микрюков, 2009; Суетина, Богданов, 2006; Суетина, Глотов, 2010; Игнатенко, Тарасова, 2014, 2018; Толпышева 2021). Такие виды обычно включают в Красные книги регионов.

В Красную книгу Московской области (2018) внесено 8 видов р. *Usnea*. Виды этого рода относятся к группе лишайников, живущих в насыщено-влажной атмосфере (Горышина, 1979). Некоторые виды этого рода чувствительны к загрязнению воздуха (Инсарова, Инсаров, 1989; Бязров, 2002; Тарасова и др., 2012), что влечет за собой сокращение их численности и, как следствие, уменьшение площади ареала.

Большинство видов этого рода в Московской области встречается преимущественно на особо охраняемых природных территориях (ООПТ), в ненарушенных местообитаниях; они отдают предпочтение разным типам ельников и деревьям старшего возраста, обычно растут на елях, но больших скоплений не образуют и, как правило, бывают представлены одной-тремя особями. (Толпышева, Суслова, 2019).

Материалы и объекты исследования.

Структура популяций была изучена у трех видов р. *Usnea*: *U. filipendula* Stirt., *U. subfloridana* Stirt. и *U. glabrescens* (Nyl. ex Vain.) Vain. ex Räsänen*. В Красной книге Московской области (2018) *U. glabrescens* от-

несен к 1-й категории (вид, находящийся под угрозой исчезновения), *U. filipendula* (вид указан как *U. dasypoga*) и *U. subfloridana* имеют 3-ю категорию (редкие виды).

Талломы лишайников, собранные в разных районах Московской обл. в XXI в. (на территории, присоединенной к Москве, лишайники не собирали) и инсерированные в гербарий Московского университета (MW), а также образцы, которые планируется инсерировать в гербарий, были изучены в лабораторных условиях. Для оценки состояния популяций использовали данные размерной структуры талломов, их онтогенетического и жизненного состояния, заражение талломов лихенофильными грибами. Онтогенетическое состояние талломов и заражение их лихенофильными грибами исследовали под бинокуляром. Изучены талломы лишайников (в скобках указано число изученных талломов): *U. filipendula* (128), *U. subfloridana* (42), *U. glabrescens* (21).

При оценке жизненного состояния использовали такие показатели, как изменение цвета таллома, разрушение корового слоя.

Размерную структуру популяций оценивали, измеряя длину каждого таллома (см), определяя средние, максимальные и минимальные размеры. Особи каждого вида лишайника в зависимости от длины талломов были объединены в группы с шагом в 1 см. Особи, длина талломов которых колебалась от 0,1 до 1 см, были включены в группу 1, от 1,1 до 2 см – в группу 2, от 2,1 до 3 см – в группу 3 и т.д.

При оценке онтогенетического состояния основное внимание было уделено такому признаку, как отсутствие или наличие вегетативных пропагул.

Заражение лишайника лихенофильными грибами определяли по наличию на веточках талломов плодовых тел грибов.

Результаты и обсуждение

Одним из показателей возрастной структуры популяции является линейный размер талломов особей лишайников. Рост многих видов

*Названия видов лишайников приведены по Index fungorum.

р. *Usnea* преимущественно интеркалярный. Плодовые тела у многих видов этого рода образуются редко, а размножение осуществляется вегетативными пропугулами (соредии и изидии), которые образуются по бокам веточек, что не препятствует дальнейшему росту таллома. У изученных на территории области видов плодовые тела не образуются.

Размеры талломов у трети особей *U. filipendula* (34%) и *U. subfloridana* (31%) больше средней длины, а у *U. glabrescens* таких особей почти половина (48%).

Максимальные размеры талломов двух видов р. *Usnea*, собранных с территории Московской обл. в XXI в. (табл. 1), отличаются от максимальных размеров талломов этих же видов лишайников из некоторых других регионов (табл. 2).

Московская обл. расположена в средней полосе европейской части России, но максимальные размеры талломов особей *U. subfloridana*, встречающихся на территории области, больше, чем у особей этого вида, зарегистрированных на территории европейской части России, в том числе на территории Московской обл. в середине XX в., и больше, чем у особей из Белоруссии.

Максимальной длины достигают лишь единичные талломы, а большинство талломов имеет значительно меньшие размеры. В отличие от *U. subfloridana*, талломы *U. glabrescens* не достигают максимальной длины, отмеченной у этого вида из других регионов.

Максимальные размеры талломов *U. filipendula* сходны с размерами талломов этого вида из других регионов. Этот факт косвенно свидетельствует о том, что в местах произрастания вида загрязнение раньше отсутствовало, так как в местах с загрязнением воздуха талломы этого лишайника короче (Clerc, 1998).

Длина таллома отражает возраст лишайника: чем меньше длина таллома конкретного вида, тем моложе особь. Скорость роста зависит от многих факторов. Она различается не только у разных видов одного рода, но и у одного и того же вида в зависимости от условий произрастания (Толпышева и др., 2003; Тимофеева и др., 2004). Например, средние и максимальные размеры талломов *U. filipendula* на ООПТ «Участок долины р. Протва между деревнями Купрово и Бартенево» (Толпышева, 2021) меньше средних и максимальных размеров талломов этого же вида лишайника, указанных в табл. 1.

Т а б л и ц а 1

Размеры талломов видов р. *Usnea* в Московской обл. в XXI в. (см)

Виды р. <i>Usnea</i>	Размеры талломов		
	средние	максимальные	минимальные
<i>U. glabrescens</i>	5,9 ± 0,03	8,4	3,4
<i>U. filipendula</i>	11,8 ± 0,06	30,2	3,4
<i>U. subfloridana</i>	5,6 ± 0,03	10,2	2,3

Т а б л и ц а 2

Размеры талломов видов р. *Usnea* в некоторых регионах Европы (см)

Виды р. <i>Usnea</i>	*Средняя полоса европейской части СССР (Голубкова, 1959, 1966)	Мурманская обл. (Домбровская, Шляков, 1967)	Украина (Флора..., 1993)	Белоруссия (Горбач, 1973)	Польша (Nowak, Tobolewski, 1975)	Финляндия (Stenroos et al., 2011)
<i>U. glabrescens</i>	3,5–7(10)	до 10	около 10	около 10	до 15	до 15 (25)
<i>U. filipendula</i>	20–30	до 30	до 30	до 30	до 30	до 50
<i>U. subfloridana</i>	3,5–7	5–7(12)	5–7(10)	3–7	(3)5–7(10)	до 12 (20)

*Размеры талломов *U. glabrescens* и *U. subfloridana* приведены с учетом видов, которые в настоящее время сведены в синонимы.

Талломы разных видов р. *Usnea* имеют размеры от 1–2 см до нескольких метров (Büdel, Scheidegger, 2010). Например, ежегодный прирост антарктического вида *Usnea antarctica* составляет 2 мм в год (Sancho, Pintado, 2004 – цит. по: Бязров, 2005). Однако скорость роста лишайников в экстремальных климатических условиях (арктические, альпийские, антарктические регионы) обычно меньше, чем скорость роста видов в умеренных и субтропических областях (Honegger, 2010), поэтому можно предположить, что скорость роста видов р. *Usnea*, произрастающих на территории Московской обл., превышает 2 мм в год. К сожалению, сведения о годовом приросте исследованных видов в литературе найти не удалось. Поэтому сложно сказать, какого возраста достигают особи этих видов в Московской обл.

В популяции *U. glabrescens* все особи имели вегетативные пропагулы (рис. 1). Большинство из них относятся к старовозрастной генеративной стадии, для которой характерны соралии округлые, плоские, до слегка вогнутых, нередко сливающиеся друг с другом. Размеры таких соралей обычно больше половины диаметра веточек. Молодые особи с начинающимися формироваться соральями отсутствуют; отсутствуют также особи, относящиеся, согласно Одуму (1986), к возрастной пререпродуктивной группе. Отсутствие в популяции *U. glabrescens* молодых особей и особей, не имеющих вегетативных пропагул, вызывает опасение: популяция старится, а воспроизводства новых особей не происходит. О начавшемся

процессе отмирания лишайника свидетельствуют и почерневшие кончики некоторых веточек талломов. На талломах встречаются единичные плодовые тела лишайнофильного гриба *Lichenostigma maureri* Hafellner. Заражено около 40% особей.

Число особей вида *U. glabrescens* на территории области незначительно, а возраст, согласно данным по размеру талломов, большой, молодые особи отсутствуют. В отличие от других изученных видов, он зарегистрирован всего на 6 ООПТ (Толпышева, Суслова, 2019). По сравнению с другими видами рода, этот лишайник сильнее ограничен в своем распространении старовозрастными лесами (Halonen et al., 1999).

Все это свидетельствует о критическом состоянии популяции *U. glabrescens*. Не исключено, что со временем лишайник может исчезнуть с территории области.

U. filipendula – полиморфный и широко распространенный на территории России вид (Голубкова, 1996). В области он также один из наиболее часто встречаемых видов рода: найден на 35 ООПТ (Толпышева, Суслова, 2019).

В популяции большая часть особей имеет соралии (рис. 2). Молодых особей, без вегетативных пропагул, мало (3%). Длина талломов этих особей не превышает 4 см. На некоторых особях (6%) наряду с хорошо развитыми (большими) изидиозными соральями встречаются соралии, находящиеся на ранних стадиях своего развития. Это мелкие (без изидий) соралии, размеры которых меньше половины диаметра веточек.

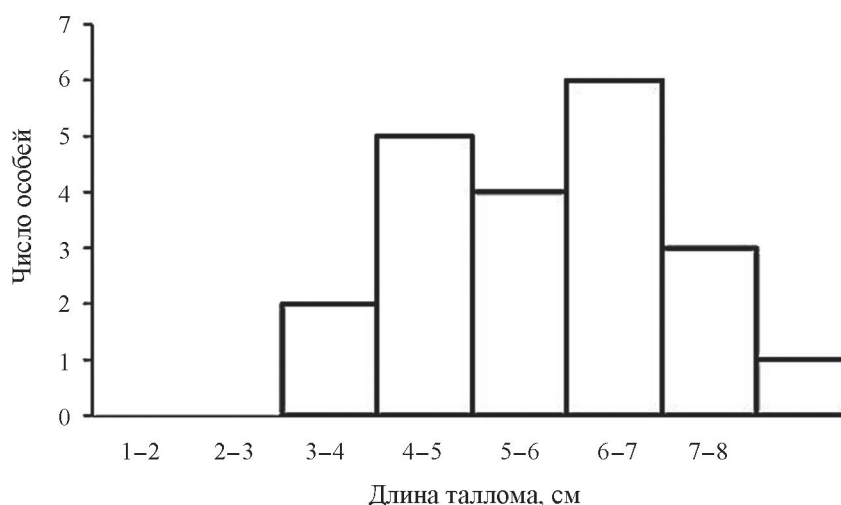


Рис. 1. Распределение особей *Usnea glabrescens* по длине талломов

Такие соралии найдены на особях, размеры которых более 4, но менее 6 см.

В отличие от других исследованных видов лишайников, у *U. filipendula* отмечены изменения в морфологии талломов некоторых особей: фрагменты некоторых веточек красноватые, местами разрушен коровой слой, концы некоторых молодых веточек и некоторых фибрилл почерневшие. Изменение цвета таллома сильнее выражено у крупных особей (с хорошо развитыми, изидиозными соралиями), что, вероятно, обусловлено процессом старения организма.

Некоторые такие стареющие талломы листоватый лишайник *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. использует в качестве субстрата для своего развития. Неразветвленные или приступившие к ветвлению лопасти *H. physodes*, характерные для ранних стадий развития этого вида лишайника, плотно прикреплены к веточкам первого порядка *U. filipendula*. Можно предположить, что в результате старения таллома жизненные силы лишайника ослабевают, его конкурентная способность снижается и он уже не может сопротивляться колонизации другими организмами.

Разрушение корового слоя отмечено на талломах длиной от 4 до 26 см. Этот лишайник относится к числу наиболее чувствительных к атмосферному загрязнению видов (Wirth, 1991; Тарасова и др., 2012). Возможно, разрушение корового слоя, которое встречается у молодых

особей, объясняется именно повышенной чувствительностью лишайника к загрязнению.

Плодовые тела лихенофильного гриба *L. maureri* в большем или меньшем обилии встречаются на многих особях (84%); исключение – представляют особи без соредий, на которых плодовые тела гриба не зарегистрированы. Как правило, чем крупнее таллом, тем больше на нем плодовых тел гриба.

В целом можно констатировать, что состояние популяции *U. filipendula* удовлетворительное. Однако широкое распространение вида на территории области при минимальном числе пререпродуктивных особей и наличии морфологических повреждений талломов не может быть гарантом стабильности популяции. Необходимы дальнейшие наблюдения за состоянием популяции лишайника.

В популяции лишайника *U. subfloridana* присутствуют талломы, находящиеся на разных стадиях онтогенеза (рис. 3). Имеются как молодые особи, без вегетативных пропарул (7%), так и взрослые особи, приступившие к размножению. Вегетативные пропарулы появляются на молодых талломах, длина которых чуть больше 3 см. Несмотря на то, что на таких талломах могут развиваться вегетативные пропарулы, хорошо развитые зрелые соралии с большим числом изидий обычно встречаются на более крупных талломах. У молодых талломов изидий на соралиях очень мало, и наряду с

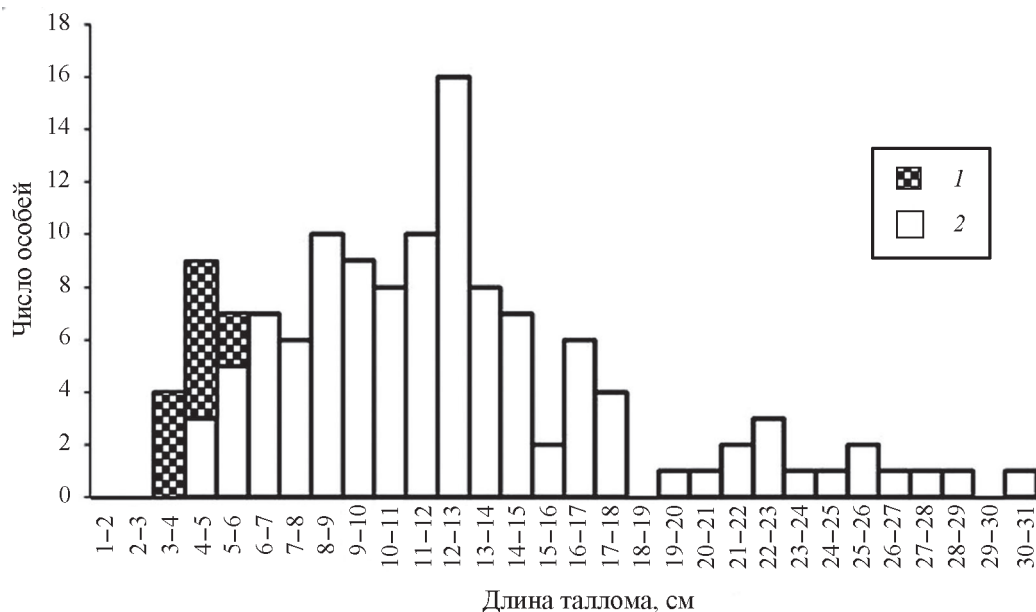


Рис. 2. Распределение особей *Usnea filipendula* по длине талломов: 1 – талломы без вегетативных пропарул, 2 – талломы с вегетативными пропарулами

изидиозными соралиями, здесь нередко встречаются соралии без изидий. Обильное развитие изидий характерно для крупных, наиболее старых особей. Морфологических изменений талломов *U. subfloridana* не выявлено.

