

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 124, вып. 4 2019 Июль – Август
Выходит 6 раз в год

BULLETIN
OF MOSCOW SOCIETY
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 124, part 4 2019 July – August
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С О Д Е Р Ж А Н И Е

<i>Авилова К.В., Кияткина Н.П.</i> Биоэкономические аспекты использования экосистемных услуг в городе на примере роли соловья обыкновенного (<i>Luscinia luscinia</i>)	3
<i>Снитъко В.П., Снитъко Л.В.</i> Рукокрылые природного парка «Мурадымовское ущелье» (Республика Башкортостан)	10
<i>Свиридов А.В.</i> Quo vadis, адмирале?	15
<i>Столяров А.П.</i> Видовое разнообразие и трофическая структура литоральных сообществ макробентоса эстуария реки Черная (Кандалакшский залив, Белое море)	19
<i>Антонова Л.Д., Ткаченко О.Б.</i> Два редких вида грибов, <i>Hericium coralloides</i> и <i>Polyporus umbellatus</i> , на территории Главного ботанического сада РАН	29
<i>Гмошинский В.И., Мишулин А.А., Матвеев А.В.</i> Первая находка <i>Didymium projectile</i> (Mухомуcетес) в России	34
<i>Попова К.Б., Лысенков С.Н., Талызина И.А., Целлариус Ф.А.</i> Внутривидовая изменчивость удельной листовой поверхности и жизненных стратегий <i>Silene latifolia</i> Poir. (Caryophyllaceae)	37
<i>Пчёлкин А.В.</i> Использование стабилизированных лишайников в учебном процессе	48
<i>Широкова Н.Г.</i> Исследование степени редукции мужской генеративной сферы в цветках <i>Spiraea salicifolia</i> L. (Rosaceae) в связи со степенью влажности почвы в местах ее произрастания	55
<i>К истории науки</i>	
<i>Голуб В.Б., Шитиков В.К.</i> Леонтий Григорьевич Раменский: методика разработки экологических шкал	61

УДК 504.54.06:711+598.842.9

БИОЭКОНОМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЭКОСИСТЕМНЫХ УСЛУГ В ГОРОДЕ НА ПРИМЕРЕ РОЛИ СОЛОВЬЯ ОБЫКНОВЕННОГО (*LUSCINIA LUSCINIA*)

К.В. Авилова¹, Н.П. Кияткина²

С 1 мая по 6 июня 2016 г. проведен учет и описаны по 8 параметрам местообитания 122 соловьев (*Luscinia luscinia*) на 11 природных территориях Москвы площадью 2634 га. Данные сравнили с результатами прошлых лет. На территориях, где благоустройство не проводилось, численность соловьев осталась прежней или выросла, на благоустроенных – снизилась или они полностью исчезли. Потенциальное снижение заболеваемости оценивали по методике использования голосов певчих птиц для реабилитации горожан. Экономия бюджетных средств за счет обогащения акустической среды составляет от 1 034 640 до 7 240 615 руб. в год, что соответствует затратам на лечение 144–1006 больных. Оценены затраты на создание и содержание разных видов газонов и некоторые другие виды благоустройства. Отказ от дорогостоящих видов газонов в пользу более дешевых и близких к природному облику только на двух рассмотренных территориях позволит высвободить средства на лечение в течение года 1695–1877 горожан. По результатам опроса 3314 жителей Москвы старше 18 лет установлено, что 21,9–49,1% из них предпочитают для прогулок природный ландшафт и только 16,3% – декоративный. Снижение расходов на благоустройство природных территорий, уменьшающее их экологическую эффективность за счет разрушения среды обитания певчих птиц, повысит качество экосистемных услуг и высвободит средства на восстановление этих территорий.

Ключевые слова: соловей, *Luscinia luscinia*, экосистемные услуги, благоустройство.

В ходе нарастания экологических проблем появился термин «зеленая экономика» (UNEP, 2009). По определению ЮНЕП она должна быть направлена на повышение благосостояния людей и обеспечение социальной справедливости, существенно снижая при этом риски для окружающей среды. Ее основу составляет включение природной среды в систему социально-экономических отношений (Глазко, Иваницкая, 2012). Явный пробел развития «зеленой экономики» – недостаточное внимание к результатам оценки экосистемных услуг, т.е. многочисленных благ, которые люди бесплатно получают из окружающей среды в ходе функционирования экосистем, в том числе в городе (De Valck et al., 2019).

В национальной стратегии сохранения биоразнообразия России (Алимов и др., 2001) услуги разделяются на средообразующие, производственные, информационные и духовно-эстетические. Последние определяют влияние живой природы

на формирование благоприятного облика окружающей среды. Они особенно необходимы в крупных городах-мегаполисах, где люди подвергаются влиянию многих агрессивных факторов. Большую роль в создании атмосферы близости к природе в городе играют певчие птицы.

Прослушивание пения птиц благотворно отражается на состоянии здоровья. Экологизация акустической среды путем обогащения ее голосами птиц и других животных снимает психологические стрессы и депрессию, нормализует артериальное давление и пульс, уменьшает количество взрывных реакций у возбудимых людей (Ильичев, Силаева, 2004). На основании исследования, выполненного в Центральной клинической больнице РАН с 1999 по 2002 г. более чем на 1400 пациентах, разработана методика проведения сеансов психологической реабилитации жителей крупных городов (Силаева, Ильичев, 2004).

¹Авилова Ксения Всеволодовна – вед. науч. сотр. кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, доцент, канд. биол. наук (wildlife@inbox.ru); ²Кияткина Надежда Петровна – член Союза охраны птиц России (kunape@gmail.com).

Объектом нашего исследования был выбран многочисленный в городе вид певчих птиц – восточный соловей (*Luscinia luscinia*), который, обладая красивой и звучной песней, является донором экосистемных услуг. Он также удобный индикатор состояния среды обитания большинства природных территорий Москвы (Корбут, 2015).

Задачи работы: оценить динамику численности соловьев на природных территориях Москвы и влияющие на нее факторы, в частности, связанные с благоустройством; оценить выгоды от экосистемных услуг по обогащению городской акустической среды; предложить пути оздоровления обстановки, учитывая потребности в экосистемных услугах, оказываемых певчими птицами.

Материалы и методы

С 1 мая по 6 июня 2016 г. в утренние часы мы провели учеты и картирование поющих соловьев на 11 природных территориях Москвы общей площадью 2634 га, описали местообитания индивидуальных участков 122 соловьев в радиусе 30–40 м, выделив 12 параметров, влияющих на пригодность этих участков для птиц. Данные сравнили с результатами прошлых лет, полученными из итогов городской программы «Соловьиные вечера» (Кияткина и др., 2017). Проанализированы данные двух контрактов на проведение благоустройства и правила создания и содержания (Правила..., 2018) разных видов газонов и стоимость некоторых других приемов благоустройства. Заболеваемость жителей Москвы оценивали по данным Минздрава (Заболеваемость..., 2016), потенциальное снижение заболеваемости – по результатам применения методики использования природных звуков для реабилитации горожан (Силаева, Ильичев, 2004). С 12 по 25 апреля 2017 г. при содействии исследовательской компании ОМІ (Online Market Intelligence) методом онлайн-анкетирования был проведен опрос 3314 жителей Москвы старше 18 лет. Он содержал 8 вопросов об отношении к певчим птицам, элементам благоустройства и готовности лично участвовать в восстановлении среды обитания. Структура выборки соответствовала структуре городского интернет-населения.

Результаты и обсуждение

Древесная растительность в местах обитания соловьев представлена только лиственными (береза, клен, липа), часто влаголюбивыми (ива, ольха), породами деревьев. Подрост тех же видов и/или подлесок из кустарников существовал на 84% участков. На 56% местообитаний присутствовал

прошлогодний лиственный опад, на 80% участков травяной покров не скашивали. Только на четырех (3%) участках обыкновенный газон сочетался с отсутствием подстилки. На участках соловьев отмечено 32 вида травянистых растений, чаще всего крапива *Urtica dioica* (68%) и сныть *Aegopodium podagraria* (31%). Рудеральное и лесное высоко-травье в этом случае служило защитой мест гнездования (Прокофьева, 2008).

Соловьи тяготеют к прибрежным и увлажненным местообитаниям: 66% участков находились не далее чем в 50 м от воды, а 84% – не далее чем в 200 м.

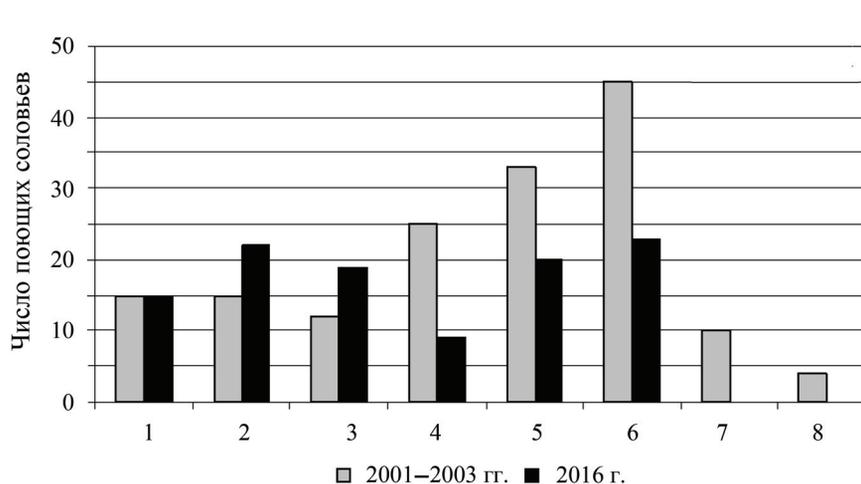
При сохранении описанных параметров местообитаний соловьи занимают участки на расстоянии 50–300 м от различных построек, жилых и административных зданий: 20% – не далее 50 м, 32% – не далее 200 м.

Многие участки были расположены у автомобильных дорог: 32% – на расстоянии до 200 м, 15% – примерно на одинаковом расстоянии от двух автодорог.

Поющую птицу почти не беспокоит человек: 52% самцов подпускали людей на 2 м, 47% при появлении человека замолкали, но вскоре начинали петь. Остальные подпускали на расстояние до 10 м, и только три птицы замолчали в 40–50 м.

С 2006 г. в Москве развернулось масштабное благоустройство природных территорий, многие из которых были преобразованы в парки. Это заключалось в удалении подлеска и подроста, замене грунта на привозной, растительности – на обыкновенные или рулонные газоны, а также реконструкции дорожно-тропиночной сети, установке фонарей, торговых павильонов и т.п. (Самойлов, 2012). Эти работы расширились после 2011 г. в связи с принятием Программы г. Москвы «Развитие индустрии отдыха и туризма в 2012–2018 годы» (Авилова, 2012; Постановление..., 2016), на которую только из бюджета города планировалось выделить более 280 млрд руб.