На некоторых талломах встречаются единичные плодовые тела лихенофильного гриба *L. maureri*. Заражено 26% особей. Из них только на одной особи размером более 10 см наблюдается обильное развитие плодовых тел гриба.

На территории России этот лишайник относится к числу широко распространенных видов (Голубкова, 1996). В Московской обл. он зарегистрирован на 20 ООПТ (Толпышева, Суслова, 2019). Для него характерна широкая экологическая амплитуда, однако, как и некоторые другие виды этого рода, он не встречается в сухих местообитаниях (Clerc, 2011). Этот лишайник относится к числу видов р. *Usnea* наиболее устойчивых к атмосферному загрязнению (The Lichens Flora..., 1992; Скирина и др., 2010). Этот вид зарегистрирован даже на территории такого мегаполиса, как Москва (Красная книга города Москвы, 2011).

С учетом того, что особи популяции *U. subfloridana* находятся на разных онтогенетических стадиях, максимальные размеры талломов у изученных особей сходны с размерами талломов из других регионов и превышают размеры, зафиксированные на территории европейской части России в XX в., а морфологических повреждений талломов не выявлено, состояние популяции можно считать стабильным.

Многие виды р. *Usnea* чрезвычайно требовательны к экологическим условиям, таким как

отсутствие загрязнения, влажный микроклимат, определенный возраст растительного сообщества, подходящий субстрат и, как правило, большой диаметр стволов деревьев. Даже незначительные изменения экологии в местах произрастания видов могут губительно сказаться на популяции. Например, в природных условиях при отсутствии загрязнения основное требование *Usnea longissima* к сообществу – отсутствие нарушений естественной структуры леса на протяжении как минимум 120 лет (Gauslaa, 1997).

Сходные данные получены для листоватого лишайника *Lobaria pulmonaria*: в старых малонарушенных фитоценозах число молодых, предгенеративных особей лишайника больше, чем в фитоценозах, находящихся на более ранней стадии развития (Игнатенко, Тарасова, 2018).

К сожалению, при проведении рубок ухода, когда вырубаются состарившиеся деревья, имеющие большой диаметр стволов, эти данные не учитываются даже на ООПТ, что влечет за собой не только уничтожение субстрата, подходящего для заселения лишайников, но приводит также к изменению микроклимата экотопа.

Воспроизводство изученных видов лишайников осуществляется вегетативными пропадаулами, которые должны попасть на подходящий субстрат. Но даже попадание большого числа пропадаул на подходящий субстрат, их закрепление на нем, прорастание, приводящее к образованию начальных микроскопических стадий развития таллома, не является гарантией его дальнейшего успешного развития (Seaward, 2010). Микроскопические талломы

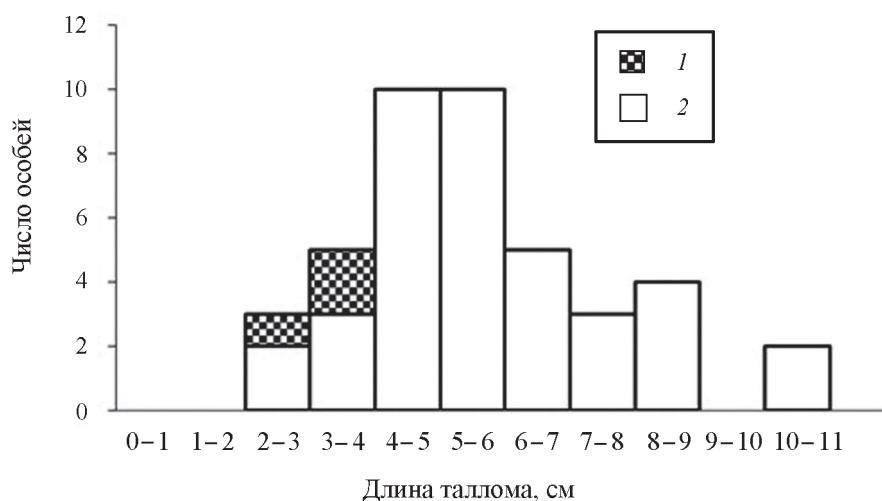


Рис. 3. Распределение особей *Usnea subfloridana* по длине талломов: 1 – талломы без вегетативных пропадаул, 2 – талломы с вегетативными пропадаулами

на ранних стадиях развития более чувствительны к неблагоприятным факторам среды, чем крупные талломы (Armstrong, 1990; Scheidegger, 1995).

Наиболее молодые особи, не перешедшие к размножению, в популяции *U. glabrescens* отсутствуют, у двух других видов лишайников они малочисленны.

На состояние жизненности популяций большое влияние оказывают антропогенная нагрузка и атмосферное загрязнение, которые приводят к развитию более мелких талломов (Михайлова, Воробейчик, 1999; Clerc, 1998) и снижению репродуктивного потенциала популяции (Микрюков, 2009). Однако на территориях ООПТ Московской обл., где обычно произрастают виды р. *Usnea*, воздействие этих факторов минимально.

Влияние лихенофильных грибов на лишайники плохо изучено. Внешне оно не проявляется, поэтому долгое время считалось, что лишайники – экологическая ниша для лихенофильных грибов. Однако стали появляться данные о влиянии некоторых видов лихенофильных грибов на процессы метаболизма лишайников (Fahselt, 2010). Возможно, обильное развитие на некоторых талломах изученных видов лишайников лихенофильного гриба *L. maureri* может негативно сказаться на их жизнедеятельности. Не исключено, что восприимчивость разных видов лишайников к лихенофильным грибам также различна. Из трех видов р. *Usnea* наибольшее число особей с плодовыми телами *L. maureri* было у наиболее чувствительного к загрязнению вида *U. filipendula*.

Таким образом, из трех изученных видов лишайников популяция *U. glabrescens* вызывает наибольшие опасения. Однако, несмотря

на относительную стабильность популяций *U. subfloridana* и *U. filipendula*, перспектива их процветания сомнительна. Изменения условий существования могут негативно сказаться на состоянии популяций этих видов. Необходим постоянный мониторинг видов р. *Usnea* на территории Московской обл.

Выводы

Максимальные размеры талломов свидетельствуют о том, что развитие *U. subfloridana* и *U. filipendula* проходило в оптимальных для этих видов условиях, а условия для развития *U. glabrescens* не были оптимальными.

Отсутствие пререпродуктивных особей в популяции *U. glabrescens*, небольшое число взрослых особей, отсутствие воспроизводства, повышенная требовательность к экологическим условиям – все это свидетельствует о критическом состоянии вида. Не исключено, что со временем он может исчезнуть с территории области.

В популяциях *U. subfloridana* и *U. filipendula* мало молодых пререпродуктивных особей, что свидетельствует о неустойчивом состоянии популяций этих видов лишайников.

У *U. filipendula* сильнее, чем у других видов выражены морфологические изменения; частота встречаемости плодовых тел лихенофильного гриба *Lichenostigma maureri* на особях *U. filipendula* больше, чем на *U. glabrescens* и *U. subfloridana*, а на старых особях поселяется листоватый лишайник *Hypogymnia physodes*. По этим показателям *U. filipendula* более ранимый вид, чем *U. subfloridana*.

Необходимо продолжить мониторинг видов *U. filipendula*, *U. glabrescens* и *U. subfloridana* на территории Московской обл.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М.: Научный мир. 2002. 336 с.
- Горышина Т.К. Экология. М.: Высшая школа. 1979. 368 с.
- Голубкова Н.С. Виды рода *Usnea* в Московской области // Ботанические материалы отдела споровых растений. 1959. Т. 12. Отдельный оттиск. С. 4–11.
- Голубкова Н.С. Определитель лишайников средней полосы европейской части СССР. М.;Л.: Наука. 1966. 256 с.
- Горбач Н.В. Лишайники Белоруссии. Определитель. Минск: Наука и техника. 1973. 583 с.
- Домбровская А.В., Шляков Р.Н. Лишайники и мхи севера европейской части СССР. Краткий определитель. Л.: Наука. 1967. 182 с.
- Игнатенко Р.В., Тарасова В.Н. Количественные показатели популяционной структуры охраняемого лишайника лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) в растительных сообществах Южной Карелии // Лихенология в России: актуальные проблемы и перспективы исследований. Программа и труды Второй Международной конференции, посвященной 300-летию Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН и 100-летию Института споровых растений (Санкт-Петербург, 5–8 ноября 2014 г.). СПб., 2014. С. 85–91.

- Игнатенко Р.В., Тарасова В.Н. Факторы, влияющие на онтогенетическую структуру лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в лесных фитоценозах Карелии // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: материалы X междунар. конференции, посвященной 80-летию со дня рождения д.б.н. Виталия Ивановича Крутова, Петрозаводск, 15–19 октября 2018 года [под ред. А.В. Руоколайнен, А.В. Кикеевой]. Петрозаводск: КарНЦ, 2018. С. 67–70.
- Красная книга города Москвы, 2-е изд. /Отв. ред. Самойлов Б.Л., Морозова Г.В. Правительство Москвы, департамент природопользования и охраны окружающей среды города Москвы. М. 2011. 930 с.
- Красная книга Московской области (издание третье, дополненное и переработанное) / Отв. ред. Варлыгина Т.И., Зубакин В.А., Никитский Н.Б., Свиридов А.В. МО: ПФ «Верховье», 2018. 810 с.
- Микрюков В.С. Генетическая структура популяций эпифитного лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. на Урале // Изучение грибов в биогеоценозах: сборник материалов V междунар. конференции (г. Пермь, 7–13 сентября 2009 г.) / Науч. ред. Л.Г. Переведенцева, Т.Л. Егошина, В.Г. Стороженко. Перм. Гос. пед. ун-т, Пермь, 2009. С. 302–305.
- Михайлова И.Н. Анализ субпопуляционных структур эпифитных лишайников (на примере *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) // Вестник Нижегородского ун-та им. Н.И. Лобачевского. 2005. 1(9). С. 124–134.
- Михайлова И.Н., Воробейчик Е.Л. Размерная и возрастная структура популяций эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. в условиях атмосферного загрязнения // Экология. 1999. № 2. С. 130–137.
- Одум Ю. Экология: в 2-х т. Т. 2. М.: Мир, 1986. 376 с.
- Скирина И.Ф., Коженкова С.И., Родникова И.М. Эпифитные лишайники Приморского края и их использование в экологическом мониторинге. Владивосток: Дальнаука, 2010. 134 с.
- Суетина Ю.Г. Онтогенез и структура популяции *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в различных экологических условиях // Экология. 2001. № 3. С. 203–208.
- Суетина Ю.Г. Популяционно-генетические исследования рода *Ramalina* Ach. // Изучение грибов в биогеоценозах: материалы V международной конференции. – Пермь: изд-во Перм. гос. ун-та, 2009. С. 340–342.
- Суетина Ю.Г., Богданов Г.А. Особенности экологии и онтогенеза *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H. Wigg. на территории республики Марий Эл // Флора лишайников России: состояние и перспективы исследований. СПб, 2006. С. 240–244.
- Суетина Ю.Г., Глотов Н.В. Онтогенез и морфогенез кустистого лишайника *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H. Wigg. // Онтогенез. 2010. Т. 41. № 1. С. 32–40.
- Суетина Ю.Г., Ямбердова Е.И. Онтогенез и возрастнo-виталитетная структура популяции *Evernia prunastri* (L.) Ach. // Вестник Удмуртского университета. 2010. Вып. 3. С. 44–53.
- Тарасова В.Н., Андросова В.И., Сони́на А.В. Лишайники. Ч. II. Физиология, экология, лишеноиндикация. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2012. 268 с.
- Тимофеева А.К., Еськова А.К., Толпышева Т.Ю. Влияние субстрата на скорость роста и образование апотециев *Cladonia mitis* (Lichens, *Cladoniaceae*) // Микология и альгология 2004: Материалы юбилейной конференции, посвященной 85-летию кафедры микологии и альгологии МГУ им. М.В. Ломоносова. М. 2004: Прометей, 2004. С. 135–136.
- Толпышева Т.Ю. Состояние популяции лишайника *Usnea filipendula* на территории заказника «Участок долины реки Протвы между деревнями Купрово и Бартенево» // Социально-экологические технологии. 2021 (в печати).
- Толпышева Т.Ю., Сулова Е.Г. Лишайники рода *Usnea* на особо охраняемых лесных природных территориях Московской области // Лесоведение. 2019. № 1. С. 57–63.
- Толпышева Т.Ю., Тимофеева А.К., Еськова А.К. Рост лишайников рода *Cladonia* и мха *Pleurozium schreberi* в сосновых лесах на побережье Белого моря // Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 7. С. 27–41.
- Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 272 с.
- Флора лишайників України. Т. 2. Вып. 2. Киев: Наукова Думка, 1993. 541 с.
- Armstrong R. Dispersal, establishment and survival of soredia and fragments of the lichen *Hypogymnia physodes* // New phytologist. 1990. Vol. 114. P. 239–245.
- Bakman J.J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen: van Gorcum, 1958. 628 p.
- Büdel B., Scheidegger C. Thallus morphology and anatomy // In Lichen Biology / Ed. Nash T.H. III. Cambridge, 2010. P. 42–70.
- Clerc P. Species conceptes in the genus *Usnea* (Lichenized Ascomycetes) // Lichenologist. 1998. Vol.30. № 4–5. P. 321–340.
- Clerc P. *Usnea* // In Nordic Lichen Flora / Eds. Thell A., Moberg R. 2011. Vol. 4. P. 107–127.
- Fahselt D. Individuals and populations of lichens // In Lichen Biology / ed. Thomas H., Nash III. Cambridge, 2010. P. 254–275.
- Halonen P., Myllus L., Ahti T., Petrova V.O. The lichen genus *Usnea* in East Fennoscandia. III. The shrubby species // Ann. Bot. Fennici. 1999. Vol. 36. P. 235–256.
- Honegger R. Morphogenesis anatomy // In Lichen Biology / Ed. Nash T.H. III. Cambridge, 2010. P. 71–95.