Мы оценили влияние благоустройства на население соловьев. Данные сравнили с усредненными за год результатами 2001–2003 гг. (рисунок). На трех территориях, где благоустройство не проводилось, численность соловьев осталась прежней или выросла. На благоустроенных территориях численность снизилась, а в Лефортове и в долине Яузы (Северное Медведково) соловьи полностью исчезли. В последнем случае были вырублены подрост и кустарники, был высеян обыкновенный или партерный газон, многократно скошенный в течение лета, проложены прогулочные дорожки, удален лиственный



Динамика численности соловья на природных территориях Москвы в 2001–2003 и 2016 гг.: 1 – Кузьминки, 2 – Измайлово, 3 – Воробьевы горы, 3 – Нескучный сад, 5 – Коломенское, 6 – Царицыно, 7 – Яуза, 8 – Лефортово

опад. С 2001–2003 до 2016 г. общая численность поющих самцов на обследованных территориях снизилась на 30% – со 155 до 108 птиц.

Затраты на некоторые мероприятия рассмотрены на примере двух видов работ – создание обыкновенных и партерных газонов и уход за ними (Нормативно-производственный регламент содержания объектов озеленения I категории г. Москвы от 4.06.2013 N 05-14-172/3; таблица). Затраты на работы по созданию партерных и обыкновенных газонов (разработка и перевозка грунта, подготовка почвы, посев семян) составили 614 руб. за 1 м² или 6 140 000 руб. за 1 га. Гарантийный срок всех этих работ только 12 месяцев. Через год возможны повторные расходы в том же объеме.

Уход за обыкновенным и партерным газонами подразумевает скашивание 16–20 раз за сезон. Исходя из сумм контрактов, размещенных на сайте Госзакупок, расходы на кошение 1 м² газона составляют 21 рубль или 210 000 руб за 1 га. Стрижка газонов совпадает с сезоном гнездования птиц, создает для них фактор беспокойства, приводит к гибели гнезд и птенцов, а также беспозвоночных животных, составляющих кормовую базу птиц и их потомства.

Альтернативу повсеместно внедряемым в городе обыкновенным газонам из 3–4 видов злаков составляют луговой и разнотравный газоны, созданные на основе естественного травяного покрова (Правила..., 2018). По технологической карте Регламента для зеленых насаждений I категории луговой газон требуется косить два раза за сезон, а разнотравный – один раз, площадь выкашивания последнего не должна занимать больше 30–50% поверхности (Волкова, Соболев, 2015). Они прак-

тически не требуют расходов на создание, не нуждаются в поливе, уборке листьев, обработке гербицидами и т.п.

Благоустройство не ограничивается созданием газонов. Широко практикуют устройство дорожек из тротуарной плитки или щебня (от 1900 до 3000 руб./м²) с бордюрами (650 руб./м), укладку рулонного газона (230 руб./м²), вырубку кустарника (15 руб./м²), уборку и вывоз листьев (от 800 руб./сотка). Результаты этих работ находятся в прямом противоречии с потребностями певчих птиц и биоты в целом. Их можно квалифицировать как «экологически вредные субсидии, т.е. результат государственного действия или бездействия, которые дают преимущество потребителям или производителям и позволяют увеличить их доходы или уменьшить издержки, но при этом препятствуют здоровым методам управления окружающей средой. Они могут привести к ущербу для биоразнообразия и к повреждению экосистем» (ТЕЕВ – The Economics..., 2010). В 1960-е годы выявлена связь уровня урбанизации с психическим здоровьем. В 2004–2008 гг. на 17,9% возросла распространенность психических заболеваний среди подростков в Москве. Рост, возможно, активизирован быстро идущим процессом урбанизации Москвы (Яблоков, 2012). Среди взрослого населения Москвы растет распространенность болезней системы кровообращения. В 2015 г. в Москве на 100 000 человек по данным Минздрава (Заболеваемость..., 2016) выявлено 536,6 человек с гипертонической болезнью и 444,6 – с ишемической болезнью сердца. Повышенное артериальное давление ежегодно требует финансирования

Стоимость услуг по содержанию разных типов газонов на примере двух госконтрактов*

Территория	Площадь работ, м ²	Текущие расходы (при кошении 16–20 раз за сезон), руб.	Возможные затраты при содержании лугового газона при кошении 2 раза за сезон, руб.	Возможные затраты при содержании лугового высокотравного (разнотравного) газона при кошении 1/3 покрова 1 раз в сезон, руб.
Ландшафтный заказник «Долина реки Сетунь», 2016 г.	20 209	424 389	47 154	7859
Территория ВВЦ, 2017 г.	621 179	13 300 000	1 477 778	246 296
Итого	641 388	13 724 389	1 524 932	254 155
Возможная экономия, руб.	–	0	12 199 457	13 510 234

*Сайт госзакупок, <http://zakupki.gov.ru/epz/order/notice/ea44/view/documents.html?regNumber=0173200001415000849> и <http://zakupki.gov.ru/223/purchase/public/purchase/info/common-info.html?lotId=6612374&purchaseId=4901311&purchaseMethodType=IS>.

медицинских услуг, приобретения медикаментов и оплаты больничных листов за пропущенные дни работы. При этом исследования на базе ЦКБ РАН показали, что если бы у москвичей был ежедневный 25–45-минутный доступ к прогулкам в местах, где поют птицы, число людей, страдающих гипертонией и расходы на их содержание, сократились бы на 26% (Москалионов, 2008).

Номинальные затраты на содержание в больнице одного пациента с сердечно-сосудистым заболеванием в текущих ценах 2009 г. без поправки на инфляцию составляют 7196 руб. в год (Сайгитов, Чулок, 2015). По данным разных исследователей, гипертонический криз, требующий немедленной госпитализации, случается у 1–7% больных, страдающих от повышенного артериального давления (Лукиянов, Голиков, 2010; Nakamura et al., 2015). Таким образом, в зоне риска госпитализации с гипертоническим кризом в 2015 г. находились от 553 до 3870 из 55 281 москвичей, которым был поставлен диагноз гипертония. Затраты на их лечение могли составить от 3 979 388 до 27 848 520 руб. в год; 26% экономии средств за счет оздоровительных прогулок составили бы 1 034 641–7 240 615 руб. в год. Этой суммы хватило бы на лечение в стационаре 144–1006 больных. Одновременно снизились бы расходы на общую терапию и лекарства. Это минимальная экономия, общее число больных значительно больше.

Отказ от обычных газонов в пользу луговых или разнотравных на двух рассмотренных территориях позволил бы сэкономить

12,1–13,5 млн руб., что соответствует объему средств, необходимых для лечения в стационаре в течение года 1695–1877 гипертоников.

Сокращение других видов благоустройства создало бы экономию, исчисляемую в миллиардах рублей, и способствовало бы поддержанию более благоприятной для оздоровления среды обитания.

Не реже 2–3 раз в месяц 80% опрошенных нами москвичей посещают природные территории. Не менее чем для 49,1% из них важна роль этих территорий как природного оазиса, а не только как общественного пространства; 21,9% респондентов ответили, что приходят послушать пение птиц; 46,4% предпочитают природный ландшафт и только 16,3% – декоративный. Ради улучшения условий обитания певчих птиц почти 80% респондентов готовы отказаться от наиболее распространенных методов «благоустройства». Лично принимать участие в восстановлении мест обитания готовы 40,9% респондентов.

В соответствии с рекомендациями по экономической оценке экосистемных услуг (Бобылев, Захаров, 2010) выделяются четыре этапа оценки:

- 1) идентификация – обогащение акустической среды за счет певчих птиц в тесной связи с условиями обитания;
- 2) ценность и выгоды – снижение расходов на госпитализацию и лечение;
- 3) получатель выгод – не менее 49% жителей старше 18 лет;
- 4) механизм платежей – уменьшение непропорциональных расходов на благоустройство природ-

ных территорий, вклад волонтеров в восстановление местообитаний.

Проведена рамочная оценка одной из самых эстетически привлекательных и доступных для исследования экосистемных услуг, связанная с присутствием в городских экосистемах певчих птиц, в первую очередь соловьев. Показано, что на территориях, где благоустройство не проводилось, численность соловьев сохранилась или выросла, а на благоустроенных – снизилась или соловьи исчезли. Отказ от дорогостоящих видов

благоустройства в пользу более дешевых и близких к сохранению природного облика территории повысит качество экосистемных услуг, приведет к потенциальному снижению заболеваемости и высвободит средства на восстановление здоровья горожан. Услуги каждого компонента живой природы неразрывно связаны с положительной ролью всего природного комплекса города. Это необходимо учитывать при формировании расходов городского бюджета на коммунальное хозяйство и благоустройство.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Авилова К.В.* О государственной программе Москвы «Развитие индустрии туризма и отдыха» и проекте Программы охраны окружающей среды до 2016 года // Нерешенные экологические проблемы Москвы и Подмосковья. М., 2012. С. 176–178 [*Avilova K.V.* O gosudarstvennoj programme Moskvy «Razvitie industrii turizma i otdykha» i proekte Programmy okhrany okruzhayushchej sredy do 2016 goda // Nereshennyye ekologicheskie problemy Moskvy i Podmoskov'ya. M., 2012. S. 176–178].
- Алимов А.Ф., Алтухов Ю.П., Амирханов А.М. и др.* Национальная стратегия сохранения биоразнообразия России. Принята на Форуме по сохранению живой природы России (Москва, июнь 2001 г.). М., 2001. 75 с. [*Alimov A.F., Altukhov Yu.P., Amirkhanov A.M. i dr.* Natsional'naya strategiya sokhraneniya bioraznoobraziya Rossii. Prinyata na Forume po sokhraneniyu zhivoy prirody Rossii (Moskva, iyun' 2001 g.). M., 2001. 75 s.].
- Бобылев С.Н., Захаров В.М.* Экосистемные услуги и механизмы их компенсации: потенциал России // Экономика экосистем и биоразнообразия: потенциал и перспективы стран Северной Евразии. Мат-лы совещ. «Проект ТЕЕВ: Экономика экосистем и биоразнообразия: перспективы участия России и других стран СНГ». Москва, 24 февраля 2010 г. / Под ред. Д.С. Павлова, Е.Н. Букваревой. М., 2010. С. 27–32 [*Bobylev S.N., Zakharov V.M.* Ekosistemnyye uslugi i mekhanizmy ikh kompensatsii: potentsial Rossii // Ekonomika ekosistem i bioraznoobraziya: potentsial i perspektivy stran Severnoj Evrazii. Mat-ly soveshch. «Proekt TEEV: Ekonomika ekosistem i bioraznoobraziya: perspektivy uchastiya Rossii i drugikh stran NNG». Moskva, 24 fevralya 2010 g. / Pod red. D.S. Pavlova, E.N. Bukvarevoj. M., 2010. S. 27–32].
- Волкова Л.Б., Соболев Н.А.* Разнотравный газон в современной концепции озеленения городов (на примере Москвы) // Вестн. Московского государственного университета леса (Лесной вестник). Научно-информационный журнал. 2015. Т. 19. № 5. С. 145–152 [*Volkova L.B., Sobolev N.A.* Raznotravnyj gazon v sovremennoj kontseptsii ozeleneniya gorodov (na primere Moskvy) // Vestn. Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoj vestnik. Nauchno-informatsionnyj zhurnal. 2015. T.19. № 5. S. 145–152].
- Глазко В.И., Ивануцкая Л.В.* Биоэкономика и глобализация – основы развития XXI века // Вестник Российской академии естественных наук. 2012. № 4. С. 18–30 [*Glazko V.I., Ivanitskaya L.V.* Bioekonomika i globalizatsiya – osnovy razvitiya XXI veka // Vestnik Rossijskoj akademii estestvennykh nauk. 2012. № 4. S. 18–30].
- Заболеваемость взрослого населения России в 2015 году // Статистические материалы. Ч. III. Министерство здравоохранения Российской Федерации. М., 2016. 158 с. [*Zabolevaemost' vzroslogo naseleniya Rossii v 2015 godu // Statisticheskie materialy. Ch. III. Ministerstvo zdavoookhraneniya Rossijskoj Federatsii. M., 2016. 158 s.*].
- Закупка № 0173200001415000849 [Электронный ресурс] // Единая информационная система в сфере закупок [сайт]. – URL: <http://zakupki.gov.ru/epz/order/notice/ea44/view/documents.html?regNumber=017320001415000849> (дата обращения 13.01.2019) [Закупка № 0173200001415000849 [Elektronnyj resurs] // Edinaya informatsionnaya sistema v sfere zakupok [sajt]. – URL: <http://zakupki.gov.ru/epz/order/notice/ea44/view/documents.html?regNumber=017320001415000849> (data obrashcheniya 13.01.2019)].
- Закупка № 31704762488 [Электронный ресурс] // Единая информационная система в сфере закупок [сайт]. – URL: http://zakupki.gov.ru/223/purchase/public/purchase/info/common_info.html?lotId=6612374&purchaseId=4901311&purchaseMethodType=IS (дата обращения 13.01.2019) [Закупка №31704762488 [Elektronnyj resurs] // Edinaya informatsionnaya sistema v sfere zakupok [sajt]. – URL: http://zakupki.gov.ru/223/purchase/public/purchase/info/common_info.html?lotId=6612374&purchaseId=4901311&purchaseMethodType=IS (data obrashcheniya 13.01.2019)].
- Ильичев В.Д., Силаева О.Л.* Реабилитирующие звуковые среды // Наука в России. 2004. № 4. С. 55–59 [*Il'ichyev V.D., Silaeva O.L.* Reabilitiruyushchie zvukovye sredy // Nauka v Rossii. 2004. № 4. S. 55–59].
- Кияткина Н.П., Самохвалова Н.В., Авилова К.В., Антипов В.А., Ивануцкий В.В., Лыков Е.Л., Марова И.М.* Распределение и тренды численности обыкновенного соловья (*Luscinia luscinia*) в урбанизированной по-

- пуляции города Москвы // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. Мат-лы Всероссийской конференции. Звенигородская биостанция Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова 17–21 марта 2017 г. / Под ред. Е.С. Преображенской, К.В. Авиловой, Т.Б. Голубевой и др. М., 2017. С. 302–309 [Kiyatkina N.P., Samokhvalova N.V., Avilova K.V., Antipov V.A., Ivanitskij V.V., Lykov E.L., Marova I.M. Raspreделение i trendy chislenosti obyknovennogo solov'ya (*Luscinia luscinia*) v urbanizirovannoy populyatsii goroda Moskvy // Dinamika chislenosti ptits v nazemnykh landshaftakh. Mat-ly Vserossijskoj konferentsii. Zvenigorodskaya biostantsiya Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta imeni M.V. Lomonosova 17–21 marta 2017 g. / Pod red. E.S. Preobrazhenskoy, K.V. Avilovoy, T.B. Golubevoj i dr. M., 2017. S. 302–309].
- Корбут В.В. Птицы в природном комплексе мегалополиса Москва // Международный научный журнал «Символ науки». 2015. № 6. С. 29–34 [Korbut V.V. Ptitsy v prirodnom komplekse megalopolisa Moskva // Mezhdunarodnyj nauchnyj zhurnal «Simvol nauki». 2015. № 6. S. 29–34].
- Лукьянов М.М., Голиков А.П. Гипертонические кризы: основные положения диагностики, лечения и профилактики // Consilium-medicum. Актуальные вопросы болезней сердца и сосудов. 2010. № 3. С. 37–40 [Luk'yanov M.M., Golikov A.P. Gipertonicheskie krizy: osnovnye polozheniya diagnostiki, lecheniya i profilaktiki // Consilium-medicum. Aktual'nye voprosy boleznej serdtsa i sosudov. 2010. № 3. S. 37–40].
- Москалионов П.П. Эколого-физиологическая оценка влияния акустических сигналов на адаптацию человека. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 20 с. [Moskalionov P.P. Ekologo-fiziologicheskaya otsenka vliyaniya akusticheskikh signalov na adaptatsiyu cheloveka. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. M., 2008. 20 s.].
- Постановление Правительства Москвы от 07.10.2011 N 476-ПП (ред. от 10.10.2016). Об утверждении Государственной программы города Москвы «Развитие индустрии отдыха и туризма на 2012–2018 годы» [Электронный ресурс] // MosOpen [сайт] – URL: http://mosopen.ru/document/476_pp_2011-10-07 (дата обращения 28.12.2018) [Postanovlenie Pravitel'stva Moskvy ot 07.10.2011 N 476-PP (red. ot 10.10.2016). Ob utverzhdenii Gosudarstvennoy programmy goroda Moskvy «Razvitie industrii otdykha i turizma na 2012–2018 gody» [Elektronnyj resurs] // MosOpen [sajt] – URL: http://mosopen.ru/document/476_pp_2011-10-07 (data obrashcheniya 28.12.2018)].
- Правила создания, содержания и охраны зеленых насаждений города Москвы, № 743-ПП от 10.09.2002 (ред. от 24.07.2018 № 756-ПП). [Электронный ресурс] // Электронный фонд правовой и нормативно-технической документации [сайт]. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/3638729> (дата обращения 28.12.2018) [Pravila sozdaniya, sodержaniya i okhrany zelenykh nasazhdenij goroda Moskvy, № 743-PP ot 10.09.2002 v red. ot 24.07.2018 № 756-PP). [Elektronnyj resurs] // Elektronnyj fond pravovoj i normativno-tehnicheskoy dokumentatsii [sajt]. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/3638729> (data obrashcheniya 28.12.2018)].
- Прокофьева И.В. Сведения о гнездовой биологии соловья *Luscinia luscinia* в Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. 2008. Т. 17. Экспресс-выпуск 441. С. 1415–1416 [Prokof'eva I.V. Svedeniya o gnezdovoy biologii solov'ya *Luscinia luscinia* v Leningradskoj oblasti // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2008. T. 17. Ekspress-vypusk 441. S. 1415–1416].
- Сайгилов Р.Т., Чулок А.А. Сердечно-сосудистые заболевания в контексте социально-экономических приоритетов долгосрочного развития России // Вестник РАМН. 2015. № 70 (3). С. 286–299 [Sajgitov R.T., Chulok A.A. Serdechno-sosudistye zabolevaniya v kontekste social'no-ekonomicheskikh prioritetrov dolgosrochnogo razvitiya Rossii // Vestnik RAMN. 2015. № 70 (3). S. 286–299].
- Самойлов Б.Л. Дальнейшая урбанизация природных ландшафтов столичного региона – главный фактор обострения экологических проблем Москвы // Нерешенные экологические проблемы Москвы и Подмосковья. М., 2012. С. 126–136 [Samojlov B.L. Dal'nejshaya urbanizatsiya prirodnykh landshaftov stolichnogo regiona – glavnyj faktor obostreniya ekologicheskikh problem Moskvy // Nereshennye ekologicheskie problemy Moskvy i Podmoskov'ya. M., 2012. S. 126–136].
- Силаева О.Л., Ильичев В.Д. Методика использования природных звуков для реабилитации горожан // Первая международная научная конференция «Новые технологии в медицине». СПб., 2004. С. 48–49 [Silaeva O.L., Il'ichev V.D. Metodika ispol'zovaniya prirodnykh zvukov dlya reabilitatsii gorozhan // Pervaya mezhdunarodnaya nauchnaya konferentsiya «Novye tekhnologii v meditsine». SPb., 2004. S. 48–49].
- Сколько в Москве соловьев? [Электронный ресурс] // BioDat [сайт]. – URL: <http://biodat.ru/db/birds/sl.htm> (обращение 28.12.2018) [Skol'ko v Moskve solov'ev? [Elektronnyj resurs] // BioDat [sajt]. – URL: <http://biodat.ru/db/birds/sl.htm> (obrashchenie 28.12.2018)].
- Яблоков А.В. Здоровье жителей и экологическая обстановка московского мегаполиса // Астраханский вестник экологического образования. 2012. № 3 (21). С. 64–77. [Yablokov A.V. Zdorov'e zhitelej i ekologicheskaya obstanovka moskovskogo megapolisa // Astrakhan'skij vestnik ekologicheskogo obrazovaniya. 2012. № 3 (21). S. 64–77].
- De Valck J., Beames A., Liekens I., Bettens M., Seuntjens P., Broeckx S. Valuing urban ecosystem services in sustainable brownfield redevelopment // Ecosystem Services. 2019. Vol. 35. P. 139–149.
- Nakamura K., Miura K., Nakagawa H., Okamura T., Okuda N., Nishimura K., Yasumura S., Sakata K., Hidaka H., Okayama A. Treated and untreated hypertension, hospitalization, and medical expenditure: an epidemiological study in 314622 beneficiaries of the medical insurance system in Japan // J. hypertension. 2013. Vol. 31. N 5. P. 1032–1042.
- TEEB – The Economics of Ecosystems and Biodiversity for National and International Policy Makers – Summary: Responding to the Value of Nature 2009. М., 2010. 67 с.
- UNEP. Global Green New Deal: Policy Brief [Электронный ресурс]. 2009. URL: http://www.unep.org/pdf/A_Global_Green_New_Deal_Policy_Brief.pdf. (дата обращения 21.12.2018) [data obrashcheniya 21.12.2018)].