- Gauslaa Y. Population structure of the epiphytic lichen *Usnea longissima* in a boreal *Picea abies* canopy // *Lichenologist*. 1997. Vol. 29. N 5. P. 455–469.
- Nowak J., Tobolewski Z. Porosty polskie. Warszawa, 1975. 1177 p.
- Stenroos S., Ahti T., Lohtander K., Myllys L. Suomen jäkäläopas. Norrlinia. 2011. Vol. 21. P. 1–534.
- Scheidegger C. Early development of transplanted isidioid soredia of *Lobaria pulmonaria* in an ebdangered population // *Lichenologist*. 1995. Vol. 27. N 5. P. 361–374.
- Seaward M.R.D. Environmental role of lichens // In *Lichen Biology* / Ed. Nash T.H. III. Cambridge, 2010. P. 276–300.
- The Lichens Flora Great Britain and Ireland // Ed. Smith C.W., Aptroot A., Coppins B.J., Fletcher O.L., James P.W., Wolseley P.A. London, 1992. 1046 pp.
- Wirth V. Zeigewerte von Flechten // *Scripta Geobotanica*. 1991. Bd 18. S. 215–237.
- Biazrov L.G. Lishainiki v ekologicheskom monitoringe – M.: Nauchnyi mir, 2002. 336 s.
- Goryshina T.K. Ekologiya. M.: Vysshaya shkola, 1979. 368 s.
- Golubkova N.S. Vidy roda *Usnea* v Moskovskoi oblasti // *Botanicheskie materialy otdela sporovykh rastenii*. 1959. T. 12. S. 4–11.
- Golubkova N.S. Opredelitel' lishainikov srednei polosy evropeiskoi chasti SSSR. M.-L.: Nauka, 1966. 256 s.
- Gorbach N.V. Lishainiki Belorussii. Opredelitel'. Minsk: Nauka i tekhnika. 1973. 583 s.
- Dombrovskaya A.V., Shlyakov R.N. Lishainiki i mkhi severa evropeiskoi chasti SSSR. Kratkii opredelitel'. L.: Nauka. 1967. 182 s.
- Ignatenko R.V., Tarasova V.N. Kolichestvennye pokazateli populyatsionnoi struktury okhranyaemogo lishainika lobariya legochnaya (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) v rastitel'nykh soobshchestvakh Yuzhnoi Karelii // *Likhenologiya v Rossii: aktual'nye problemy i perspektivy issledovaniy*. Programma i trudy Vtoroi Mezhdunarodnoi konferentsii, posvyashchennoi 300-letiyu Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova RAN i 100-letiyu Instituta sporovykh rastenii (Sankt-Peterburg, 5–8 noyabrya 2014 g.). SPb., 2014. S. 85–91.
- Ignatenko R.V., Tarasova V.N. Faktory, vliyayushchie na ontogeneticheskuyu strukturu lishainika *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. v lesnykh fitotsenozakh Karelii // *Problemy lesnoi fitopatologii i mikologii: materialy Kh mezhdunar. konferentsii, posvyashchennoi 80-letiyu so dnya rozhdeniya d.b.n. Vitaliya Ivanovicha Krutova, Petrozavodsk, 15–19 oktyabrya 2018 goda*. Pod red. A.V. Ruokolainen, A.V. Kikeevoi. Petrozavodsk: KarNTs, 2018. S. 67–70.
- Krasnaya kniga goroda Moskvy, 2-e izd. / Otv. red. Samoilov B.L., Morozova G.V. M. 2011. 930 s.
- Krasnaya kniga Moskovskoi oblasti (izdanie tret'e, dopolnennoe i pererabotannoe) / Otv. red.: Varlygina T.I., Zubakin V.A., Nikitskii N.B., Sviridov A.V. – MO: PF «Verkhov'e», 2018. 810 s.
- Mikryukov V.S. Genetic structure of *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. in the Ural mountains / *The Study of Fungi in Biogeocenoses: 5th International Conference*. Perm, 7–13 September 2009/ by ed. L.Perevedentseva, T. Egoshina, V. Storozhenko; Perm Teachers Training University. Perm, 2009. P. 302–305.
- Mikhailova I.N. Analiz subpopulyatsionnykh struktur epifitnykh lishainikov (na primere *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) // *Vestnik Nizhegorodskogo un-ta im. N.I. Lobachevskogo*. 2005. 1(9). S. 124–134.
- Mikhailova I.N., Vorobeichik E.L. Razmernaya i vozrastnaya struktura populyatsii epifitnogo lishainika *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. v usloviyakh atmosfernogo zagryazneniya // *Ekologiya*. 1999. № 2. S. 130–137.
- Odum E. Ecology: v 2-kh t. T. 2. M.: Mir, 1986. 376 s.
- Skirina I.F., Kozhenkova S.I., Rodnikova I.M. Epifitnye lishainiki Primorskogo kraia i ikh ispol'zovanie v ekologicheskom monitoringe. Vladivostok: Dal'nauka, 2010. 134 s.
- Suetina Yu.G. Ontogenez i struktura populyatsii *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. v razlichnykh ekologicheskikh usloviyakh // *Ekologiya*. 2001. № 3. S. 203–208.
- Suetina J.G. Ontogenetic and population studies of *Ramalina* Ach. / *The Study of Fungi in Biogeocenoses: 5th International Conference*. Perm, 7–13 September 2009 / by ed. L.Perevedentseva, T. Egoshina, V. Storozhenko; Perm Teachers Training University. Perm, 2009. P. 340–342.
- Suetina Yu.G., Bogdanov G.A. Osobennosti ekologii i ontogeneza *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H. Wigg. na territorii respublikii Marii El // *Flora lishainikov Rossii: sostoyanie i perspektivy issledovaniy*. SPb., 2006. S. 240–244.
- Suetina Yu.G., Glotov N.V. Ontogenez i morfogenez kustistogo lishainika *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H. Wigg. // *Ontogenez*. 2010. T. 41. № 1. S. 32–40.
- Suetina Yu.G., Yamberdova E.I. Ontogenez i vozrastno-vitalitetnaya struktura populyatsii *Evernia prunastri* (L.) Ach. // *Vestnik Udmurtskogo universiteta*. 2010. Vyp. 3. S. 44–53.
- Tarasova V.N., Androsova V.I., Sonina A.V. Lichens. Part II. Physiology, ecology, lichenindication. Petrozavodsk. 2012. 268 s.

- Timofeeva A.K., Es'kova A.K., Tolpysheva T.Yu. Vliyaniye substrata na skorost' rosta i obrazovanie apotetsiev *Cladonia mitis* (Lichens, Cladoniaceae) // Mikologiya i al'gologiya 2004: Materialy yubileinoi konferentsii, posvyashchennoi 85-letiyu kafedry mikologii i al'gologii MGU im. M.V. Lomonosova. M. 2004: Prometei, 2004. S. 135–136.
- Tolpysheva T.Yu. State of the *Usnea filipendula* lichen population on the territory of the reserve "Section of the Protva river valley between the villages of Kuprovo and Bartenevo" / Social'no-ekologicheskie tekhnologii. 2021.
- Tolpysheva T.Yu., Suslova E.G. Species of *Usnea* Dill. Ex Adans. (Lecanoromycetes, Ascomycota) in protected areas of Moscow Oblast. / Lesovedenie. 2019. № 1. S. 57–63.
- Tolpysheva T.Yu., Timofeeva A.K., Es'kova A.K. Rost lishainikov roda *Cladonia* i mkha *Pleurozium schreberi* v osnovnykh lesakh na poberezh'e Belogo morya // Botanicheskii zhurnal. 2003. T. 88. № 7. S. 27–41.
- Williamson M. The analysis of biological population. London, 1972.
- Flora lishainikov Ukraïni. T. 2. Vyp. 2. Kiev: Naukova Dumka, 1993. 541 s.
- Armstrong R. Dispersal, establishment and survival of soredia and fragments of the lichen *Hypogymnia physodes* // New phytologist. 1990. Vol. 114. P. 239–245.
- Bakman J.J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen: van Gorcum, 1958. 628 p.
- Büdel B., Scheidegger C. Thallus morphology and anatomy // In Lichen Biology. Ed. Nash T.H. III. Cambridge, 2010. P. 42–70.
- Clerc P. Species concepts in the genus *Usnea* (Lichenized Ascomycetes) // Lichenologist. 1998. Vol.30. № 4–5. P. 321–340.
- Clerc P. *Usnea*. // In Nordic Lichen Flora / Eds. Thell A., Moberg R. 2011. Vol. 4. P. 107–127.
- Fahselt D. Individuals and populations of lichens // In Lichen Biology/ ed. Thomas H., Nash III., Cambridge, 2010. p.254–275.
- Halonen P., Myllus L., Ahti T., Petrova V.O. The lichen genus *Usnea* in East Fennoscandia. III. The shrubby species // Ann. Bot. Fennici. 1999. Vol. 36. P. 235–256.
- Honegger R. Morphogenesis anatomy // In Lichen Biology /Ed. Nash T.H. III. Cambridge, 2010. P. 71–95.
- Gauslaa Y. Population structure of the epiphytic lichen *Usnea longissima* in a boreal *Picea abies* canopy // Lichenologist. 1997. Vol. 29. N 5. P. 455–469.
- Nowak J., Tobolewski Z. Porosty polskie. Warszawa, 1975. 1177 p.
- Stenroos S., Ahti T., Lohtander K., Myllys L. Suomen jäkäläopas. Norrlinia, 2011. Vol. 21. P. 1–534.
- Scheidegger C. Early development of transplanted isidioid soredia of *Lobaria pulmonaria* in an endangered population // Lichenologist. 1995. Vol. 27. N 5. P. 361–374.
- Seaward M.R.D. Environmental role of lichens // In Lichen Biology / Ed. Nash T. H. III., Cambridge, 2010. P. 276–300.
- The Lichens Flora Great Britain and Ireland // Ed. Smith C.W., Aptroot A., Coppins B.J., Fletcher O.L., James P.W., Wolseley P.A. London, 1992. 1046 pp.
- Wirth V. Zeigewerte von Flechten // Scripta Geobotanica. 1991. Bd. 18. S. 215–237.

Информация об авторе

Толпышева Татьяна Юрьевна – вед. науч. сотр. биологического факультета, tolpysheva@mail.ru

Information about the author

Tolpysheva Tatiyana Yurievna – Dr. Biol.Hab.; leading researcher of Biological Faculty, M.V. Lomonosov State University, tolpysheva@mail.ru

Статья поступила в редакцию 01.04.2021; одобрена после рецензирования 12.06.2021; принята к публикации 06.10.2021.

The article was submitted 01.04.2021; approved after reviewing 12.06.2021; accepted for publication 06.10.2021.

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК [929+004.9]:001.32:50

ЭЛЕКТРОННЫЙ КАЛЕНДАРЬ МОИП: 2021 ГОД, БОТАНИКИ

Михаил Васильевич Леонов

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, факультет вычислительной математики и кибернетики, Leonow_M_W@cs.msu.ru

Аннотация. Сообщается об актуальных результатах проекта, начатого на факультете ВМК МГУ при поддержке директора Ботанического сада МГУ В.С. Новикова и члена-корреспондента РАН В.Н. Павлова с целью объединения в цифровом архиве персоналий членов МОИП и других данных по истории этого общества и отечественной ботаники. На основе пополняемой биографической базы данных членов Московского общества испытателей природы (МОИП) и программы для формирования календаря памятных дат можно составлять сводку данных по персоналиям, имеющим отношение к определенной специализации или секциям МОИП, или другим параметрам. Приведена сводка с краткими данными по членам МОИП – ботаникам и представителям смежных областей, для которых 2021 г. является юбилейным или годом памяти.

Ключевые слова: история МОИП, электронный календарь, история естествознания, биографическая база данных

Для цитирования: Леонов М.В. Электронный календарь МОИП: 2021 год, ботаники // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2021. Т. 126. Вып. 5. С. 31–40.

ORIGINAL ARTICLE

DIGITAL CALENDAR OF MEMORABLE DATES OF MOSCOW SOCIETY OF NATURALISTS: YEAR 2021, BOTANISTS

Mikhail V. Leonov

Lomonosov Moscow State University, Faculty of Computational Mathematics and Cybernetics, Leonow_M_W@cs.msu.ru

Abstracts. The article presents the actual results of the project aimed at consolidating data related to the Moscow Society of Naturalists (MOIP) and history of Russian botany, including the digital archive of the personalities of MOIP members. This project was launched at the faculty of Computational Mathematics and Cybernetics of Moscow State University under support of V. S. Novikov (the Director of the Botanical Garden of Moscow State University) and V. N. Pavlov (a Corresponding member of the Russian Academy of Sciences). A brief report on personalities related to a particular specialization or section of the MOIP (or other parameters) can be generated by special supporting software designed as an electronic calendar of memorable dates and anniversaries. This software uses data from the updatable biographical database of MOIP members. An example of the anniversary and memorial list for 2021 is given. This list includes MOIP members – botanists and other scientists of related to botanical branches of science.

Keywords: history of Moscow Society of Naturalists, electronic calendar, history of natural science, biographical database

For citation: Leonov M. V. Digital Calendar of Memorable Dates of Moscow Society of Naturalists: Year 2021, Botanists // Byul. MOIP. Otd. biol. 2021. T. 126. Vyp. 5. S. 3-10.

*Памяти Вадима Николаевича Павлова (1929–2020),
заведующего кафедрой геоботаники
биологического факультета МГУ (1982–2016)*

Ботаническим садом МГУ и факультетом ВМК в последние годы выполнялись несколько совместных работ по ботанической историографии и истории Московского общества испытателей природы (МОИП). В основном они были приурочены к юбилейным и памятным датам – 250-летию Георга Франца Гофмана (Леонов, 2010), 100-летию РБО (Леонов и Новиков, 2016) и некоторым другим (Леонов, 2020). В процессе этих работ было накоплен значительный объем данных в виде цифрового архива, ядро которого составляют частично оцифрованные мемориальная картотека МОИП и пять томов уникального труда С.Ю. Липшица (Русские ботаники..., 1947–1952). Эти данные преобразованы в удобный для машинной обработки формат и являются входными для специально разработанной программы. Программа формирует по заданному году сводку тех персоналий МОИП, для которых текущий год является памятным относительно рождения и смерти. Но основное назначение программы – накопление данных по этим естествоиспытателям, уточнение биографических деталей, так как полного и надежно выверенного списка членов МОИП, о котором мечтал еще С.Ю. Липшиц (Липшиц, 1940), не существует. При этом с помощью архивных и библиографических источников часто удается дополнить и/или исправить данные картотеки МОИП и статей Википедии (Леонов и Орлов, 2016; Леонов и др., 2018).

Ретроспективно можно объединить проведенные совместные с В.С. Новиковым работы в продолжающийся и сейчас проект по цифровизации и обработке данных по историографии МОИП. К его результатам относятся и сводки, аналогичные нижеприведенной. К сожалению, первая сводка из нашего цифрового календаря была опубликована после ухода В.С. Новикова (Леонов, 2018). Профессор В.Н. Павлов также поддерживал нашу работу и словом, и делом. Во многом благодаря ему была открыта мемориальная доска на здании Елецкой мужской гимназии, которую окончил С.И. Ростовцев – ботаник и автор большинства статей по систематике растений в энциклопедии Брокгауза и Эфрона.

Ниже приведен перечень членов МОИП, для которых 2021 г. является юбилейным или памятным (юбилейными считаем даты, кратные 25). Для экономии места приводим лишь краткую справку о каждом естествоиспытателе и только одно его именование на кириллице. Для иностранных членов – еще одно на родном языке. Даты рождения и смерти приведены по григорианскому календарю.

Кроме картотеки и справочника С. Ю. Липшица, для сводки использованы дореволюционные и современные энциклопедии. Среди последних особо надо отметить энциклопедию под ред. А. Ю. Андреева (Императорский Московский университет..., 2010). Число строчек в характеристике не отражает нашу оценку значимости персоны. Национально-государственная принадлежность указана только для зарубежных членов МОИП (немецких, французских и т. д.). В характеристиках по большей части не использованы оценочные эпитеты, не указано место рождения и смерти, хотя в электронном архиве они по большей части присутствуют.

Всего в этой сводке представлены сведения о 38 персонах.

250 лет со дня рождения

Двигубский Иван Алексеевич (07.03.1771–11.01.1840) – естествоиспытатель, заслуженный профессор (1830), почетный член Московского университета (1833), ректор Московского университета (1826–1833), заведующий кафедрой ботаники Московского университета (1827–1833). Известен как автор первой русскоязычной сводки о флоре Подмоскovie (1827), а также краткого определителя дикорастущих растений окрестностей Москвы. Автор ряда новых русских ботанических терминов. Действительный член МОИП (1806).