**BIOECONOMIC ASPECTS OF THE CITY'S ECOSYSTEM SERVICES
ON THE EXAMPLE OF THE ROLE OF THE NIGHTINGALE
(*LUSCINIA LUSCINIA*)**

K.V. Avilova¹, N.P. Kiyatkina²

From May 1 to June 6, 2016, 122 nightingales (*Luscinia luscinia*) were recorded and their habitats are described according to 8 parameters in 11 natural territories of Moscow covering 2,634 hectares. Data are compared with the results of previous years. In areas where improvements were not carried out, the number of nightingales remained the same or increased, in the well-maintained ones it decreased or they disappeared. The potential reduction in sickness rate was assessed by the method of using the voices of songbirds for the rehabilitation of citizens. Budget savings due to the enrichment of the acoustic environment range varied from 1,034,640 to 7,240,615 rubles per year, which corresponds to the cost of treating 144–1006 patients. The costs for the creation and maintenance of different types of lawns and some other types of improvement are estimated. The rejection of expensive types in favor of cheaper and closer to natural appearance only in the two areas examined will free up funds for treatment during the year of 1695–1877 citizens. According to a poll of 3,314 Moscow residents over 18, they found out that 21.9–49.1% prefer the natural landscape for walks and only 16.3% prefer the decorative landscape. Reducing the cost of landscaping of natural areas, decreasing their ecological efficiency due to the destruction of the habitat of songbirds, will improve the quality of ecosystem services and free up funds for their restoration.

Key words: nightingale, *Luscinia luscinia*, ecosystem services, landscaping.

¹ Avilova Kseniya Vsevolodovna, Moscow State University, Faculty of Biology (wildlife@inbox.ru); ² Kiyatkina Nadezhda Petrovna, Russian Bird Conservation Union (kunape@gmail.com).

УДК 599.426+574.9

РУКОКРЫЛЫЕ ПРИРОДНОГО ПАРКА «МУРАДЫМОВСКОЕ УЩЕЛЬЕ» (РЕСПУБЛИКА БАШКОРТОСТАН)

В.П. Снитко¹, Л.В. Снитко²

В 2014 и 2018 гг. в природном парке «Мурадымовское ущелье» (Республика Башкортостан) проведены исследования локальной фауны рукокрылых. Уникальность природного парка состоит в наличии на его территории 46 карстовых пещер, представляющих собой места массовой зимовки летучих мышей. Получены сведения об обитании 11 видов рукокрылых, в том числе 8 видов, внесенных в региональную Красную книгу. Двухцветный кожан *Vespertilio murinus* – наиболее многочисленный вид в природном парке; рыжая вечерница *Nyctalus noctula*, бурый ушан *Plecotus auritus*, ночница Наттерера *Myotis nattereri*, ночница Брандта *M. brandtii*, ночница водяная *M. daubentonii* и прудовая *M. dasycneme* – обычные; усатая ночница *M. mystacinus*, северный кожанок *Eptesicus nilssonii* и нетопырь лесной *Pipistrellus nathusii* – немногочисленны; малая вечерница *N. leisleri* – редкий вид. Приведены описание мест проведения работ, сведения о находках летучих мышей, возрастно-половой состав, показатели относительного обилия и встречаемости. Даны рекомендации по охране рукокрылых в природном парке.

Ключевые слова: рукокрылые, фауна, природный парк «Мурадымовское ущелье», Республика Башкортостан.

Природный парк «Мурадымовское ущелье», созданный в 1998 г., находится на юге Башкортостана в Кугарчинском и Зилаирском районах. Общая площадь составляет 23 586 га, из них на земли лесного фонда приходится 22 285 га. По геоботаническому районированию (Миркин и др., 2004) территория природного парка относится к лесостепному району Зилаирского плато и расположена на Южно-Уральском пенеппене и западных предгорьях Южного Урала. Рельеф района меняется от сильно расчлененных горных хребтов и гряд высотой до 615 м над ур. моря до нагорных равнин. Территория включает скальные выходы, обнажающие рифогенные известняки, которые в широтном направлении пересекают долины рек Большой и Малый Ик, образуя отвесные обрывы высотой 100 м и более. Карстующиеся горные породы и водотоки обусловили образование сети подземных полостей. Согласно схеме карстоспелеологического районирования Урала (Лавров и др., 2010), местность, на которой расположен природный парк, относится к Уральской карстовой стране Центрально-Уральской спелеологи-

ческой провинции Зилаирско-Эмбейской спелеообласти Приикского спелеорайона. Уникальность территории природного парка заключается в наличии 46 пещер с разнообразными морфологией, гидрологией и микроклиматом, из них 17 имеют протяженность более 50 м. К наиболее крупным пещерам относятся Новомурадымовская, Большая Лабиринтовая, Старомурадымовская (Копченая), Недотрога, Цветочная, Ледовая и Голубиный грот (Лавров и др., 2010). Пещеры представляют собой основные местообитания оседлых видов рукокрылых, использующих эти убежища для массовой зимовки. В связи с тем, что ранее в природном парке исследования рукокрылых не проводили, цель работы состояла в получении сведений по их распространению и видовому составу, что необходимо для планирования и осуществления мероприятий по мониторингу и охране популяций летучих мышей.

Материал и методы

Материал для исследования получен 12–15.08.2014, 04–05.07.2018 и 28–29.07.2018 в

¹Снитко Владимир Петрович – ст. науч. сотр. биологического отдела Федерального государственного бюджетного природоохранного учреждения науки «Ильменский государственный заповедник», канд. биол. наук (snitko@ilmeny.ac.ru); ²Снитко Лариса Вячеславовна – ст. науч. сотр. биологического отдела Федерального государственного бюджетного природоохранного учреждения науки «Ильменский государственный заповедник», канд. биол. наук (snitkol@ilmeny.ac.ru).

Кугарчинском р-не Республики Башкортостан в природном парке «Мурадымовское ущелье». В ходе исследований проводили поиск убежищ, отловы рукокрылых и ночные акустические учеты. Отлавливали летучих мышей с наступлением сумерек и до рассвета паутиными сетями (12×4 м), которые устанавливали вблизи пещер, на опушках леса и в пойме р. Большой Ик. Сети крепили к телескопическим удилещам и сборным алюминиевым стойкам длиной до 7 м (Снитько, Снитько, 2012). Пойманных животных на время передержки помещали в холщовые мешочки. Осмотр, определение видовой принадлежности, морфометрические измерения и взвешивание проводили в светлое время суток, для чего использовали набор увеличительных линз, цифровой штангенциркуль, электронные весы «KERN CM 60-2» и пластиковый цилиндр с крышкой, в который рукокрылых помещали для взвешивания. Определение возраста проводили визуально по степени окостенения эпифизов костей крыла – метакарпалий и фаланг (Громов и др., 1963). После осмотра животных выпускали. В ночное время акустические сигналы рукокрылых прослушивали с помощью ультразвукового детектора «D240» («Pettersson Electronic AB»). Численность рукокрылых во время акустических учетов оценивали по числу пролетов: единичный (ед.) – 1–2 пролета; немногочисленный (нм.) – до 10 пролетов; многочисленный (мн.) – более 10 пролетов. Координаты точек отлова и высоту местности над уровнем моря определяли с помощью навигатора «Garmin GPSmap 76C».

Всего на территории природного парка в пяти точках пойманы 181 экз. летучих мышей, принадлежащих 11 видам, учтены 43 экз. Ниже приведены сведения о местах и датах проведения работ, а также данные о числе отловленных и учтенных летучих мышей.

1. Пещера Голубиный грот (52°35'08,8" с.ш., 56°52'59,7" в.д., $h = 386$ м над ур. моря), общая протяженность ходов 69 м. Вход в пещеру (18×3 м²) расположен на правом берегу р. Большой Ик в склоне горы, на 102 м выше уровня реки и в 60 м западнее от входа в Старомурадымовскую (Копченую) пещеру. 12–13.08.2014 перед входом в пещеру отловлены: рыжая вечерница (4 экз.), северный кожанок (2 экз.), двухцветный кожан (19 экз.) и бурый ушан (2 экз.).

2. Пещера Новомурадымовская (52°34'05,2" с.ш., 56°52'11,0" в.д., $h = 422$ м над ур. моря), общая протяженность около 2000 м. Пещера имеет два входа, один из которых непроходим. Основной

вход в пещеру (3×3,5 м²) располагается в борту карстовой воронки, образованной в месте слияния двух логов. Пещера имеет сифон и сильно обводнена; 13–14.08.2014 перед входом в пещеру были отловлены водяная ночница (9 экз.), прудовая ночница (13 экз.), ночница Наттерера (25 экз.), усатая ночница (8 экз.), ночница Брандта (19 экз.), бурый ушан (22 экз.), рыжая вечерница (3 экз.), двухцветный кожан (2 экз.) и северный кожанок (2 экз.).

3. Пойма р. Большой Ик (52°34'34,7" с.ш., 56°52'14,9" в.д., $h = 282$ м над ур. моря), прибрежная древесная растительность (ива белая, ильм, липа, черемуха, ольха серая); в связи с низкой активностью рукокрылых из-за резкого понижения ночной температуры воздуха до 8° С отловы животных 14–15.08.2014 результатов не дали. Отмечены акустические сигналы водяной ночницы (ед.), прудовой ночницы (ед.) и двухцветного кожана (ед.).

4. Пойма р. Большой Ик (52°34'30,8" с.ш., 56°52'7,5" в.д.), прибрежная древесная растительность. 04–05.07.2018 проведен акустический учет рукокрылых. Отмечены сигналы водяной ночницы (нм.), прудовой ночницы (нм.), ночницы Брандта (нм.), нетопыря лесного (нм.), рыжей вечерницы (ед.) и двухцветного кожана (нм.), визуально отмечен бурый ушан.

5. Пойма р. Большой Ик (52°34'32,5" с.ш., 56°52'11,2" в.д.), прибрежная древесная растительность; 28–29.07.2018 отловлены водяная ночница (2 экз.), прудовая ночница (2 экз.), малая вечерница (1 экз.), рыжая вечерница (18 экз.), нетопырь лесной (2 экз.), северный кожанок (4 экз.), двухцветный кожан (22 экз.). Отмечены акустические сигналы бурого ушана (ед.) и ночницы Брандта (ед.).