Кох Вильгельм Даниель Йозеф (нем. Wilhelm Daniel Joseph Koch; 1771–1849) – немецкий ботаник, систематик. В 1824 г. Кох был назначен профессором ботаники и директором ботанического сада в Эрлангене. Действительный член МОИП (1845).

Севастьянов Александр Федорович (12.07.1771–17.12.1824) – естествоиспытатель,

поэт и переводчик, академик Императорской Академии наук (1800). Переводчик на русский язык трудов К. Линнея и А. Гумбольдта. Член нескольких русских и иностранных научных обществ, почетный член Лондонского Линнеевского общества (1809). Действительный член МОИП (1806).

Штурм Якоб (нем. Jacob Sturm, 21.03.1771–28.11.1848) – немецкий ботаник, энтомолог и гравер. Основатель Нюрнбергского общества естественной истории (1801). Один из самых известных иллюстраторов энтомологических и ботанических научных изданий Германии в конце XVIII – начале XIX в. Действительный член МОИП (1811).

225 лет со дня рождения

Блюме Карл Людвиг (нем. Carl Ludwig Blume; 09.06.1796–03.02.1862) – немецко-голландский ботаник и миколог, исследователь флоры Индонезии. Профессор природоведения в Лейденском университете. Директор Государственного Гербария в Лейдене. Ботанический журнал *Blumea* назван в честь него. Действительный член МОИП (1853).

Зибольд Филипп Франц Балтазар фон (нем. Philipp Franz von Siebold; 17.02.1796–18.10.1866) – немецкий врач, ботаник и путешественник. Известен в первую очередь своими исследованиями японской флоры и фауны и внедрением западной медицины в Японии. Действительный член МОИП (1834).

Мейер Карл Андреевич (Карл Антон); (нем. Carl Anton von Meyer; 20.03.1796–13.02.1855) – ботаник-систематик, помощник директора (1831), директор (1851–1855) Императорского Ботанического сада в Санкт-Петербурге, академик Санкт-Петербургской академии наук. Действительный член МОИП (1827).

Мертенс Карл Генрих (Андрей Карлович Мертенс, нем. Karl Heinrich Mertens, 07.05.1796–29.09.1830) – немецкий врач и ботаник, адъюнкт Санкт-Петербургской академии наук. Сын немецкого ботаника Франца Карла Мертенса. Участник кругосветного плавания под руководством Ф. П. Литке (1826–1829) в качестве ботаника и зоолога. Действительный член МОИП (1823), почетный член (1829).

Турчанинов Николай Степанович (1796–07.01.1864) – ботаник-систематик, специалист по флоре Азии. Член-корреспондент Санкт-Петербургской академии наук (1830).

Профессор ботаники в Харьковском университете. Действительный член МОИП (1832).

200 лет со дня рождения

Андерсон Нильс Иоанн (швед. Nils Johan Andersson; 20.02.1821–27.03.1880) – шведский ботаник, исследователь рода *Salix*, семейств *Superaceae*, *Roaseae* их систематики и морфологии. Доцент ботаники в Упсале (1846), преподаватель ботаники «Элементарной школы» в Стокгольме (1847). Действительный член МОИП (1864).

Бузе Федор Александрович (нем. Friedrich Alexander Buhse; 30.11.1821–29.12.1898) – прибалтийский ботаник. Исследователь флоры Ирана и Закавказья. Действительный член МОИП (1846).

Вильком Генрих Мориц (нем. Heinrich Moritz Willkomm; 29.06.1821–26.08.1895) – немецкий ботаник и географ, исследователь флоры Пиренейского полуострова. Профессор Лейпцигского и Дерптского университетов. Один из основателей лесной фитопатологии. Действительный член МОИП (1872).

Кирилов Иван Петрович (1821–1842) – ботаник-флорист, исследователь алтайской и туркестанской флоры, сопровождавший в путешествиях на Алтай, Тарбагатай и в Джунгарию натуралиста и путешественника Г.С. Карелина. Действительный член МОИП (1842).

Мерклин Карл Евгеньевич, фон (нем. von Merklin, 19.04.1821–09.12.1904) – ботаник-физиолог, палеоботаник, член-корреспондент Санкт-Петербургской Императорской академии наук (1864). Автор трудов по систематике и анатомии ископаемых растений, содержащихся в палеозойских, мезозойских и особенно третичных отложениях европейской части России и частично Сибири. Действительный член МОИП (1850).

175 лет со дня рождения

Сорокин Николай Васильевич (29.12.1846–29.03.1909) – миколог, основоположник медицинской микологии в России. Автор первой русской книги по аквариумистике (1866). Действительный член МОИП (1872).

150 лет со дня рождения

Арнольди Владимир Митрофанович (25.06.1871–22.03.1924) – русский ботаник, морфолог и альголог, ученик И.Н. Горожанкина. Член-корреспондент РАН (1923), работал в

Харьковском, Кубанском университетах и МГУ. Действительный член МОИП (1897).

Иванов Леонид Александрович (24.02.1871–11.04.1962) – ботаник и физиолог растений; доктор биологических наук (1934), член-корреспондент АН СССР (Российской Академии наук, 1922). Ученик профессора И.Н. Горожанкина и академика К.А. Тимирязева. Выпускник Московского университета (1895). Работал в Санкт-Петербургском лесном институте (1897–1941) экстраординарным и ординарным профессором, заведующим кафедрой, помощником директора, директором института. Заведовал лабораторией экологии древесных пород Института леса АН СССР (1947–1958). Был старшим научным сотрудником Лаборатории лесоведения АН СССР (1958–1962). Член-основатель Русского ботанического общества (1916), член Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей, член Германского ботанического общества (1923). Действительный член МОИП (1944).

Рихтер Андрей Александрович (15.08.1871–02.04.1947) – ботаник, физиолог растений; декан агрономического и физико-математического факультетов, ректор Пермского университета (1921–1923); член-корреспондент (1929), академик (1932) АН СССР, академик ВАСХНИЛ (1935). Действительный член МОИП (1935).

125 лет со дня рождения

Гердер Фердинанд Емельянович (Фердинанд Готфрид Максимилиан Теобальд фон Гердер, нем. Ferdinand Gottfried Maximilian Theobald von Herder; 1828–1896) – немецкий ботаник и библиограф, работавший в Императорском ботаническом саду Санкт-Петербурга с 1856 по 1892 г. Действительный член МОИП (1864).

Мюллер Фердинанд (нем. Ferdinand von Mueller, Ferdinand Jacob Heinrich Mueller, 30.06.1825–10.10.1896) – немецкий естествоиспытатель, биолог, ботаник, географ XIX в., за долгие годы много сил приложивший к изучению природы Австралии. Директор Королевского ботанического сада в Мельбурне. Действительный член МОИП (1866).

Навашин Михаил Сергеевич (10.03.1896–28.09.1973) – российский цитолог и цитогенетик. Директор Ботанического сада МГУ (1934–1936). Сын С.Г. Навашина. Впервые получил хромосомные транслокации у растений, выдвинул «дислокационную» гипотезу о роли транслокаций в изменении основного числа хромосом

в эволюции. Первым провел тщательный анализ хромосом человека. Действительный член МОИП (1934).

Петров Всеволод Алексеевич (1896–1955) – палеоботаник. Автор книги «Этноботаника Нагорного Карабаха», где дано описание 100 видов растений Нагорного Карабаха, а также этнографические описания легенд, связанных с описанными видами растений. Действительный член МОИП (1935).

Райкова Илария Алексеевна (30.06.1896–24.10.1981) – российский, узбекский, таджикский биолог, географ, путешественник, педагог. Доктор биологических наук (1944), профессор Средне-Азиатского государственного университета (1945), заслуженный деятель науки Узбекской ССР (1945), член-корреспондент АН Узбекской ССР (1956), почетный член Русского ботанического общества и Русского географического общества (1970). Действительный член МОИП (1955).

Рыжков Виталий Леонидович (30.06.1896–12.08.1977) – ботаник и вирусолог, педагог, организатор первой в СССР лаборатории вирусных болезней растений (1930). Член-корреспондент АН СССР (1946), лауреат Сталинской премии (1946). Действительный член МОИП (1938).

Смирнов Павел Александрович (09.03.1896–02.09.1980) – ботаник, флорист и систематик, специалист по злакам (в особенности по роду *Stipa*). Доцент кафедры геоботаники МГУ (1923–1980). По совместительству занимал должность хранителя Гербария Московского университета (1933–1935), где создал единый крымско-кавказский отдел и провел другие организационные мероприятия. Автор нескольких десятков тысяч гербарных образцов, сделанных главным образом в средней полосе европейской части России, а также в Крыму, на Кавказе, Тянь-Шане и Алтае. Действительный член МОИП (1924).

Фишер Ольга Александровна (1896–1985) – кандидат биологических наук, садовод. Дочь Александра Александровича Фишера фон Вальдгейма (1839–1920), правнучка основателя МОИП Григория Ивановича Фишера фон Вальдгейма (1771–1853) и директора Ботанического сада Московского университета Георга-Франца Гофмана (1760–1826). Действительный член МОИП (1955).

Флеров Борис Константинович (1896–1974) – ботаник, доктор биологических наук, профессор. Исследователь морских и пресноводных водорослей в арктических районах.

Участник семи (и руководитель трех) экспедиций Плавморнина. Действительный член МОИП (1924).

100 лет со дня рождения

Мукосеев Владимир Кириллович (15.02.1921–28.03.1974) – ботаник, сотрудник Ботанического сада МГУ. Участник ВОВ. Выпускник кафедры геоботаники биологического факультета МГУ (1951). После обучения в аспирантуре (1951–1954) работал в Ботаническом саду МГУ – сначала младшим научным сотрудником, затем старшим, а с 1958 г. заведующим и потом начальником филиала ботанического сада МГУ. Действительный член МОИП (1954).

50 лет со дня смерти

Павлов Николай Васильевич (23.05.1893–27.04.1971) – ботаник, специалист в области систематики и ботанической географии, академик Академии наук Казахской ССР, лауреат Сталинской премии (1948). Принимал участие в экспедициях по Монголии и Камчатке. Сотрудник Института ботаники МГУ (1926–1937), одновременно преподавал ботанику в этом университете. Профессор, заведующий кафедрой ботаники Казахского университета (1938–1948). Директор Института ботаники Академии наук Казахской ССР (1946–1954). Председатель Отделения биологических и медицинских наук Академии наук Казахской ССР (1946–1952). Действительный член МОИП (1925).

75 лет со дня смерти

Алехин Василий Васильевич (17.01.1882–03.04.1946) – геоботаник-фитоценолог, степевед, флорист и педагог. Основатель московской геоботанической школы, организатор и заведующий кафедрой геоботаники МГУ. Действительный член МОИП (1911).

Миллер Виктор Всеволодович (30.06.1880–26.06.1946) – систематик, цитолог, альголог и миколог, педагог. Старший научный сотрудник Института ботаники Московского университета (1922–1929). Профессор кафедры ботаники Московского педагогического института им. В.И. Ленина (1938). Действительный член МОИП (1909).

Сапегин Андрей Афанасьевич (11.12.1883–08.04.1946) – ботаник, генетик, селекционер и цитолог, академик АН УССР (1929–1946), вице-президент (1939–1945). Заместитель ди-

ректора института генетики АН СССР (1933–1939). Заведующий лабораторией органогенеза института физиологии растений АН СССР (1940–1944). Директор института ботаники АН Украинской ССР (1944–1946). Действительный член МОИП (1935).

100 лет со дня смерти

Федченко Ольга Александровна (30.11.1845–25.04.1921) – ботаник, специалист по флоре Азии, путешественник, член-корреспондент Петербургской академии наук с 1906 г. (с 1917 г. член-корреспондент Российской академии наук). Жена Алексея Павловича Федченко, мать Бориса Алексеевича Федченко. Член-сотрудник МОИП (1874). Действительный член МОИП (1891).

125 лет со дня смерти

Гердер Фердинанд Емельянович (Фердинанд Готфрид Максимилиан Теобальд фон Гердер, нем. Ferdinand Gottfried Maximilian Theobald von Herder; 1828–1896) – немецкий ботаник и библиограф, работавший в Императорском ботаническом саду Санкт-Петербурга (1856–1892). Действительный член МОИП (1864).

150 лет со дня смерти

Черняев Василий Матвеевич (02.04.1794–06.03.1871) – русский ботаник, исследователь флоры Украины и Юга России, профессор Харьковского университета. Действительный член МОИП (1825).

175 лет со дня смерти

Бори де Сен-Венсан, Жан-Батист (фр. Jean-Baptiste George Marie Geneviève Marcellin Bory de Saint-Vincent; 06.07.1778–22.12.1846) – французский ботаник, естествоиспытатель, вулканолог и путешественник. Действительный член МОИП (1828).

Фукс Карл Федорович (нем. Karl Friedrich Fuchs, 6.09.1776–12.04.1846) – медик, ботаник, этнограф, историк, археолог и нумизмат. Профессор (с 1805 года) и ректор (1823–1827) Императорского Казанского университета. Действительный член МОИП (1806).

200 лет со дня смерти

Швейггер Август-Фридрих (нем. August Friedrich Schweigger; 1783–28.06.1821) – немецкий ботаник, профессор ботаники и медицины в Кенигсберге.

Заключение

Кроме представленных в статье кратких биографических справок о ботаниках и специалистах смежных областей – членах МОИП, результатом работы над проектом стала новая версия программного обеспечения для обслуживания электронного архива, состоящего из материалов различного формата.

Источники, выявленные в ходе работ над очередным календарем памятных дат, позволили дополнить биографии упомянутых членов общества и исправить ошибки, неизбежные в рукописных материалах архива. Исправлен и

дополнен ряд статей Википедии, относящихся к членам МОИП – ботаникам.

Электронный архив, в отличие от базы данных, не имеет общепризнанного строгого определения, но это, вероятно, наиболее подходящий инструмент для тех проектов, развитие которых выходит за пределы прокрустово ложа структуры первоначально запланированной базы данных.