Результаты исследований

В результате исследований в природном парке «Мурадымовское ущелье» установлено обитание 11 видов рукокрылых относящихся к 6 родам: ночницы *Myotis*, ушаны *Plecotus*, нетопыри *Pipistrellus*, вечерницы *Nyctalus*, двухцветные кожаны *Vespertilio*, кожаны и кожанки *Eptesicus* семейства Гладконосые летучие мыши *Vespertilionidae*.

Водяная ночница – *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817). В Башкортостане широко распространенный оседлый вид (Снитько, Снитько, 2015). В природном парке зимует в пещерах. Охотится над водной поверхностью и в поймах рек. Убежища устраивает в постройках, дуплах деревьев вблизи рек, в скальных трещинах и пеще-

рах. Обычный вид, отловлены 11 экз. (1♀ и 6♂♂ ad, 2♀♀ и 2♂♂ sad), учтено 9 экз., относительное обилие составляет 6,1%.

Прудовая ночница – *Myotis dasycneme* (Voie, 1825). В Башкортостане широко распространенный оседлый вид (Снитько, Снитько, 2015). На территории природного парка зимует в пещерах. Охотится над водной поверхностью и в поймах рек. Убежища устраивает в постройках, дуплах деревьев, трещинах скал, пещерах. Обычный вид, отловлены 15 экз. (2♀♀ и 11♂♂ ad, 2♀♀ sad), учтены 7 экз., относительное обилие 8,3%.

Ночница Наттерера – *Myotis nattereri* (Kuhl, 1817). В Башкортостане широко распространенный в горной части оседлый вид (Снитько, Снитько, 2015). На территории природного парка зимует в пещерах. Охотится в лесу. Убежища устраивает в дуплах деревьев, трещинах скал и пещерах. Обычный вид, отловлены 25♂♂ ad, относительное обилие 13,8%.

Ночница Брандта – *Myotis brandtii* (Eversmann, 1845). В Башкортостане широко распространенный оседлый вид (Снитько, Снитько, 2015). На территории природного парка зимует в пещерах. Охотится в прибрежной зоне и в лесной части парка. Убежища устраивает в постройках, деревьях, трещинах скал, пещерах. Обычный вид, отловлены 19 экз. (2♀♀ и 8♂♂ ad, 3♀♀ и 6♂♂ sad), учтены 6 экз., относительное обилие 10,5%.

Усатая ночница – *Myotis mystacinus* (Kuhl, 1817). В Башкортостане широко распространенный оседлый вид (Снитько, Снитько, 2015). На территории природного парка зимует в пещерах. Охотится в лесу и по поймам рек. Убежища устраивает в постройках, деревьях, трещинах скал, пещерах. Немногочисленный вид, отловлены 8 экз. (3♀♀ и 5♂♂ sad), относительное обилие 4,4%.

Малая вечерница – *Nyctalus leisleri* (Kuhl, 1817). В Башкортостане редкий, обитающий на восточной границе ареала перелетный вид (Снитько, Снитько, 2015). В природном парке обитает только в период летней активности. Охотится в лесной части. Выводковые убежища устраивает в дуплах деревьев. Редкий вид, отловлена 1♀ sad, относительное обилие 0,5%.

Рыжая вечерница – *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774). В Башкортостане широко распространенный перелетный вид (Снитько, Снитько, 2015). В природном парке обитает только в период летней активности. Охотится в лесу и в поймах рек. Выводковые убежища устраивает в постройках и дуплах деревьев. Обычный вид, отловлены 25 экз. (2♀♀ и 2♂♂ ad, 11♀♀ и 10♂♂ sad), учтены 2 экз., относительное обилие 13,8%.

Немнопыр лесной – *Pipistrellus nathusii* (Keyserling et Blasius, 1839). В Башкортостане широко распространенный перелетный вид (Снитько, Снитько, 2015). В природном парке обитает только в период летней активности. Охотится в поймах рек и лесной части парка. Выводковые убежища устраивает в постройках и дуплах деревьев. Немногочисленный вид, отловлены 2 экз. (1♀ ad, 1♀ sad), учтены 8 экз., относительное обилие 1,1%.

Северный кожанок – *Eptesicus nilssonii* (Keyserling et Blasius, 1839). В Башкортостане широко распространенный оседлый вид (Снитько, Снитько, 2015). В природном парке зимует в пещерах. Охотится в лесной части и по поймам рек. Убежища в постройках, деревьях, трещинах скал, пещерах. Немногочисленный вид, отловлены 8 экз. (1♀ и 4♂♂ ad, 3♀♀ sad), относительное обилие 4,4%.

Двухцветный кожан – *Vespertilio murinus* (Linnaeus, 1758). В Башкортостане широко распространенный перелетный вид (Снитько, Снитько, 2015). В природном парке обитает только в период летней активности. Охотится в лесной части парка и по поймам рек. Выводковые убежища устраивает в постройках, трещинах скал, дуплах деревьев. Многочисленный вид, отловлены 43 экз. (2♀♀ ad, 15♀♀ и 26♂♂ sad), учтены 9 экз., относительное обилие 23,8%.

Бурый ушан – *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758). В Республике Башкортостан широко распространенный оседлый вид (Снитько, Снитько, 2015). В природном парке зимует в пещерах. Охотится в лесной части парка и по поймам рек. Убежища в постройках, деревьях, трещинах скал, пещерах. Обычный вид, отловлены 24 экз. (6♀♀ и 15♂♂ ad, 3♂♂ sad), учтены 2 экз., относительное обилие 13,3%.

Заключение

В результате проведенных исследований в природном парке «Мурадымовское ущелье» (Республика Башкортостан, Кугарчинский и Зилаирский районы) нами установлено обитание 11 видов летучих мышей: водяная ночница *Myotis daubentonii*, прудовая ночница *M. dasycneme*, ночница Наттерера *M. nattereri*, усатая ночница *M. mystacinus*, ночница Брандта *M. brandtii*, бурый ушан *Plecotus auritus*, нетопыр лесной (Натузиуса) *Pipistrellus nathusii*, малая вечерница *Nyctalus leisleri*, рыжая вечерница *N. noctula*, двухцветный кожанок *Vespertilio murinus* и северный кожанок *Eptesicus nilssonii*. На территории Республики Башкортостан все обнаруженные виды регистрировались и ранее (Снитько, Снитько, 2015).

По характеру пребывания в регионе 4 вида рукокрылых (из родов *Nyctalus*, *Pipistrellus* и *Vespertilio*) относятся к группе перелетных, встречающихся на особо охраняемых природных территориях (ООПТ) только в весенне-осенний период, а 7 видов (представители родов *Myotis*, *Eptesicus* и *Plecotus*) относятся к оседлым, обитающим в период активности и зимующим на территории природного парка. Среди отловленных животных отмечено значительное преобладание оседлых видов (60,8%) над перелетными (39,2%). У перелетных видов доля взрослых особей составляла 9,9% (28,6% самцы, 71,40% самки), сеголетков – 90,1%. У оседлых видов доля взрослых особей составляла 73,6% (62,7% самцы, 11,0% самки), сеголетков – 26,4%. Преобладание сеголетков над взрослыми у перелетных видов и взрослых самцов над самками у оседлых видов – следствие сезонного пространственного разделения половых групп (Стрелков, 1997а; 1997б; 1999; Снитько, 2007). Весной на территорию природного парка для размножения прилетают в основном репродуктивные самки перелетных видов, самцы которых остаются в местах зимовки. У оседлых видов после выхода с зимовки самки покидают пещеры и откочевывают для выведения потомства на сопредельные территории, а возвращаются с сеголетками к местам зимовки в конце лета – начале осени, взрослые самцы зимовочных мест не покидают и в период активности. Преобладание взрослых самцов оседлых видов над самками свидетельствует о том, что на территории парка в пещерах расположены места массовой зимовки рукокрылых.

По данным отловов и акустических учетов, на территории природного парка *V. murinus* – наиболее многочисленный вид; *N. noctula*, *Pl. auritus*, *M. nattereri*, *M. brandtii*, *M. daubentonii* и *M. dasycneme* – обычны; *M. mystacinus*, *E. nilssonii* и *P. nathusii* – немногочисленны; *N. leisleri* – редкий вид. Восемь видов рукокрылых (*M. daubentonii*, *M. dasycneme*, *M. mystacinus*, *M. nattereri*, *P. nathusii*, *N. leisleri*, *Pl. auritus* и *E. nilssonii*), обнаруженных на исследуемой территории, внесены в Красную книгу Республики Башкортостан (2014).

В целях сохранения рукокрылых, зимующих на территории Природного парка, следует не допускать использования в пещерах зимой для освещения факелов и костров. Резкие изменения температурно-влажностного режима могут стать причиной массовой гибели летучих мышей. Для сохранения популяций рукокрылых на ООПТ целесообразно принятие мер, направленных на охрану естественных мест обитания, изготовление и развешивание на опушках леса, вдоль просек и вблизи водоемов искусственных убежищ (дуплянок, щелянок), проведение мониторинговых исследований с периодичностью не реже одного раза в 3–4 года.

Работа выполнена в соответствии с соглашением о сотрудничестве между ФГБПUN «Ильменский государственный заповедник» и ГБУ «Природный парк “Мурадымовское ущелье”», а также и в рамках программы Министерства природопользования и экологии Республики Башкортостан «Обновление данных по ведению государственного кадастра редких и исчезающих видов животных Республики Башкортостан».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А., Соколов И.И., Стрелков П.П., Чапский К.К. Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1. // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР / Под общим руководством И.И. Соколова. 1963. Вып. 82. М.; Л. 640 с. [Gromov I.M., Gureev A.A., Novikov G.A., Sokolov I.I., Strelkov P.P., Chapskij K.K. Mlekovpitayushchie fauny SSSR. Ch. 1. // Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemye Zoologicheskim institutom AN SSSR / Pod obshchim rukovodstvom I.I. Sokolova. 1963. Vyp. 82. M.; L. 640 s.]
- Красная книга Республики Башкортостан. Животные. 3-е изд., дополненное и переработанное. Уфа, 2014. Т. 2. 244 с. [Krasnaya kniga Respubliki Bashkortostan. Zhivotnyye. 3-e izd., dopolnennoe i pererabotannoe. Ufa, 2014. T. 2. 244 s.]
- Лавров И.А., Гунько А.А., Цурихин Е.А., Баранов С.М., Соколов Ю.В., Бортников М.П., Головачев И.В., Самсонов В.Б. Пещеры Поволжья, Урала и Приуралья. Статистический справочник. Набережные Челны, 2010. 71с. [Lavrov I.A., Gun'ko A.A., Tsurikhin E.A., Baranov S.M., Sokolov Yu.V., Bortnikov M.P., Golovachev I.V., Samsonov V.B. Peshchery Povolzh'ya, Urala i Priural'ya. Statisticheskij spravochnik. Naberezhnye Chelny, 2010. 71s.]
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Мулдашев А.А., Ямалов С.М. Флора Башкортостана: учебн. пособие. Уфа, 2004. 148 с. [Mirkin B.M., Naumova L.G., Muldashev A.A., Yamalov S.M. Flora Bashkortostana: uchebn. posobie. Ufa, 2004. 148 s.]
- Снитько В.П. Сезонная пространственная дифференциация половых групп в популяциях оседлых видов рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) Южного Урала // Экология. 2007. Т. 38. № 5. С. 362–368 [Snit'ko V.P. Sezonnaya prostranstvennaya differentsiatsiya polovykh grupp v populyatsiyakh osedykh vidov rukokrylykh (Chiroptera, Vespertilionidae) Yuzhnogo Urala // Ekologiya. 2007. T. 38. № 5. S. 362–368].

- Снитко В.П., Снитко Л.В. Методы установки и использования паутинных сетей для отлова рукокрылых // Зоологический журнал. 2012. Т. 91. № 12. С. 1520–1526 [Snit'ko V.P., Snit'ko L.V. Metody ustanovki i ispol'zovaniya pautinnykh setej dlya otlova rukokrylykh // Zoologicheskij zhurnal. 2012. T. 91. № 12. S. 1520–1526].
- Снитко В.П., Снитко Л.В. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) Предуралья и Южного Урала (Республика Башкортостан) // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. № 12. С. 1436–1456 [Snit'ko V.P., Snit'ko L.V. Rukokrylye (Chiroptera, Vespertilionidae) Predural'ya i Yuzhnogo Urala (Respublika Bashkortostan) // Zoologicheskij zhurnal. 2015. T. 94. № 12. S. 1436–1456].
- Стрелков П.П. Область выведения потомства и ее положение в пределах ареала у перелетных видов рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) Восточной Европы и смежных территорий. Сообщ. 1 // Зоологический журнал. 1997а. Т. 76. № 9. С. 1073–1082 [Strelkov P.P. Oblast' vyvedeniya potomstva i ee polozhenie v predelakh areala u pereletnykh vidov rukokrylykh (Chiroptera, Vespertilionidae) Vostochnoj Evropy i smezhnykh territorij. Soobshch. 1 // Zoologicheskij zhurnal. 1997a. T. 76. № 9. S. 1073–1082].
- Стрелков П.П. Область выведения потомства и ее положение в пределах ареала у перелетных видов рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) Восточной Европы и смежных территорий. Сообщ. 2 // Зоологический журнал. 1997б. Т. 76. № 12. С. 1381–1390 [Strelkov P.P. Oblast' vyvedeniya potomstva i ee polozhenie v predelakh areala u pereletnykh vidov rukokrylykh (Chiroptera, Vespertilionidae) Vostochnoj Evropy i smezhnykh territorij. Soobshch. 2 // Zoologicheskij zhurnal. 1997b. T. 76. № 12. S. 1381–1390].
- Стрелков П.П. Соотношение полов в сезон вывода потомства у взрослых особей перелетных видов летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) Восточной Европы и смежных территорий // Зоологический журнал. 1999. Т. 78. № 12. С. 1441–1454 [Strelkov P.P. Sootnoshenie polov v sezon vyvoda potomstva u vzroslykh osobej pereletnykh vidov letuchikh myshej (Chiroptera, Vespertilionidae) Vostochnoj Evropy i smezhnykh territorij // Zoologicheskij zhurnal. 1999. T. 78. № 12. S. 1441–1454].

Поступила в редакцию / Received 27.02.2019

Принята к публикации / Accepted 12.05.2019

BATS OF THE NATURE PARK “MURADYMOVSKY GORGE” (REPUBLIC OF BASHKORTOSTAN)

Snit'ko V.P.¹, Snit'ko L.V.²

In studies in July–August 2014 and 2018, in the Natural Park “Muradymovsky gorge” (Republic of Bashkortostan) are captured 181 copies and included 43 specimens of bats of 11 species: *Myotis daubentonii*, *M. dasycneme*, *M. nattereri*, *M. mystacinus*, *M. brandtii*, *Plecotus auritus*, *Pipistrellus nathusii*, *Nyctalus leisleri*, *N. noctula*, *Vespertilio murinus*, *Eptesicus nilssonii*. All identified species of the wound were registered in the Republic of Bashkortostan. The description and geographical coordinates of the points and dates of work, data on the number of captured and recorded bats are given. Information on the nature protection status and nature of stay in the Republic, information on finds and habitation in the Natural Park, age and sex composition, indicators of relative abundance and occurrence are presented for each species. Eight species of bats (*M. daubentonii*, *M. dasycneme*, *M. mystacinus*, *M. nattereri*, *P. nathusii*, *N. leisleri*, *Pl. auritus* and *E. nilssonii*), found in the study area, are included in the Red book of the Republic of Bashkortostan. On the territory of the natural Park there are 46 karst caves, which are places of mass wintering of sedentary species of bats. Recommendations on protection of bats in the Natural Park are given.

Key words: bats, fauna, Natural Park “Muradymovsky Gorge”, Republic of Bashkortostan.

Acknowledgements. The work was carried out in accordance with the cooperation agreement between the Ilmen state reserve AND the Muradymov gorge Nature Park and within the program of the Ministry of nature management and ecology of the Republic of Bashkortostan “Update of data on the state cadastre of rare and endangered species of animals of the Republic of Bashkortostan”.

¹ Snit'ko Vladimir Petrovich, Candidate of Biology, senior researcher associate of biological department Il'men State Nature Reserve (snitko@ilmeny.ac.ru); ² Snit'ko Larisa Vyacheslavovna, Candidate of Biology, senior researcher associate of biological department Il'men State Nature Reserve (snitkol@ilmeny.ac.ru).

УДК 595.789

QUO VADIS, АДМИРАЛЕ?

А.В. Свиридов¹

Данные по миграции и фенологии «темного адмирала» *Vanessa atalanta*. Трофика и реиммиграция бабочек в южном направлении.

Ключевые слова: «темный адмирал» *Vanessa atalanta*, миграции, фенология, реиммиграция на юг, трофика.

Появление в массе бабочек *Vanessa atalanta* в сезон 2018 г. стало заметным явлением, отмеченным в прессе. Например, в заметке «Бабочки-адмиралы вернулись в столицу» московская газета «Мой район» от 6 сентября 2018 г. писала о том, что в этот период адмиралы вернулись в столицу и были замечены в центре. Лично нами этот вид неоднократно встречался в августе и позже во дворах возле Зоологического музея МГУ в центре Москвы и в Восточном округе возле станции метро «Преображенская площадь». Это не значит, что он не встречался в других местах города.

По наблюдениям энтомологов-энтузиастов, массовое появление вида происходило в ряде регионов Европейской России (из средней ее полосы и более северных территорий). Так, сотрудник зоологического музея А.Б. Кузьмин отметил это явление в дер. Свистуха и ее окрестностях (Дмитровский р-н Московской обл.), а также в Приозерске Ленинградской обл. и на окраинах Санкт-Петербурга (там их было меньше). Наблюдения зафиксированы с конца июля по август 2018 г. В Подмосковье в поле зрения около 30 м наблюдатель встречал примерно до 15 особей. В то же время им отмечено, что в 2017 г. бабочки-адмиралы встречались лишь единично.

Аналогичные наблюдения сделаны сотрудником отдела энтомологии Зоологического музея МГУ А.В. Антроповым: зафиксирован пик численности бабочек в июле–августе 2018 г. на севере Москвы (в том числе в Медведкове), а в 2017 г. отмечены лишь немногочисленные встречи. Он же наблюдал питание бабочек в 32 км к югу – юго-востоку от Домодедова (в одноименном населенном пункте Московской обл.) на истекающем соке грушевых деревьев, а также на опавших прелых плодах груши. Этот

же наблюдатель заметил, как адмирал, проявляя оборону, резко раскрывал крылья перед шершнем, собиравшимся на него напасть, в результате чего шершень прекращал нападение.

Большая, чем обычно, численность бабочек-адмиралов была отмечена в 2018 г. и орнитологами Музея. Так, П.А. Смирнов наблюдал множество бабочек этого вида на юге г. Мытищи, причем бабочки кормились преимущественно на цветах сложноцветных. И.А. Мурашеву в г. Пушкино (Московская обл.) и его окрестностях в начале августа удалось запечатлеть трофическое поведение многочисленных бабочек – он сделал фотографии бабочек-адмиралов, сосущих сок плодов вишни (поклевышей и падалицы). Кроме того, в районе г. Рыбинск в начале сентября И.А. Мурашев наблюдал множество бабочек на цветах и много погибших (возможно, сбитых транспортом на пролете) бабочек у шоссе. В середине сентября многочисленные бабочки-адмиралы, кормившиеся на цветах сложноцветных, были отмечены орнитологом Я.А. Редькиным в окрестностях Твери. Сообщалось также о высокой численности вида на цветах в Кировской обл. (С.П. Решетников). Таким образом, независимые наблюдения массового размножения адмирала во второй половине лета 2018 г. в ряде регионов Европейской России многочисленны и указывают на его активную и разнообразную трофику.

Интересные сведения об этом виде сообщил А. Элез. В сезон 2018 г. он был в Острогожском р-не Воронежской обл., где адмиралов не встретил. Однако в прошлые годы с конца июля по сентябрь он неоднократно наблюдал много особей, активно питающихся на цветах сложноцветных в окр. Сетуни (Московская обл.); 24.04.1995 им отмечен залет адмиралов у пос. Раздоры, когда еще кое-где лежал снег. Ранее в поле у дер. Донино ему довелось в мае–июне видеть боль-

¹ Свиридов Андрей Валентинович – ст. науч. сотр. Зоологического музея МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (sviridov@zmmu.msu.ru).