Развитие такого электронного архива по истории МОИП как с содержательной, так и с программно-технической стороны является основной задачей нашего продолжающегося междисциплинарного проекта.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Императорский Московский университет: 1755–1917: энциклопедический словарь / сост. А.Ю. Андреев, Д.А. Цыганков. М.: РОСПЭН, 2010. 894 с.
- Леонов М.В. О малоизвестных источниках к биографии Георга-Франца Гюфмана (к созданию биографической базы данных // XII Московское совещание по филологии растений, посвященное 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гюфмана: Материалы совещания / ред. А.К. Тимонин и др. КМК. М., 2010. С. 21–24.
- Леонов М. В., Орлов А. С. Междисциплинарный проект оцифровки картотек Московского общества испытателей природы: состояние и перспективы // Жизнь Земли, 2016. Т. 38. № 1. С. 118–125.
- Леонов М.В. Электронный календарь памятных дат МОИП: 2017 г. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Изд-во Моск. ун-та. М., 2018. Т. 123. № 2. С. 82–87.
- Леонов М.В., Раевский Е.Н., Леонов В.М. Люди Московского университета в зеркале Википедии // Жизнь Земли. МГУ. 2018. Т. 40. № 4. С. 441–445.
- Леонов М.В. Электронная коллекция персоналий отечественных ботаников: идеи и роль В.С. Новикова // Флора и охрана генофонда: Материалы Всероссийской научной конференции, посвященной 80-летию со дня рождения В.С. Новикова. М., 2020. С. 35–40.
- Липшиц С. Ю. Московское общество испытателей природы за 135 лет его существования (1805–1940) М., 1940. 131 с.
- Русские ботаники: Биографо-библиографический словарь / Сост. С.Ю. Липшиц; Отв. ред. В.Н. Сукачев. М.: Изд-во МОИП, 1947–1952. Т. 1: А–Б. 1947. 335 с.
- Русские ботаники: Биографо-библиографический словарь / Сост. С.Ю. Липшиц; Отв. ред. В.Н. Сукачев. М.: Изд-во МОИП, 1947–1952. Т. 2: Быков–Горленко. 1947. 336 с.
- Русские ботаники: Биографо-библиографический словарь / Сост. С.Ю. Липшиц; Отв. ред. В.Н. Сукачев. М.: Изд-во МОИП, 1947–1952. Т. 3: Русские ботаники. (Ботаники России – СССР): Биографо-библиографический словарь. Горницкий–Ищереков. 1950. 488 с.
- Русские ботаники: Биографо-библиографический словарь / Сост. С.Ю. Липшиц; Отв. ред. В.Н. Сукачев. М.: Изд-во МОИП, 1947–1952. Т. 4: Кабанов–Кюз. 1952. 644 с.

REFERENCES

- Imperatorskii Moskovskii universitet: 1755–1917: entsiklopedicheskii slovar' /sost. A. Yu. Andreev, D. A. Tsygankov. M.: ROSPEN, 2010. 894 s.
- Leonov M.V. O maloizvestnykh istochnikakh k biografii Georga-Frantsa Gofmana (k sozdaniyu biograficheskoi bazy dannykh // XII Moskovskoe soveshchanie po filogenii rastenii, posvyashchennoe 250-letiyu so dnya rozhdeniya Georga-Frantsa Gofmana: Materialy soveshchaniya/ red. A.K. Timonin i dr. M., 2010. S. 21–24.
- Leonov M. V., Orlov A. S. Mezhdistsiplinarnyi proekt otsifrovki kartotek Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody: sostoyanie i perspektivy // Zhizn' Zemli. 2016. T. 38. № 1. S. 118–125.
- Leonov M.V. Elektronnyi kalendar' pamyatnykh dat MOIP: 2017 g. // Byul. MOIP. Otd. Boil. Izd-vo Mosk. un-ta. M., 2018. T. 123. № 2. S. 82–87.
- Leonov M.V., Raevskii E.N., Leonov V.M. Lyudi Moskovskogo universiteta v zerkale Vikipedii // Zhizn' Zemli. MGU. 2018. T. 40. № 4. S. 441–445.
- Leonov M.V. Elektronnaya kollektsiya personalii otechestvennykh botanikov: idei i rol' V.S. Novikova // Flora i okhrana genofonda: Materialy Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii, posvyashchennoi 80-letiyu so dnya rozhdeniya V.S. Novikova, izd-vo MGU. M., 2020. C. 35–40.
- Lipshits S. Yu. Moskovskoe obshchestvo ispytatelei prirody za 135 let ego sushchestvovaniya (1805–1940). M., 1940. 131 s.

- Russkie botaniki: Biografo-bibliograficheskii slovar' / Sost. S. Yu. Lipshits; Otv. red. V. N. Sukachev. M.: Izd-vo MOIP, 1947–1952. T. 1: A–B. 1947. 335 s.
- Russkie botaniki: Biografo-bibliograficheskii slovar' / Sost. S. Yu. Lipshits; Otv. red. V. N. Sukachev. M.: Izd-vo MOIP, 1947–1952. T. 2: Bykov–Gorlenko. 1947. 336 s.
- Russkie botaniki: Biografo-bibliograficheskii slovar' / Sost. S. Yu. Lipshits; Otv. red. V. N. Sukachev. M.: Izd-vo MOIP, 1947–1952. T. 3. Russkie botaniki. (Botaniki Rossii – SSSR): Biografo-bibliograficheskii slovar'. Gornitskii–Ishcherekov. 1950. 488 s.
- Russkie botaniki: Biografo-bibliograficheskii slovar' / Sost. S. Yu. Lipshits; Otv. red. V. N. Sukachev. M.: Izd-vo MOIP, 1947–1952. T. 4. Russkie botaniki. (Botaniki Rossii – SSSR): Biografo-bibliograficheskii slovar'. Kabanov–Kyuz. 1952. 644 s.

Информация об авторе

Леонов Михаил Васильевич – заслуженный науч. сотр. Московского университета, вед. науч. сотр. факультета вычислительной математики и кибернетики МГУ, канд. биол. наук, Leonow_M_W@cs.msu.ru

Information about the author

Leonov Mikhail Vasilyevich – Honored Scientist, sotr. Moscow University, ved. nauch. sotr. Faculty of Computational Mathematics and Cybernetics of Moscow State University, PhD. biol. sciences, Leonow_M_W@cs.msu.ru

Статья поступила в редакцию 17.05.2021; одобрена после рецензирования 12.06.2021; принята к публикации 14.10.2021.

The article was submitted 17.05.2021; approved after reviewing 12.06.2021; accepted for publication 14.10.2021.

ПОТЕРИ НАУКИ

LOSSES OF SCIENCE

ПАМЯТИ ФИЛА ГРАЙМА (J.P.GRIME, 1935-2021)
IN MEMORY OF PHIL GRIME (J.P.GRIME, 1935-2021)

Джон Филип (Фил) Грайм (John Philip Grime)

19 апреля 2021 г. скончался один из самых выдающихся экологов растений – профессор Джон Филип (Фил) Грайм (John Philip Grime), автор фундаментальной теории стратегий растений, широко известный своими трудами и в нашей стране.

Ф. Грайм родился 30 апреля 1935 г. в семье банковского служащего Роберта Грайма в Манчестере (северная Англия). Вскоре семья переехала в пригород (север Миддлтона). Детство Филипа прошло в сельской местности, среди флористически богатых низинных болот, которые во многом сформировали интерес к ботанике. С юности его увлечением был также футбол,

он в течение долгих лет поддерживал спортивный клуб Манчестер Сити (Manchester City).

После окончания средней школы в 1953 г. Фил поступил в Университет Шеффилда, с которым связана вся его научная деятельность до последних лет жизни, когда после выхода на пенсию он получил статус Emeritus Professor of Ecology. В этом университете он закончил аспирантуру и защитил в 1960 г. диссертацию по лугам на карбонатных почвах на востоке Шеффилда и минеральному питанию растений этих лугов. После защиты диссертации Фил на непродолжительное время покинул Великобританию, получив кратковременную ставку молодого

го исследователя (post-doc) на Агрономической экспериментальной станции в Коннектикуте (США). По его собственным словам, это было единственное время в жизни, когда ему пришлось самому водить машину.

В 1964 г. Он вернулся в Великобританию, в Университет Шеффилда и вошел в коллектив отдела Сравнительной экологии растений (Unit of Comparative Plant Ecology, UCPE), который возглавил в 1989 г. В штат этого отдела входили соратники Грайма и соавторы многих его исследований – John G. Hodgson и Rod Hunt. В отделе были развернуты грандиозные исследования по так называемой «скрининговой» программе, когда самые разные признаки (позже получившие названия функциональных) растений конкретной флоры (понятно, что в первую очередь исследовали флору Шеффилда) были изучены для широкого круга видов, выращенных в одинаковых условиях. Эти исследования и послужили в дальнейшем основой для формирования теории трехкомпонентных (CSR) стратегий растений.

На примере этого отдела мне хотелось бы развеять существующие мифы о демократичности британской науки, где все якобы зависит от рейтинговости публикаций (со слов самого Грайма). UCPE получал финансирование от Фонда Соединенного Королевства, именуемого Совет по исследованиям природной среды (Natural Environment Research Council). Несколько крупных научных групп жестко конкурировали за средства этого Совета, и одна из них добилась прекращения финансирования работ UCPE в конце 90-х годов XX в., несмотря на огромный международный авторитет исследователей UCPE. Это стало большим ударом для Грайма и отразилось на его научной активности.

Грайм был одним из основных организаторов лаборатории Buxton Climate Change Impacts Laboratory, которая одной из первых в мире начала исследовать влияние различных компонентов глобального изменения климата на естественные растительные сообщества. Посетив впервые эту полевую лабораторию в 1994 г., я был крайне удивлен тем, что основные объекты (луговые сообщества на относительно бедных почвах) располагались на склонах оврага с крутизной около 30°. Я спросил Фила, неужели во всей (в целом равнинной) Англии не нашлось более выровненного участка для экспериментов. Он сообщил, что, во-первых, на британских островах очень мало государственных земель,

на которых и можно проводить исследования, а во-вторых, все выровненные плакорные участки были использованы для сельского хозяйства и сильно эвтрофицированы. Стало понятным, насколько много обширных и относительно малонарушенных территорий, на которых можно проводить экологические исследования, сохранилось еще в нашей стране

В UCPE проводилось много исследований силами аспирантов, а также приглашенных исследователей, которые затем использовали подходы Грайма в своих работах по всему Земному шару. Среди них известные экологи Sandra Diaz, Lauchlan Fraser, Hans Cornelissen, Bruno Cerabolini.

Первый брак Ф. Грайма с Jean Carol Sorensen в 1968 г. распался в 1982 г. Их сын Frank стал музыкантом. В октябре 2000 г. Грайм женился на Sarah M. Buckland, которая оставалась его верной спутницей до конца жизни, в этом браке родилось двое детей – Lucy и Matthew.

Грайм оставался активным ученым до последних лет жизни. Он участвовал во многих международных конференциях, таких как симпозиумы Международной ассоциации наук о растительности (IAVS) в 2013 г. в Эстонии и в 2014 г. в Австралии. Он был почетным доктором университета Radboud (Наймеген, Нидерланды) и иностранным членом Королевской академии наук и искусств Нидерландов, первым получил премию Александра Гумбольта от IAVS, был почетным членом Британского экологического общества и Экологического общества Америки, избран членом Королевского общества в Великобритании.

Можно выделить несколько направлений научной деятельности Грайма. Он был одним из авторов представления о функциональных компромиссах (trade-offs), одновершинной модели зависимости видового богатства растительных сообществ от их продуктивности, разработок многочисленных методов сравнительной экологии растений – скрининговых подходов. Но основная его заслуга связана, несомненно, с детальной разработкой трехкомпонентной модели стратегий растений. Первая публикация на эту тему появилась в 1977 г. в журнале «American Naturalist», к настоящему времени это наиболее цитируемая статья Грайма (по базе Web of Science Core collection – более 3250 ссылок), а детальное описание теории стратегий опубликовано двумя годами позже в отдельной монографии (Grime, 1979). Триада стратегий Грайма весьма сходна с представлениями



Фил Грайм и Дэвид Тильман за чашкой кофе (Тарту, Эстония)



Фил Грайм с женой Сарой (Перт, сентябрь, 2014)

о фитоценотипах Л.Г. Раменского, опубликованными на 40 лет раньше (Раменский, 1935, 1938). Далекий от русской научной литературы этого периода Грайм фактически переоткрыл триаду стратегий, на что ему в письме указал Т.А. Работнов. Позже Грайм попросил меня сделать копии всех статей Л.Г. Раменского, где есть упоминания о трех фитоценотипах. Просмотр публикаций Раменского показал, что представление о фитоценотипах было одним из многих гениальных догадок Леонтия Григорьевича, но эти догадки изложены лишь на четырех страницах текста в двух публикациях. К большому

сожалению, Л.Г. Раменский больше не возвращался к этой проблеме. Грайм по достоинству оценил вклад Раменского как основателя трехкомпонентной системы стратегий. Он детально изучил его публикации, чему немало способствовало существование в Университете Шеффилда большого факультета славянских языков, где изучают преимущественно русский язык. Очень забавным было знакомство с университетской библиотекой Шеффилда в 2000 г., где первая встреченная мной хрупкая студентка, сгорбившись, несла огромный русский фотоальбом «Ленин и революция».



Фил Грайм на экскурсии в эвкалиптовом лесу юго-западной Австралии (сентябрь 2014 г.)



Фил Грайм на конгрессе Международной ассоциации наук о растительности (Тарту, июль 2013)

Грайм значительную часть своей жизни разрабатывал различные аспекты теории стратегий растений, применив этот подход и к другим царствам организмов (Grime, Pierce, 2012), совместно с S. Pierce и другими коллегами он создал методику количественной оценки вклада стратегий (Pierce et al., 2017). Грайм был доброжелательным оппонентом, но при этом активно полемизировал с противниками своей теории. Очень показательны его отношения с ведущим американским экологом Давидом Тильманом. Будучи непримиримыми научными оппонентами, они спокойно поддерживали приятельские отношения и могли вполне мирно общаться за чашечкой кофе. В западно-европейской научной традиции существует разделение экологов растений на два, часто непримиримых, лагеря. К одному относятся фитосоциологи, уделяющие больше внимания видовому разнообразию и составу сообществ, к другому – популяционные экологи, которые основное внимание уделяют составу популяций доминирующих видов.

Я спросил Фила, к какому лагерю он относит себя как эколога. Фил ответил с присущей долей английского юмора, что получает колкие научные замечания с обеих сторон. По блестящей способности к научной полемике Грайм был удивительно схож, по воспоминаниям Т.А. Работнова, с Л.Г. Раменским.

Грайм оставил большое научное наследие. Список его трудов, приведенный в конце статьи, насчитывает 191 публикацию. Грайм имеет один из наиболее высоких показателей цитирования (на июнь 2021 г. по данным Web of Science Core Collection – более 28 000 ссылок), индекс Хирша 69. Ежегодно его работы цитируются около 1500 раз, т.е. около 4 ссылок ежедневно. Его воззрения оставили глубокий след в экологии и вошли в ряд учебников.

Выражаю большую благодарность Simon Pierce и Sarah Grime за уточнение биографических данных. Более подробная биография J.P. Grime публикуется в серии биографий членов Королевского общества (Pierce, Fridley, 2021).