шое число пролетающих особей (очевидно, залет). В 3-й декаде июля 1975 г. он наблюдал бабочек в массе между деревнями Поречье и Васильевское (Рузский р-н и граница с Одинцовским), бабочки не совершали перелетов и кормились на цветах сложноцветных, держась открытых мест. А. Элез сообщил также (сайт molbiol.ru) о находке в апреле 2016 г. (г. Донецк) свежей, т.е. перезимовавшей, бабочки-самки, а также (со ссылкой на В.Н. Василенко) о массовом вылете второго поколения в 2016 и 2018 гг. (окр. Алферово, Егорьевский р-н Московской обл.). По утверждению химика и энтомолога А.В. Данченко, в Киржачском р-не Владимирской обл. он встречал этот вид на зимовке в подвале наряду с другими традиционно зимовавшими нимфалидами. Вероятно, иногда зимовка адмиралов в средней полосе удается, и бабочки, в зависимости от того, насколько им удалось запастись энергией, решают вопрос выбора между реиммиграцией на юг и зимовкой.

Общие сведения по фенологии адмирала в северной части Западной Европы и его дальним миграциям хорошо известны, но их стоит привести в нашем переводе с немецкого языка. «Бабочки севернее Альп перезимовывают лишь в виде исключения и большей частью при этом погибают. В начале сезона бабочки во множестве мигрируют через Альпы в Центральную Европу. Кажется, что осенью большая часть бабочек совершает обратную миграцию через Альпы в Южную Европу. Поколения перекрываются. В более возвышенных местностях вид дает всего одно поколение». Приведены также сведения, касающиеся фенологии лёта адмирала. «Прилет [с юга] идет в мае. Развиваются два поколения: 1-е – гусеницы в июне–июле, бабочки в июле–августе; 2-е – гусеницы в августе–сентябре, бабочки в сентябре–октябре.» Возможен и модифицированный сценарий: прилет в мае–июне, гусеница адмирала развивается в июле–августе, а лет бабочек происходит в августе–октябре. Эти сведения неизменно повторяются в разных изданиях знаменитого справочника [Koch, 1956; Koch, 1984]. Имеются наблюдения, что «темный адмирал» мигрирует не только днем, но и ночью [Rygholm, Källander, 1986].

В Российской Федерации адмирал обитает во всех административных округах с севера на юг от Калининградской обл. до Западной Сибири (достоверно не указан из Архангельской обл.), далее на восток вид не распространяется, что, вероятно, обусловлено спускающейся далеко к

югу территории с вечной мерзлотой. Нет его и на Дальнем Востоке.

Здесь (но только в относительно южных регионах – от Забайкалья до Камчатки) его заменяет викарирующий вид *Vanessa indica*. А третий близкий вид, для которого также характерны сезонные миграции на большие расстояния (*Vanessa cardui* – репейница, или розовый адмирал), известен для всей территории России (исключение составляет Чукотка, хотя, возможно, его там еще не зарегистрировали) (Каталог..., 2008; Koch, 1984). Для розового адмирала, в отличие от «темного» (*V. atalanta*), определенно отмечается реиммиграция имаго на юг осенью. Судьба «темного адмирала» требует более определенного прогноза. Общее распространение *Vanessa atalanta*, помимо указанных выше районов и Западной Европы, включает Малую и Среднюю Азию, Джунгарию, С. Африку, С. Америку (в Центральной Америке до Гватемалы), Бермудские острова, Гавайи и Новую Зеландию; *Vanessa indica* встречается в Японии, Индонезии (о. Сулавеси), на Канарских островах и юге Испании (Tuzov et al., 2000). Вероятно, благодаря дальним трансокеаническим залетам оба вида адмиралов оказываются в изолятах на далеких от континентов островах и отдаленных от основного аборигенного ареала территориях (Гавайи, Новая Зеландия, Гватемала). А широко распространившийся розовый адмирал (*Vanessa cardui*) как залетный встречен даже на о. Шпицберген.

Стоит обратить внимание на публикацию известного лепидоптеролога-классика, содержащую важные методические указания по изучению миграций чешуекрылых (Koch, 1958). В прошлом году этой публикации исполнилось 60 лет. Однако, к сожалению, многие энтомологи-любители, которые могли бы внести ценный вклад в изучение миграций чешуекрылых, вероятно, никогда ее не видели, заботясь в первую очередь о пополнении своих частных коллекций. В указанной публикации рекомендуется фиксировать целый ряд сведений о лёте отдельных имаго или их стаи. Причем особое значение придается направлению полета и его неуклонности (например, отвлекаются ли бабочки на питание на цветущих растениях и т.д.). Среди южных мигрантов, для потомков которых в Средней Европе может быть характерна осенняя реиммиграция на юг, исследователь предлагал высылать ему заполненные формуляры с информацией. Известный журнал «Atalanta» стал на время

неким центром, где данные в виде стрелочек наносились на карты. Оказалось, что эти стрелочки независимого выбора направления лёта мигрантов укладывались в некоторое общее направление. Если речь идет о дальней миграции (а в Западной Европе адмирал реиммигрирует на юг через Альпы), то небезынтересно трофическое обеспечение таких миграций.

В связи с этим некоторые наблюдения, которые мне удалось сделать в августе–октябре 2018 г., представляется полезным обнародовать, несмотря на их относительную фрагментарность. Это еще более необходимо, поскольку все виды нимфалид, кроме внесенных в Красную книгу Москвы, внесены в «Надзорный список видов животных, растений и грибов, не занесенных в Красную книгу города Москвы, но нуждающихся на территории Москвы в постоянном контроле и наблюдении (Приложение 1)» (Красная книга..., 2011). Так что наш очерк о судьбах *Vanessa atalanta* вполне актуален с элементарных познавательных позиций.

В давние годы, когда я в течение многих лет занимался наблюдениями за бабочками в окрестностях станции 43-й км Ярославской (Северной) железной дороги, я обращал внимание на то, что имаго адмиралов встречались в конце лета – начале осени преимущественно на цветах (наиболее часто я встречал их на головках сивца – *Succisa pratensis*). Не берусь судить, насколько калорийными для реиммиграции бабочек были эти цветки. Но цветущих растений в этот период сезона было немного, а этих – в достатке. Известно, что адмиралов многие встречали на стволовых выделениях сокоточивых (так называемых «пьяных» дубов). Можно сказать, что «пьяный» дуб и «темный» адмирал – понятия по времени неразрывно связанные. Некоторые биологи считают, что чаще всего существование таких дубов может быть связано с бактериальным заболеванием *Quercus robur*. Особенно в этом отношении известна бактерия *Erwinia multivora*, вызывающая так называемую бактериальную водянку дуба (благодарен за сведения К.Л. Тарасову, М.Ю. Дьякову, Н.Б. Никитскому). Иногда роль играют и микотические заболевания дуба. Известно, что бродящие выделения сока дуба мало сахаристы, содержание в них спирта сопоставимо с «классическим» пивом (градусность от 3,5 до 7 об.% по европейской шкале, тогда как легкое пиво имеет крепость до 2%, а крепкое – от 8 до 14%) (<https://hghltd.yandex.net/yandbmt?fmode...>). В сентябре 2018 г., присев на скамейку у дома (ст. м. «Преображенская

площадь»), я обнаружил неподалеку разбитую бутылку с лужей вытекшего пивного напитка. По земле, переваливаясь, перемещались две бабочки – адмиралы. Они были явно поглощены занятием и слетели только тогда, когда я стал собирать осколки с бутылочной этикеткой, чтобы выяснить состав прельстившего бабочек напитка. Известны случаи употребления различными видами бабочек напитков с крепостью вина, т.е. значительно крепче пива. Не так давно исследователи Уппсальского университета констатировали питание пивом для 35 видов бабочек (<http://mailru.su/mcached...>). А то, что на винные ловушки (или с винно-пивными смесями) бабочки так же ловятся, как на брагу и т.д., известно было давно, в том числе В.В. Набокову.

Поскольку о составе употребляемых адмиралом пищевых субстратах (тем более спиртосодержащих и жадно использованных буквально на глазах, видимо, перед дальней миграцией) особо точные сведения в литературе вряд ли имеются, мы приведем то, что было указано на этикетке бутылки: «Напиток ароматизированный, изготовленный на основе пива, “Сет энд Райлис Гараж Хард Лимон” (“Seth and Riley’s Garage Hard Lemon”). Пастеризованный. Состав: вода питьевая очищенная, солод светлый ячменный, ячмень пивоваренный, сахар, ароматизатор пищевой натуральный «тип Цитрусовый», регулятор кислотности – кислота лимонная, концентрированный лимонный сок. Антиокислитель – кислота аскорбиновая, хмелепродукты. Алкоголь 4,5 об.% Объем 0,44 л. Содержание этилового спирта (образовавшегося в процессе брожения пивного сула) – 4,6 мл/100 мл/0,44 л и 20,2 мл/9,44 л напитка. Пищ. ценность (средние значения), в 100 г напитка: энергетическая ценность (калорийность) – 250 кДж/60 ккал, углеводов – 9,0 г». Обратим внимание на то, что в это «меню» адмиралов вошли хмелепродукты. Хотя гусеницы адмирала питаются крапивой, известно также употребление ими хмеля. Напиток был датский (Копенгаген), лицензионный, успешно производимый рядом пивоварен Российской Федерации (Санкт-Петербург, с. Сырейка Самарской обл., Ярославль, Тула и Новосибирск). Сопоставьте вес (или объем) тела адмирала с теми же габаритами человека, и станет ясно, до чего же «силен» этот представитель класса насекомых.

Позже осенью мне довелось наблюдать явно миграционный пролет нескольких особей адмиралов в окрестностях м. «Партизанская». Особи летели, вероятно, независимо, через открытые

пространства (пустыри и т.д.), не отвлекаясь на удовлетворение трофических потребностей и не залетая под сень деревьев Измайловского парка. Надо полагать, что они уже были достаточно готовы (сыты) для дальнего перелета.

Направление миграции мы установили как строго юго-восточное. Если провести прямую линию через всю Европейскую Россию, она окажется в окрестностях г. Уральск и далее пойдет по направлению к Ташкенту.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Каталог* чешуекрылых (Lepidoptera) России / Под ред. С.Ю. Синёва. СПб.; М., 2008. 424 с. [Katalog cheshuekrylykh (Lepidoptera) Rossii / Pod red. S.Yu. Sinyova. SPb.; M., 2008. 424 s.].
- Красная книга* города Москвы. 2-е изд., переработанное и дополненное. М., 2011. 624 с. [Krasnaya kniga goroda Moskvu. 2-e izd., pererabotannoe i dopolnennoe. M., 2011. 624 s.].
- Koch M.* Wir bestimmen Schmetterlinge. 1. Tagfalter Deutschlands (unter Ausschluss der Alpengebiete). Radebeul, Berlin, 1956. 136 S., ill.
- Koch M.* Wanderfalter – Falterwanderungen // Mitteilungsblatt für Insektenkunde, 1957, Jahrg. 1, Heft 1. S. 12–21.
- Koch M.* Wir bestimmen Schmetterlinge. 1. Aufgabe in einem Band / Bearbeitet von W. Heinicke. Leipzig, Radebeul, 1984. 792 S., ill.
- Ryrholm N., Källander C.* Nattmigrerande dagfjärilar inom familjen Nymphalidae // Entomol. tidskr. 1986. Vol. 207. N 3. P. 107–109.
- Tuzov V.K., Bogdanov P.V., Churkin S.V., Danchenko A.V., Devyatkin A.L., Murzin V.S., Samodurov G.D., Zhdanko A.V.* Guide to the butterflies of Russia and adjacent territories (Lepidoptera, Rhopalocera). Vol. 2: Libytheidae, Danaidae, Nymphalidae, Riodinidae, Lycaenidae). Sofia – Moscow, 2000.