В.Г. Онинченко

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- | | |
|---|--|
| <p>Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Советская ботаника. 1935. N 4. С. 25-40.</p> | <p>Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое изучение земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.</p> <p>Pierce S., Fridley J.D. John Philip Grime // Biogr. Mems Fell. R. Soc. 2021. Vol. 71. P. 249–270.</p> |
|---|--|

REFERENCES

- | | |
|--|---|
| <p>Ramenskij L.G. O principial'nyh ustanovkah, osnovnyh ponyatiyah i terminah proizvodstvennoj tipologii zemel', geobotaniki i ekologii // Sovetskaya botanika. 1935. N 4. S. 25-40.</p> | <p>Ramenskij L.G. Vvedenie v kompleksnoe pochvenno-geobotanicheskoe izuchenie zemel'. M.: Sel'hozgiz, 1938. 620 s.</p> <p>Pierce S., Fridley J.D. John Philip Grime // Biogr. Mems Fell. R. Soc. 2021. Vol. 71. P. 249–270.</p> |
|--|---|

Полный список публикаций Ф. Грайма

- | | |
|--|--|
| <p>Grime J.P. (1955) A Preliminary Study of Magnesian Limestone Grasslands East of Sheffield. B.Sc. thesis, University of Sheffield, UK.</p> <p>Grime J.P. (1960) A Study of the Ecology of a Group of Derbyshire Plants with Particular Reference to their Nutrient Requirements. Ph.D. thesis, University of Sheffield, UK.</p> <p>Grime J.P. (1961) Measurement of leaf colour. <i>Nature</i> 191(4788), 614–615 (doi:10.1038/191614b0).</p> <p>Grime J.P. (1963) An ecological investigation at a junction between two plant communities in Coombsdale on the Derbyshire limestone. <i>Journal of Ecology</i> 51(2), 391–402 (doi: 10.2307/2257692).</p> | <p>Grime J.P. (1963) Factors determining the occurrence of calcifuge species on shallow soils over calcareous substrata. <i>Journal of Ecology</i>. 51(2), 375–390 (doi: 10.2307/2257691).</p> <p>Grime J.P. (1965) Shade tolerance in flowering plants. <i>Nature</i> 208(5006), 161–163 (doi:10.1038/208161a0).</p> <p>Grime J.P. (1965) Comparative experiments as a key to</p> |
|--|--|

- the ecology of flowering plants. *Ecology*. 46 (4), 513–515 (doi:10.2307/1934882).
- Grime J.P., Jeffrey D.W. (1965) Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *Journal of Ecology*. 53, 621–642 (doi: 10.2307/2257624).
- Grime J.P. (1966) Shade avoidance and tolerance in flowering plants. In: *Light as an Ecological Factor*. Eds. R. Bainbridge, G.C. Evans, O. Rackman. Blackwell, Oxford, pp. 281–301.
- Grime, J.P., MacPherson-Stewart, S.F., Dearman, R.S. (1968) An investigation of leaf palatability using the snail *Cepaea nemoralis* L. *Journal of Ecology*. 56 (2), 405–420 (doi: 10.2307/2258241).
- Grime J.P., Blythe G.M. (1969) An investigation of the relationships between snails and vegetation at the Winnats Pass. *Journal of Ecology*. 57 (1), 45–66 (doi: 10.2307/2258207).
- Lloyd P.S., Grime J.P., Rorison I.H. (1971) The grassland vegetation of the Sheffield region. *Journal of Ecology*. 59, 863–886 (doi: 10.2307/2258145).
- Grime J.P. (1971) The creative approach to nature conservation. In: *The Future of Man*. Eds. F.J. Ebling, G.W. Heath. Academic Press, London, UK. pp. 47–54 (doi: 10.1016/B978-0-12-229060-2.50009-4).
- Foulds W., Grime J.P. (1972) The response of cyanogenic and acyanogenic phenotypes of *Trifolium repens* to soil moisture supply. *Heredity*. 28 (2), 181–187 (doi: 10.1038/hdy.1972.23).
- Foulds W., Grime J.P. (1972) The influence of soil moisture on the frequency of cyanogenic plants in populations of *Trifolium repens* and *Lotus corniculatus*. *Heredity*. 28 (1), 143–147 (doi: 10.1038/hdy.1972.14).
- Grime J.P. (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*. 242 (5396), 344–347 (doi: 10.1038/242344a0).
- Grime J.P. (1973) Competition and diversity in herbaceous vegetation (reply). *Nature*. 244 (5414), 311 (doi: 10.1038/244311a0).
- Grime J.P. (1973) Control of species density in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management*. 1, 151–167.
- Grime J.P. (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*. 250 (5461), 26–31 (doi: 10.1038/250026a0).
- Mahmoud A., Grime J.P. (1974) A comparison of negative relative growth rates in shaded seedlings. *New Phytologist*. 73 (6), 1215–1219 (doi: 10.1111/j.1469-8137.1974.tb02150.x).
- Grime J.P., Lloyd P.S. (1975) An Ecological Atlas of Grassland Plants. Arnold, London (ISBN-10: 0713123974 ISBN-13: 978-0713123975).
- Mahmoud A., Grime J.P., Furness S.B. (1975) Polymorphism in *Arrhenatherum elatius* (L.) Beauv. ex J. & C. Presl. *New Phytologist*. 75 (2), 269–276 (doi: 10.1111/j.1469-8137.1975.tb01396.x).
- Grime J.P., Hunt R. (1975) Relative growth-rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology*. 63 (2), 393–422 (doi: 10.2307/2258728).
- Grime J.P. & Jarvis, B.C. (1975) Shade avoidance and shade tolerance in flowering plants II. Effects of light on the germination of species of contrasted ecology. In: *Light as an Ecological Factor II*. (ed G. Evans). pp. 525–537. (ISBN-10: 0470150432, ISBN-13: 978-0470150436).
- Grime J.P., Thompson K. (1976) An apparatus for measurement of the effect of amplitude of temperature fluctuation upon the germination of seeds. *Annals of Botany* 40(4), 795–799 (doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a085193).
- Mason G., Grime J.P., Lumb A.H. (1976) The temperature-gradient tunnel: a versatile controlled environment. *Annals of Botany* 40(1), 137–142 (doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a085106).
- Mahmoud A., Grime J.P. (1976) An analysis of competitive ability in three perennial grasses. *New Phytologist* 77(2), 431–435 (doi: 10.1111/j.1469-8137.1976.tb01532.x).
- Grime J.P., Curtis A.V. (1976) The interaction of drought and mineral nutrient stress in calcareous grassland. *Journal of Ecology* 64, 976–998 (doi: 10.2307/2258819).
- Grime J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111(982), 1169–1194 (doi: 10.1086/283244).
- Al-Mufti M.M., Sydes C.L., Furness S.B., Grime J.P., Band S.R. (1977) A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 65(3), 759–791 (doi: 10.2307/2259378).
- Mahmoud A., Grime J.P. (1977) A comparison of the susceptibility of *Arrhenatherum elatius* (L.) Beauv. ex J. C. Presl, *Agrostis tenuis* Sibth, *Deschampsia flexuosa* and *Festuca ovina* L. to manganese toxicity. *Plant and Soil* 7(3), 559–565 (doi: 10.1007/BF00011026).
- Thompson K., Grime J.P., Mason G. (1977) Seed germination in response to diurnal fluctuations of temperature. *Nature* 267(5607), 147–149 (doi: 10.1038/267147a0).
- Grime J.P. (1979) *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester, UK. (ISBN-10: 9780471996927, ISBN-13: 978-0471996927).
- Thompson K., Grime, J.P. (1979) Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67, 893–921.
- Grime J.P. (1981) The role of seed dormancy in vegetation dynamics. *Annals of Applied Biology* 98(3), 555–558 (doi: 10.1111/j.1744-7348.1981.tb00792.x).
- Cresswell E.G., Grime J.P. (1981) Induction of a light requirement during seed development and its ecological consequences. *Nature* 291(5816), 583–585 (doi: 10.1038/291583a0).

- Grime J.P., Mason G., Curtis A.V., Rodman J., Band S.R. (1981) A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology*. 69, 1017–1059 (doi: 10.2307/2259651).
- Grime J.P., Mowforth M.A. (1982) Variation in genome size – An ecological interpretation. *Nature*. 299 (5879), 151–153 (doi: 10.1038/299151a0).
- Furness S.B., Grime J.P. (1982) Growth rate and temperature responses in bryophytes. II. A comparative study of species of contrasted ecology. *Journal of Ecology*. 70 (2), 525–536 (doi: 10.2307/2259920).
- Furness S.B., Grime J.P. (1982) Growth rate and temperature responses in bryophytes. I. An investigation of *Brachythecium rutabulum*. *Journal of Ecology* 70(2), 513–523 (doi: 10.2307/2259919)
- Grime J.P. (1982) The concept of strategies: use and abuse. *Journal of Ecology* 70(3), 863–865 (doi: 10.2307/2260109)
- Thompson K., Grime J.P. (1983) A comparative study of germination responses to diurnally- fluctuating temperatures. *Journal of Applied Ecology* 20(1), 141–156 (doi: 10.2307/2403382)
- Grime J.P. (1983) Prediction of weed and crop response to climate based upon measurements of nuclear DNA content. *Aspects of Applied Biology* 4, 87–98.
- Grime J.P. (1984) The ecology of species, families and communities of the contemporary British flora. *New Phytologist* 98(1), 15–33 (doi: 10.1111/j.1469-8137.1984.tb06096.x)
- Sydes C.L., Grime J.P. (1984) A comparative study of root development using a simulated rock crevice. *Journal of Ecology* 72(3), 937–946 (doi: 10.2307/2259542)
- Grime J.P. (1985) Towards a functional description of vegetation. In: *The Population Structure of Vegetation*. (ed. J. White). Dr. W Junk Publishers, Dordrecht. pp. 503–514. (ISBN: 978-94-009-5500-4)
- Grime J.P. (1985) Factors limiting the contribution of pteridophytes to a local flora. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 86B, 403–421 (doi: 10.1017/S0269727000008393)
- Grime J.P., Shacklock J.M.L., Band S.R. (1985) Nuclear DNA contents, shoot phenology and species co-existence in a limestone grassland community. *New Phytologist* 100(3), 435–445 (doi: 10.1111/j.1469-8137.1985.tb02792.x)
- Raynal D.J., Grime J.P., Boot R. (1985) A new method for the experimental droughting of plants. *Annals of Botany* 55(6), 893–897 (doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a086970)
- Grime J.P. (1986) The circumstances and characteristics of spoil colonization within a local flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society London* B314, 637–654 (doi: 10.1098/rstb.1986.0078)
- Grime J.P. (1986) Perspectives on plant population ecology/ecological systems of the geobiosphere. I. Ecological principles in global perspective (Book). *Plant, Cell & Environment* 9(4), 355–356 (doi: 10.1111/1365-3040.ep11611807)
- Grime J.P. (1986) Manipulation of plant species and communities. In: *Ecology and Design in Landscape*. The 24th symposium of the British Ecological Society, 1983. Ed. A.D. Bradshaw) Blackwell Scientific Publications, Manchester, UK. pp. 175–194. (ISBN-10: 0632014083, ISBN-13: 978-0632014088).
- Grime J.P. (1986) Predictions of terrestrial vegetation responses to nuclear winter conditions. *International Journal of Environmental Studies*. 28 (1), 11–19 (doi: 10.1080/00207238608710303).
- Grime J.P., Crick J.C., Rincon J.E. (1986) The ecological significance of plasticity. *Symposia of the Society for Experimental Biology*. 40, 5–29.
- Sibly R.M., Grime J.P. (1986) Strategies of resource capture by plants – evidence for adversity selection. *Journal of Theoretical Biology*. 118(2), 247–250 (doi: 10.1016/S0022-5193(86)80137-0).
- Boot R., Raynal D.J., Grime J.P. (1986) A comparative study of the influence of drought stress on flowering in *Urtica dioica* and *U. urens*. *Journal of Ecology*. 74 (2), 485–495 (doi: 10.2307/2260269).
- Grime J.P., Anderson J.M. (1986) Environmental controls over organism activity: Introduction. In: *Forest Ecosystems in the Alaskan Taiga: a Synthesis of Structure and Function*. Eds. K. van Cleve, F.S.I. Chapin, P.W. Flanagan, L.A. Viereck, C.T. Dyrness). Springer-Verlag, Berlin. pp. 89–95. (ISBN 978-1-4612-4902-3).
- Grime J.P. (1987) Dominant and subordinate components of plant communities: implications for succession, stability and diversity. In: *Colonization, Succession and Stability: the 26th Symposium of the British Ecological Society held jointly with the Linnean Society of London*. Eds. A.J. Gray, M.J. Crawley, P.J. Edwards). Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK. pp. 413–428 (ISBN-10: 0632016310, ISBN-13: 9780632016310).
- Grime J.P., Hunt R., Krzanowski W. (1987) Evolutionary physiological ecology of plants. *Evolutionary Physiological Ecology*. Ed. P. Calow). Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 105–126. (ISBN-10: 0521101654, ISBN-13: 978-0521101653).
- Grime J.P. (1987) The circumstances and characteristics of spoil colonization within a local flora. In: *Quantitative Aspects of the Ecology of Biological Invasions*. Eds. H. Kornberg, M.H. Williams. The Royal Society, London, UK. pp. 637–654. (ISBN: 0854033025).
- Crick J.C., Grime J.P. (1987) Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytologist*. 107 (2), 403–414 (doi: 10.1111/j.1469-8137.1987.tb00192.x).
- Grime J.P., Hodgson J.G. (1987) Botanical contributions to contemporary ecological theory. *New Phytologist*.

- gist. 106, 283–295 (doi: 10.1111/j.1469-8137.1987.tb04695.x).
- Grime J.P., Mackey J.M.L., Hillier S.H., Read D.J. (1987) Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature*. 328(6129), 420–422 (doi: 10.1038/328420a0).
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. (1988) *Comparative Plant Ecology: a Functional Approach to Common British Species*. Unwin Hyman, London, UK. (ISBN 978-94-017-1094-7).
- Grime J.P. (1988) Appendix 39: Memorandum submitted by Professor J.P. Grime, NERC, Unit of Comparative Plant Ecology, University of Sheffield. Agriculture Committee. Second Report. Chernobyl: The Government's Reaction. Volume II. Minutes of Evidence and Appendices. HMSO; London, UK. 2, 399–403.
- Grime J.P. (1988) The C-S-R model of primary plant strategies – origins, implications and tests. In: *Plant Evolutionary Biology*. Eds. L.D. Gottlieb, S.K. Jain. Springer, Dordrecht. pp. 371–395 (ISBN 978-94-009-1207-6).
- Grime J.P., Mackey J.M., Hillier S.H., Read D.J. (1988) Mycorrhizal infection and plant species diversity. *Nature*. 334 (6179), 202 (doi: 10.1038/334202b0).
- Grime J.P. (1988) A comment on Loehle's critique of the triangular model of primary plant strategies. *Ecology*. 69(5), 1618–1620 (doi: 10.2307/1941659).
- Grime J.P. (1988) Fungal strategies in ecological perspective. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*. 94B, 167–169 (doi: 10.1017/S0269727000007260).
- Grime J.P. (1989) The stress debate: symptom of impending synthesis? *Biological Journal of the Linnean Society*. 37(01-feb), 3–17 (doi: 10.1111/j.1095-8312.1989.tb02002.x).
- Grime J.P., Hall W., Hunt R., Neal A.M., Ross-fraser W., Sutton F. (1989) A new development of the temperature-gradient tunnel. *Annals of Botany*. 64 (3), 279–287 (doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a087842).
- Campbell B.D., Grime J.P. (1989) A new method of exposing developing root systems to controlled patchiness in mineral nutrient supply. *Annals of Botany*. 63 (3), 395–400 (doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a087758).
- Mowforth M.A., Grime J.P. (1989) Intra-population variation in nuclear DNA amount, cell size and growth rate in *Poa annua* L. *Functional Ecology*. 3 (3), 289–295 (doi: 10.2307/2389368).
- Campbell B.D., Grime J.P. (1989) A comparative study of plant responsiveness to the duration of episodes of mineral nutrient enrichment. *New Phytologist*. 112 (2), 261–267 (doi: 10.1111/j.1469-8137.1989.tb02382.x).
- Rincon E., Grime J.P. (1989) Plasticity and light interception by six bryophytes of contrasted ecology. *Journal of Ecology*. 77 (2), 439–446 (doi: 10.2307/2260760).
- Rincon E., Grime J.P. (1989) An analysis of seasonal patterns of bryophyte growth in a natural habitat. *Journal of Ecology*. 77 (2), 447–455 (doi: 10.2307/2260761).
- Grime J.P. (1990) Mechanisms promoting floristic diversity in calcareous grassland. *Calcareous Grasslands – Ecology and Management*. Eds. S.H. Hillier, D.W.H. Walton, D.A. Wells. Bluntisham Books, Huntingdon, UK. pp. 51–56.
- Grime J.P., Rincon E.R., Wickerson B.E. (1990) Bryophytes and plant strategy theory. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 104 (01-mar), 175–186 (doi: 10.1111/j.1095-8339.1990.tb02217.x).
- Grime J.P., Hendry G.A.F. (1990) Letter to Editor accompanying «Yes, We Have No C-value Paradox». *Trends in Ecology and Evolution*. 5 (2), 62–63 (doi: 10.1016/0169-5347(90)90051-E).
- Grime J.P., Campbell B.D., Mackey J.M.L., Crick J.C. (1991) Root plasticity, nitrogen capture and competitive ability. In: *Plant Root Growth: an Ecological Perspective*. (ed. D. Atkinson). Special Publications Series of the British Ecological Society Number 10. Blackwell Scientific Publications. pp. 381–397. (ISBN 0 632 02757 6)
- Grime J.P. (1991) Nutrition, environment and plant ecology: an overview. In: *Plant growth: Interactions with Nutrition and Environment*. Society for Experimental Biology Seminar Series 43. Eds. J.R. Porter, D.W. Lawlor. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 249–267 (ISBN: 0521361338).
- Hunt R., Middleton D.A.J., Grime J.P., Hodgson J.G. (1991) TRISTAR: an expert system for vegetation processes. *Expert Systems*. 8 (4), 219–226 (doi: 10.1111/j.1468-0394.1991.tb00370.x).
- Campbell B.D., Grime J.P., Mackey J.M.L. (1991) A trade-off between scale and precision in resource foraging. *Oecologia*. 87 (4), 532–538 (doi: 10.1007/BF00320417).
- Grime J.P., Campbell B.D. (1991) Growth rate, habitat productivity, and plant strategy as predictors of stress response. In: *Response of Plants to Multiple Stresses*. Eds. H.A. Mooney, W.E. Winner, E.J. Pell. Pergamon Programmed Texts, Elsevier. pp. 143–159 (doi: 10.1016/B978-0-08-092483-0.50012-8, ISBN: 978-0-08-092483-0).
- Campbell B.D., Grime J.P. (1992) An experimental test of plant strategy theory. *Ecology*. 73 (1), 15–29 (doi: 10.2307/1938717).
- Campbell B.D., Grime J.P., Mackey J.M.L. (1992) Shoot thrust and its role in plant competition. *Journal of Ecology*. 80 (4), 633–641 (doi: 10.2307/2260855).
- Hendry G.A., Grime J.P. (1993) *Methods in Comparative Plant Ecology: A laboratory manual*. Springer Science & Business Media (ISBN 978-94-011-1494-3).
- Colasanti R.L., Grime J.P. (1993) Resource dynamics and vegetation processes: a deterministic model using two-

- dimensional cellular automata. *Functional Ecology*. 7 (2), 169–176 (doi: 10.2307/2389883).
- Grime J.P. (1993) Ecology sans frontiers. *Oikos*. 68 (3), 385–392 (doi: 10.2307/3544906).
- Díaz S., Grime J.P., Harris J., McPherson E. (1993) Evidence of a feedback mechanism limiting plant response to elevated carbon dioxide. *Nature*. 364 (6438), 616–617 (doi: 10.1038/364616a0).
- Grime J.P. (1993) A comment on Silvertown, Franco & McConway (1992). *Functional Ecology*. 7 (3), 380.
- Grime J.P. (1993) An olive branch and further clarifications. *Functional Ecology*. 7 (3), 381–382.
- Reader R.J., Jalili A., Grime J.P., Spence R.E., Matthews N. (1993) A comparative study of plasticity in seedling rooting depth in drying soil. *Journal of Ecology*. 81 (3), 543–550 (doi: 10.2307/2261532).
- Grime J.P., Willis A.J., Hunt R., Dunnett N.P. (1994). Climate-vegetation relationships in the Bibury road verge experiments. In: Long-term Experiments in Agricultural and Ecological Sciences. Eds. R.A. Leigh, A.E. Johnston. CAB International, Wallingford, Oxfordshire, UK. pp. 271–285. ISBN 0-85198-933-0
- Hillier S.H., Sutton F., Grime J.P. (1994) A new technique for the experimental manipulation of temperature in plant communities. *Functional Ecology*. 8 (6), 755–762 (doi: 10.2307/2390235).
- Grime J.P. (1994) The role of plasticity in exploiting environmental heterogeneity. In: Exploitation of Environmental Heterogeneity in Plants. Eds. M. Caldwell, R. Pearcy. Academic Press, San Diego, USA. pp. 1–18 (doi: 10.1016/B978-0-12-155070-7.50006-8).
- Grime J.P. (1995) Functional types: A comment on Steiner and Dethier (1994). *Oikos*. 73 (1), 120–121 (doi: 10.2307/3545733).
- Willis A.J., Dunnett N.P., Hunt R., Grime J.P. (1995) Does Gulf Stream position affect vegetation dynamics in Western Europe? *Oikos*. 73 (3), 408–410 (doi: 10.2307/3545967).
- MacGillivray C.W., Grime J.P. (1995) Testing predictions of the resistance and resilience of vegetation subjected to extreme events. *Functional Ecology*. 9 (4), 640–649 (doi: 10.2307/2390156).
- MacGillivray C.W., Grime J.P. (1995) Genome size predicts frost resistance in British herbaceous plants: Implications for rates of vegetation response to global warming. *Functional Ecology*. 9 (2), 320–325 (doi: 10.2307/2390580).
- Spring G.M., Priestman G.H., Grime J.P. (1996) A new field technique for elevating carbon dioxide levels in climate change experiments. *Functional Ecology*. 10 (4), 541–545 (doi: 10.2307/2389948).
- Burke M.J.W., Grime J.P. (1996) An experimental study of plant community invisibility. *Ecology*. 77 (3), 776–790 (doi: 10.2307/2265501).
- Grime J.P., Cornelissen J.H.C., Thompson K., Hodgson J.G. (1996) Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos* 77(3), 489–494 (doi: 10.2307/3545938).
- Thompson K., Hillier S.H., Grime J.P., Bossard C.C., Band S.R. (1996) A functional analysis of a limestone grassland community. *Journal of Vegetation Science*. 7 (3), 371–380 (doi: 10.2307/3236280).
- Grime J.P. (1997) Functional types: testing the concept in northern England. In: Plant Functional Types, their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change. Eds. Smith T.M., Shugart H.H., Woodward F.I. International Geosphere-Biosphere programme book series 1. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 122–150 (ISBN-10: 0521566436, ISBN-13: 9780521566438).
- Grime J.P. (1997) Biodiversity and ecosystem function: The debate deepens. *Science*. 277 (5330), 1260–1261 (doi: 10.1126/science.277.5330.1260).
- Hunt R., Grime J.P., Díaz S., Spring G.M., Cornelissen J.H.C., Colasanti R.L. (1997) Effects of elevated carbon dioxide on British native grassland species and communities. *Abstracta Botanica*. 21(2), 275–288.
- Buckland S.M., Grime J.P., Hodgson J.G., Thompson K. (1997) A comparison of plant responses to the extreme drought of 1995 in northern England. *Journal of Ecology*. 85 (6), 875–882 (doi: 10.2307/2960608).
- Fraser L.H., Grime J.P. (1997) Primary productivity and trophic dynamics investigated in a North Derbyshire, UK, dale. *Oikos*. 80 (3), 499–508 (doi: 10.2307/3546623).
- Grime J.P. (1997) The humped-back model: A response to Oksanen. *Journal of Ecology*. 85 (1), 97–98 (doi: 10.2307/2960631).
- Grime J.P., Thompson K., Hunt R., Hodgson J.G., Cornelissen J.H.C. et al. (1997) Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*. 79 (2), 259–281 (doi: 10.2307/3546011).
- Grime J.P. (1998) Plant functional types and ecosystem processes. *Plantenoecologie*, 104–108.
- Díaz S., Fraser L.H., Grime J.P., Falczuk V. (1998) The impact of elevated CO₂ on plant-herbivore interactions: Experimental evidence of moderating effects at the community level. *Oecologia*. 117 (01-feb), 177–186 (doi: 10.1007/s004420050646).
- Dunnett N.P., Willis A.J., Hunt R., Grime J.P. (1998) A 38-year study of relations between weather and vegetation dynamics in road verges near Bibury, Gloucestershire. *Journal of Ecology*. 86 (4), 610–623 (doi: 10.1046/j.1365-2745.1998.00297.x).
- Fraser L.H., Grime J.P. (1998) Top-down control and its effect on the biomass and composition of three grasses at high and low soil fertility in outdoor microcosms. *Oecologia*. 113 (2), 239–246 (doi: 10.1007/s004420050374).
- Grime J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosys-

- tems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*. 86 (6), 902–910 (doi: 10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x).
- Grime J.P. (1998) Plant classification for ecological purposes: is there a role for genome size? *Annals of Botany*. 82 (Suppl. A), 117–120 (doi: 10.1006/anbo.1998.0723).
- Cornelissen J.H.C., Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Grime J.P., Marzano B., Cabido M., Vendramini F., Cerabolini B. (1999) Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist*. 143 (1), 191–200 (doi: 10.1046/j.1469-8137.1999.00430.x).
- Dunnett N.P., Grime J.P. (1999) Competition as an amplifier of short-term vegetation responses to climate: an experimental test. *Functional Ecology*. 13 (3), 388–395 (doi: 10.1046/j.1365-2435.1999.00331.x).
- Fraser L.H., Grime J.P. (1999) Aphid fitness on 13 grass species: a test of plant defence theory. *Canadian Journal of Botany* 77(12), 1783–1789 (doi: 10.1139/b99-155).
- Fraser L.H., Grime J.P. (1999) Experimental tests of trophic dynamics: towards a more penetrating approach. *Oecologia*. 119 (2), 281–284 (doi: 10.1007/s004420050787).
- Fraser L.H., Grime J.P. (1999) Interacting effects of herbivory and fertility on a synthesized plant community. *Journal of Ecology*. 87 (3), 514–525 (doi: 10.1046/j.1365-2745.1999.00373.x).
- Hodgson J.G., Wilson P.J., Hunt R., Grime J.P., Thompson K. (1999) Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 85(2), 282–294 (doi: 10.2307/3546494).
- Grime J.P. (1999) The Magnesian Limestone ecosystems of northern England: what is their future in the 21st century? *The Naturalist*. 124, 12–16.
- Buckland S.M., Grime J.P. (2000) The effects of trophic structure and soil fertility on the assembly of plant communities: a microcosm experiment. *Oikos*. 91 (2), 336–352 (doi: 10.1034/j.1600-0706.2000.910214.x).
- Davis M.A., Grime J.P., Thompson K. (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility. *Journal of Ecology*. 88 (3), 528–534 (doi: 10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x).
- Grime J.P., Brown V.K., Thompson K. et al. (2000) The response of two contrasting limestone grasslands to simulated climate change. *Science* 289 (5480), 762–765 (doi: 10.1126/science.289.5480.762).
- Huston M.A., Aarssen L.W., Austin M.P., Cade B.S., Fridley J.D., Garnier E., Grime J.P., Hodgson J., Lauenroth W.K., Thompson K., Vandermeer J.H., Wardle D.A. (2000) No consistent effect of plant diversity on productivity. *Science*. 289 (5483), 1255 (doi: 10.1126/science.289.5483.1255a).
- Wardle D., Huston M., Grime J., Berendse F., Garnier E., Lauenroth W.K. (2000) Biodiversity and ecosystem function: an issue in ecology. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 81 (3), 235–239 (doi: 10.2307/20168451).
- Grime J.P. (2001) *Plant Strategies, Vegetation Process and Ecosystem Properties*. Second Edition. John Wiley & Sons, Chichester, UK. (ISBN-10: 047085040X, ISBN-13: 978-0470850404).
- Buckland S.M., Thompson K., Hodgson J.G., Grime J.P. (2001) Grassland invasions: effects of manipulations of climate and management. *Journal of Applied Ecology*. 38 (2), 301–309 (doi: 10.1046/j.1365-2664.2001.00603.x).
- Davis M.A., Thompson K., Philip Grime J. (2001) Charles S. Elton and the dissociation of invasion ecology from the rest of ecology. *Diversity and Distributions*. 7(01-feb), 97–102 (doi: 10.1046/j.1472-4642.2001.00099.x).
- Geider R.J., Delucia E.H., Falkowski P.G., Finzi A.C., Grime J.P. et al. (2001) Primary productivity of planet earth: biological determinants and physical constraints in terrestrial and aquatic habitats. *Global Change Biology*. 7 (8), 849–882 (doi: 10.1046/j.1365-2486.2001.00448.x).
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D., Wardle D.A. (2001) Ecology: Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*. 294 (5543), 804–808 (doi: 10.1126/science.1064088).
- Thompson K., Hodgson J.G., Grime J.P., Burke M.J.W. (2001) Plant traits and temporal scale: evidence from a 5-year invasion experiment using native species. *Journal of Ecology*. 89 (6), 1054–1060 (doi: 10.1046/j.0022-0477.2001.00627.x).
- Grime J.P. (2002) Declining plant diversity: empty niches or functional shifts? *Journal of Vegetation Science*. 13(4), 457–460 (doi: 10.1111/j.1654-1103.2002.tb02072.x).
- Grime J.P., Mackey J.M.L. (2002) The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary Ecology*. 16 (3), 299–307 (doi: 10.1023/A:1019640813676).
- Hooper D., Buchmann N., Degrangé V., Diaz S., Gessner M., Grime P. et al. (2002) Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. In: *Biodiversity and ecosystems functioning: synthesis and perspectives*. Eds. Loreau M., Naeem S., Inchausti P. Oxford: Oxford University Press. pp. 195–208 (ISBN 0198515707).
- Grime P. (2003) Plants hold the key. *Ecosystem in a changing world*. *Biologist*. 50 (2), 87–91.
- Booth R.E., Grime J.P. (2003) Effects of genetic impoverishment on plant community diversity. *Journal of Ecology*. 91 (5), 721–730 (doi: 10.1046/j.1365-2745.2003.00804.x).

- Burt-Smith G.S., Grime J.P., Tilman D. (2003) Seedling resistance to herbivory as a predictor of relative abundance in a synthesised prairie community. *Oikos*. 101 (2), 345–353 (doi: 10.1034/j.1600-0706.2003.11052.x).
- Johnson D., Booth R.E., Whiteley A.S., Bailey M.J., Read D.J., Grime J.P., Leake J.R. (2003) Plant community composition affects the biomass, activity and diversity of microorganisms in limestone grassland soil. *European Journal of Soil Science*. 54 (4), 671–677 (doi: 10.1046/j.1351-0754.2003.0562.x).
- Phoenix G.K., Booth R.E., Leake J.R., Read D.J., Grime J.P., Lee J.A. (2003) Effects of enhanced nitrogen deposition and phosphorus limitation on nitrogen budgets of semi-natural grasslands. *Global Change Biology*. 9 (9), 1309–1321 (doi: 10.1046/j.1365-2486.2003.00660.x).
- Staddon P.L., Thompson K., Jakobsen I., Grime J.P., Askew A.P., Fitter A.H. (2003). Mycorrhizal fungal abundance is affected by long-term climatic manipulations in the field. *Global Change Biology*. 9 (2), 186–194 (doi: 10.1046/j.1365-2486.2003.00593.x).
- Wardle D.A., Grime J.P. (2003) Biodiversity and stability of grassland ecosystem functioning. *Oikos*. 100 (3), 622–623 (doi: 10.1034/j.1600-0706.2003.12283.x).
- Avery L.M., Thorpe P.C., Thompson K., Paul N.D., Grime J.P., West H.M. (2004) Physical disturbance of an upland grassland influences the impact of elevated UV-B radiation on metabolic profiles of below-ground micro-organisms. *Global Change Biology*. 10 (7), 1146–1154 (doi: 10.1111/j.1529-8817.2003.00788.x).
- Díaz S., Hodgson J.G., Thompson K., Cabido M., Cornelissen J.H.C., Jalili A., Montserrat-Martí G., Grime J.P. et al. (2004) The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*. 15 (3), 295–304 (doi: 10.1111/j.1654-1103.2004.tb02266.x).
- Johnson D., Vandenkoornhuyse P.J., Leake J.R., Gilbert L., Booth R.E., Grime J.P., Young J.P.W., Read D.J. (2004) Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms. *New Phytologist*. 161 (2), 503–515 (doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00938.x).
- Phoenix G.K., Booth R.E., Leake J.R., Read D.J., Grime J.P., Lee J.A. (2004) Simulated pollutant nitrogen deposition increases P demand and enhances root-surface phosphatase activities of three plant functional types in a calcareous grassland. *New Phytologist*. 161 (1), 279–289 (doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.009doi: 10.x).
- Phoenix G.K., Leake J.R., Read D.J., Grime J.P., Lee J.A. (2004) Accumulation of pollutant Nitrogen in calcareous and acidic grasslands: evidence from N Flux and ¹⁵N tracer studies. *Water, Air, and Soil Pollution: Focus*. 4 (6), 159–167 (doi: 10.1007/s11267-004-3026-0).
- Grime P. (2005) Alien plant invaders: threat or side issue? *Ecos*. 26 (03-apr), 33–40.
- Bates J.W., Thompson K., Grime J.P. (2005) Effects of simulated long-term climatic change on the bryophytes of a limestone grassland community. *Global Change Biology*. 11 (5), 757–769 (doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.00953.x).
- Davis M.A., Thompson K., Grime J.P. (2005) Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity. *Ecography*. 28 (5), 696–704 (doi: 10.1111/j.2005.0906-7590.04205.x).
- Hodgson J.G., Grime J.P., Wilson P.J., Thompson K., Band S.R. (2005) The impacts of agricultural change (1963–2003) on the grassland flora of Central England: processes and prospects. *Basic and Applied Ecology*. 6 (2), 107–118 (doi: 10.1016/j.baae.2005.01.009).
- Hodgson J.G., Montserrat-Martí G., Cerabolini B., Cerrani R.M., Maestro-Martínez M., Peco B., Wilson P.J., Thompson K., Grime J.P. et al. (2005) A functional method for classifying European grasslands for use in joint ecological and economic studies. *Basic and Applied Ecology*. 6 (2), 119–131 (doi: 10.1016/j.baae.2005.01.006).
- Hodgson J.G., Montserrat-Martí G., Tallowin J., Thompson K., Díaz S., Cabido M., Grime J.P. et al. (2005) How much will it cost to save grassland diversity? *Biological Conservation*. 122 (2), 263–273 (doi: 10.1016/j.biocon.2004.07.016).
- Thompson K., Askew A.P., Grime J.P., Dunnett N.P., Willis A.J. (2005) Biodiversity, ecosystem function and plant traits in mature and immature plant communities. *Functional Ecology*. 19 (2), 355–358 (doi: 10.1111/j.0269-8463.2005.00936.x).
- Grime J.P. (2006) Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*. 17(2), 255–260 (doi: 10.1111/j.1654-1103.2006.tb02444.x).
- Grime J.P., Hodgson, J.G., Hunt R. (2007) *Comparative Plant Ecology: a Functional Approach to Common British Species*. Second Edition. Castlepoint Press, Dalbeattie, UK (ISBN-10: 1897604300, ISBN-13: 978-1897604304).
- Fridley J.D., Grime J.P., Bilton M. (2007) Genetic identity of interspecific neighbours mediates plant responses to competition and environmental variation in a species-rich grassland. *Journal of Ecology*. 95 (5), 908–915 (doi: 10.1111/j.1365-2745.2007.01256.x).
- Grime J.P. (2007) The scale-precision trade-off in spacial resource foraging by plants: restoring perspective. *Annals of Botany*. 99 (5), 1017–1021 (doi: 10.1093/aob/mcm026).
- Grime J.P. (2007) Plant strategy theories: a comment on Craine (2005): *Forum. Journal of Ecology*. 95 (2), 227–230 (doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01163.x).
- Whitlock R., Grime J.P., Booth R., Burke T. (2007) The role of genotypic diversity in determining grassland

- community structure under constant environmental conditions. *Journal of Ecology*. 95 (5), 895–907 (doi: 10.1111/j.1365-2745.2007.01275.x).
- Dunnett N., Nagase A., Booth R., Grime P. (2008) Influence of vegetation composition on runoff in two simulated green roof experiments. *Urban Ecosystems*. 11 (4), 385–398 (doi: 10.1007/s11252-008-0064-9).
- Grime J.P., Fridley J.D., Askew A.P., Thompson K., Hodgson J.G., Bennett C.R. (2008) Long-term resistance to simulated climate change in an infertile grassland. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 105 (29), 10028–10032 (doi: 10.1073/pnas.0711567105).
- Johnson D., Phoenix G.K., Grime J.P. (2008) Plant community composition, not diversity, regulates soil respiration in grasslands. *Biology Letters*. 4 (4), 345–348 (doi: 10.1098/rsbl.2008.0121).
- Phoenix G.K., Johnson D., Grime J.P., Booth R.E. (2008) Sustaining ecosystem services in ancient limestone grassland: importance of major component plants and community composition. *Journal of Ecology*. 96 (5), 894–902 (doi: 10.1111/j.1365-2745.2008.01403.x).
- Markham J.H., Grime J.P., Buckland S. (2009) Reciprocal interactions between plants and soil in an upland grassland. *Ecological Research*. 24 (1), 93–98 (doi: 10.1007/s11284-008-0485-1).
- Bilton M.C., Whitlock R., Grime J.P., Marion G., Pake-man R.J. (2010) Intraspecific trait variation in grassland plant species reveals fine-scale strategy trade-offs and size differentiation that underpins performance in ecological communities. *Botany*. 88 (11), 939–952 (doi: 10.1139/B10-065).
- Fridley J.D., Grime J.P. (2010) Community and ecosystem effects of intraspecific genetic diversity in grassland microcosms of varying species diversity. *Ecology*. 91(8), 2272–2283 (doi: 10.1890/09-1240.1).
- Johnson D., Anderson I.C., Williams A., Whitlock R., Grime J.P. (2010) Plant genotypic diversity does not beget root-fungal species diversity. *Plant and Soil*. 336 (1), 107–111 (doi: 10.1007/s11104-010-0452-9).
- Silvertown J., Tallwin J., Stevens C., Power S.A., Morgan V., Emmett B., Hester A., Grime P.J. et al. (2010) Environmental myopia: a diagnosis and a remedy. *Trends in Ecology and Evolution*. 5 (10), 556–561 (doi: 10.1016/j.tree.20doi: 10.06.015).
- Stevens C.J., Thompson K., Grime J.P., Long C.J., Gowing D.J.G. (2010) Contribution of acidification and eutrophication to declines in species richness of calcifuge grasslands along a gradient of atmospheric nitrogen deposition. *Functional Ecology*. 24 (2), 478–484 (doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01663.x).
- Whitlock R.A.J., Grime J.P., Burke T. (2010) Genetic variation in plant morphology contributes to the species-level structure of grassland communities. *Ecology*. 91 (5), 1344–1354 (doi: 10.1890/08-2098.1).
- Askew A.P., Fridley J.D., Grime J.P. (2011) Predicting biodiversity dynamics of grasslands under global change: the role of long-term manipulations of climate. In: *Grassland Productivity and Ecosystems Services*. Eds. G. Lemaire, J. Hodgson, A. Chabbi. CABI Publishing, Wallingford, UK. pp. 123–128. (ISBN-10: 1845938097 (ISBN-13: 978-1845938093).
- Alves-Da-Silva D., Borghetti F., Thompson K., Pritchard H., Grime J.P. (2011) Underdeveloped embryos and germination in *Aristolochia galeata* seeds. *Plant Biology*. 13 (Suppl. 1), 104108 (doi: 10.1111/j.14388677.2009.00302.x).
- Davis M.A., Chew M.K., Hobbs R.J., Lugo A.E., Ewel J.J., Vermeij G.J., Brown J.H., Rosenzweig M.L., Gardener M.R., Carroll S.P., Thompson K., Pickett S.T.A., Stromberg J.C., Tredici P.D., Suding K.N., Ehrenfeld J.G., Philip Grime J.P. et al. (2011) Don't judge species on their origins. *Nature*. 474(7350), 153–154 (doi: 10.1038/474153a).
- Fridley J.D., Grime J.P., Askew A.P., Moser B., Stevens C.J. (2011) Soil heterogeneity buffers community response to climate change in species-rich grassland. *Global Change Biology*. 17 (5), 2002–2011 (doi: 10.1111/j.1365-2486.20doi: 10.02347.x).
- Moser B., Fridley J.D., Askew A.P., Grime J.P. (2011) Simulated migration in a long-term climate change experiment: invasions impeded by dispersal limitation, not biotic resistance. *Journal of Ecology*. 99 (5), 1229–1236 (doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01841.x).
- Whitlock R., Bilton M.C., Grime J.P., Burke T. (2011) Fine-scale community and genetic structure are tightly linked in species-rich grasslands. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 366, 1346–1357 (doi:10.1098/rstb.2010.0329).
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R., Thompson K. (2012) *The Electronic Comparative Plant Ecology: Incorporating the Principal Data from Comparative Plant Ecology and The Abridged Comparative Plant Ecology*. Springer Science and Business Media (doi: 10.1007/978-94-011-0559-0, eBook ISBN: 978-94-011-0559-0, ISBN-10: 0412633507, ISBN-13: 978-0412633508).
- Fridley J.D., Grime J.P., Huston M.A., Pierce S. et al. (2012) Comment on “productivity is a poor predictor of plant species richness”. *Science*. 335 (6075), 1441 (doi: 10.1126/science.1215042).
- Grime J.P., Pierce S. (2012) *The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems*. Wiley-Blackwell, Chichester, UK (doi: 10.1002/9781118223246, ISBN-10: 0470674822, ISBN-13: 978-0470674826).
- Grime J.P., Fridley J.D. (2013) Herbaceous vegetation, species richness in. In: *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition*. Ed. S.A. Levin. Academic Press, London, UK. Volume 4. pp. 79–86 (doi: 10.1016/B978-0-

- 12-384719-5.00155-6, ISBN-10: 0123847192, ISBN-13: 978-0123847195).
- Ravenscroft C.H., Fridley J.D., Grime J.P. (2014) Intra-specific functional differentiation suggests local adaptation to long-term climate change in a calcareous grassland. *Journal of Ecology*. 102 (1), 65–73 (doi: 10.1111/1365-2745.12168).
- Fridley J.D., Lynn J.S., Grime J.P., Askew A.P. (2016) Longer growing seasons shift grassland vegetation towards more-productive species. *Nature Climate Change*. 6 (9), 865–868 (doi: 10.1038/nclimate3032).
- Stevens C.J., Ceulemans T., Hodgson J.G., Jarvis S., Grime J.P., Smart S.M. (2016) Drivers of vegetation change in grasslands of the Sheffield region, northern England, between 1965 and 2012/13. *Applied Vegetation Science*. 19 (2), 187–195 (doi: 10.1111/avsc.12206).
- Kattenborn T., Fasnacht F.E., Pierce S., Lopatin J., Grime J.P., Schmidtlein S. (2017) Linking plant strategies and plant traits derived by radiative transfer modelling. *Journal of Vegetation Science*. 28 (4), 717–727 (doi: 10.1111/jvs.12525).
- Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B.E.L., Kattge J., Díaz S., Kleyer M., Shipley B., Wright S.J., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., van Bodegom P.M., Frenette-Dussault C., Weiher E., Pinho B.X., Cornelissen J.H.C., Grime J.P. et al. (2017) A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology*. 31 (2), 444–457 (doi: 10.1111/1365-2435.12722).
- Sayer E.J., Oliver A.E., Fridley J.D., Askew A.P., Mills R.T.E., Grime J.P. (2017) Links between soil microbial communities and plant traits in a species-rich grassland under long-term climate change. *Ecology and Evolution*. 7 (3), 855–862 (doi: 10.1002/ece3.2700).
- Basto S., Thompson K., Grime J.P., Fridley J.D., Calhim S., Askew A.P., Rees M. (2018) Severe effects of long-term drought on calcareous grassland seed banks. *NJP Climate and Atmospheric Science*. 1, 1–7 (doi:10.1038/s41612-017-0007-3).

Информация об авторе

Онипченко Владимир Герtruдович – зав. кафедрой экологии и географии растений биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, профессор, докт. биол. наук, vonipchenko@mail.ru

Information about the author

Onipchenko Vladimir Gertrudovich – Head of the Department of Ecology and Plant Geography, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Professor, PhD. biol. sciences, vonipchenko@mail.ru

Статья поступила в редакцию 16.06.2021; одобрена после рецензирования 12.07.2021; принята к публикации 29.10.2021

The article was submitted 16.06.2021; approved after reviewing 12.07.2021; accepted for publication 29.10.2021

Biological series
Volume 126. Part 5
2021

C O N T E N T S

<i>Kryukova N.V., Pereverzev A.A.</i> Incidental Observations of the Brown Bear (<i>Ursus arctos</i> Linnaeus, 1758) and the Red Fox (<i>Vulpes vulpes</i> (Linnaeus, 1758)) on the Coast of the Chukotka Peninsula	3
<i>Maximov S.A., Marushchak V.N., Dorofeeva L.M.</i> On the Causes of Outbreaks of Allied Ermine Moth <i>Yponomeuta cagnagella</i> (Hübner, 1813) (Lepidoptera, Yponomeutidae)	13
<i>Bogoutdinov D.Z., Girsova N.V., Kastalyeva T.B.</i> Phytoplasma Identification in <i>Opuntia monacantha</i> var. <i>variegata</i> from a Private Collection of Russia	23
<i>Tolpysheva T.Yu.</i> Population Structure of the Genus <i>Usnea</i> in the Moscow Region	31
<i>Leonov M.V.</i> Digital Calendar of Memorable Dates of Moscow Society of Naturalists: Year 2021, Botanists	41
<i>Losses of science</i>	
<i>Onipchenko V.G.</i> In memory of Phil Grime (J.P. Grime, 1935–2021)	48

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

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

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

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

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

Контактный телефон: (495)629-48-73 (Свиридов).

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

Правила оформления рукописи

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

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

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

Боброев Е.Г. Лесобразующие хвойные СССР. Л., 1978. 189 с.

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

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

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

Толмачев А.И. Материалы для флоры европейских арктических островов // Журнал Русского ботанического общества. 1931. Т. 16. Вып. 5–6. С. 459–472.

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

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

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

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

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

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

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