Поступила в редакцию / Received 10.02.2019
Принята к публикации / Accepted 10.05.2019

QUO VADIS, ADMIRAL?

*A.V. Sviridov*¹

Migrations and phenology data of the “Dark admiral” (*Vanessa atalanta*). Trofik and reimmigration of it southward.

Key words: “dark admiral” *Vanessa atalanta*, migrations, phenology, southward reimmigration, trofik.

Acknowledgement. This articles is prepared partly from the state research project of the Zoological Museum of the Moscow Lomonossov State University АААА-А16-116021660077-3

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

УДК 574.5 (282.05+289)

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛИТОРАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ МАКРОБЕНТОСА ЭСТУАРИЯ РЕКИ ЧЕРНАЯ (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)

А. П. Столяров¹

Изучена видовая, пространственная и трофическая структура литоральных сообществ макробентоса эстуария р. Черная (Кандалакшский залив, Белое море). Общие показатели структуры сообщества (видовое разнообразие, общая плотность и биомасса) в основном увеличиваются от устья реки в сторону моря и от верхней литорали к средней и нижней. В эстуарии можно выделить три зоны – солоноватую, солоновато-морскую и морскую, различающиеся видовой и трофической структурой сообществ живых организмов и комплексом абиотических условий. В солоноватом сильно опресненном районе доминируют мелкие солоноватоводные виды собирающих детритофагов – хирономиды, олигохеты и брюхоногие моллюски *Hydrobia ulvae*, в солоновато-морском районе сообщество представлено в основном комплексом морских эвригаллиных видов подвижных сестонофагов *Mya arenaria* и собирающих детритофагов *Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Marenzelleria arctica* и, наконец, в морской области (в районе мидиевой банки) преобладают морские эвригаллиные виды неподвижных сестонофагов *Mytilus edulis*, собирающих детритофагов (*Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedictii*), грунтоедов *Arenicola marina* и в меньшей степени скоблильщиков-обгрызателей *Littorina littorea*.

Ключевые слова: эстуарные экосистемы, макробентос, видовое разнообразие, трофическая структура, Белое море.

Эстуарии представляют собой переходные области между пресноводными и морскими экосистемами с изменчивыми гидрологическим и солевым режимами водоема и относятся в основном к гетеротрофным системам (Сафьянов, 1987; Kromkamp, Peen, 1995; Montagna et al., 2013; Хлебович, 2015; Столяров, 2013, 2017; Столяров, Бурковский, 2018). Литораль, или приливно-отливная полоса эстуариев, характеризуется нестабильностью абиотических условий, а среди основных факторов, влияющих на формирование видовой, пространственной и трофической структуры обитающих здесь сообществ живых организмов, следует указать время осушения, соленость, характер грунта, содержание в нем органического вещества, pH и Eh среды, наличие маршевой растительности, формирующей уникальную физическую среду обитания гидробионтов, и некоторые другие (Бурковский, 2006; Чертопруд и др., 2013; Хлебович, 2012, 2015; Лабай, 2015; Бродский и др., 2016; Комплексные исследования Бабьего

моря..., 2016; Столяров, Мардашова, 2017; Столяров, 2005, 2013, 2017).

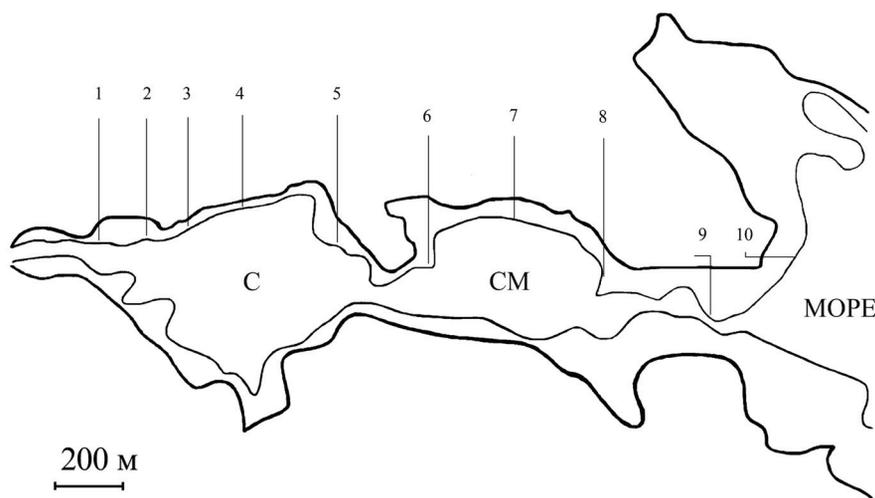
Изучение видовой и трофической структуры бентосных сообществ эстуарных экосистем актуально и важно с точки зрения общего понимания функционирования этих уникальных объектов.

Материал и методы исследования

Исследования проводили в приливно-отливной полосе эстуария р. Черная (Кандалакшский залив, Белое море) во второй половине июня 2013 г. Рассматриваемый эстуарий – типичный беломорский эстуарий с значительным градиентом солености (от 0–1‰ вблизи устья впадающей реки до 20–24‰ в мористой его части) (Столяров, Бурковский, 2005; Столяров, 2013, 2017).

Пробы макробентоса отбирали на 10 постоянных разрезах, расположенных последовательно вдоль продольной оси эстуария в направлении от реки к морю по мере увеличения солености воды (рисунок).

¹ Столяров Андрей Павлович – вед. науч. сотр. кафедры гидробиологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук (macrobenthos@mail.ru).



Картосхема эстуария р. Черная и расположение разрезов (1–10). Пробы отобраны на трех станциях для каждого разреза в нижней, средней и верхней литорали (С – солончатый район эстуария, СМ – солончато-морской район эстуария)

Каждый разрез представлял собой три станции, соответствующие трем горизонтам литорали: нижнему, среднему и верхнему. На каждой станции брали два вида проб под рамками $12,5 \times 12,5$ и 25×25 см. Мелкие организмы, такие как *Hydrobia ulvae*, мелкие полихеты и олигохеты, собирали на участке $12,5 \times 12,5$ см общей площадью $1/64$ м² на глубине до 8–10 см. Организмы средних размеров учитывали под рамкой 25×25 см общей площадью $1/16$ м² (в основном *Macoma balthica*, приапулиды, литорины, молодь мидии и мии) на глубине 20–35 см (до залегания плотной безжизненной глины). Крупных беспозвоночных, глубоко зарывающихся в грунт (*Arenicola marina* и *Mya arenaria*), учитывали по норкам под площадью 1 м². Грунт, взятый под площадью $1/64$ и $1/16$ м², аккуратно промывали на сите с ячейей 0,5 мм и 1 мм соответственно. Промытые пробы просматривали прижизненно в лаборатории. Для расчета биомассы определяли сырой вес организмов (моллюсков взвешивали вместе с раковинной). В некоторых случаях биомассу определяли по ранее полученному соотношению между средним размером животного и его биомассой. Определяли также биомассу произрастающих здесь растений (сырой вес) под рамкой 25×25 см.

Одновременно со сбором гидробиологического материала измеряли важнейшие параметры среды: соленость на малой (конец отлива – начало прилива) и полной (конец прилива – начало отлива) воде, гранулометрический состав грунта (просеиванием через ряд последовательных сит, имеющих размер ячеей 1; 0,5; 0,25; 0,1 мм).

Определяли также содержание общего органического вещества.

Выполнен статистический анализ данных с помощью пакетов прикладных программ PAST ver. 2.17c (Hammer et al., 2001) и MS Excel 2010.

Результаты и обсуждение

Абиотические условия и район исследования. Подробное описание района и абиотических условий эстуария р. Черная представлено в предыдущих статьях (Столяров, Бурковский, 2005, 2006; Столяров, 2013, 2017). Отметим только, что соленость воды в июне 2013 г. варьировала от 0–2‰ в устье реки до 19,6‰ в мористой области – районе нижних порогов, расположенных на выходе из эстуарного русла р. Черная (табл. 1).

Грунт в местах взятия проб в основном илисто-песчаный с преобладанием илистых фракций (<0,1 мм), за исключением районов верхних и особенно нижних порогов – зон гидродинамической активности водных масс, где преобладают пески разной зернистости (табл. 1). Ширина прибрежно-отливной зоны и, соответственно, длительность приливов в эстуарии постепенно уменьшались в направлении реки. Уменьшение времени и силы прилива от мористого участка эстуария в сторону реки связано с наличием порогов, что приводит не только к уменьшению самой литорали и, соответственно, времени ее осушения, но и к образованию отличающихся гидрологического и солевого режимов на разных его участках. Это в конечном итоге отражается на структуре формирующихся здесь сообществ

Т а б л и ц а 1

Параметры среды в эстуарии реки Черная в июне 2013 г.

Разрез	Станция	Абиотические факторы					Соленость, ‰	
		фракция грунта (%)						
		> 1 мм	1–0,5 мм	0,5–0,25 мм	0,25–0,1 мм	< 0,1 мм	малая вода	полная вода
Эстуарий р. Черная								
1 (кут)	1	13,6	9,9	19,1	29,8	27,7	0,1	0,2
2	1	–	–	–	–	–	2	4
3	1	10,8	20,8	31,1	15,9	21,3	2–5	7–8
	2	9,6	10,7	23,0	16,9	39,8	–	–
	3	3,1	9,2	17,6	13,0	57,3	–	–
4	1	5,3	8,3	14,9	16,5	55,1	4–6	10–12
	2	7,9	11,4	22,6	15,5	42,6	–	–
	3	1,3	5,9	17,7	16,9	58,2	–	–
5	1	5,6	7,9	17,7	18,3	50,4	5–7	12–14
	2	10,8	16,3	34,3	13,5	25,1	–	–
	3	5,8	16,6	38,1	14,5	24,9	–	–
6	1	4,9	9,6	14,5	46,2	24,8	7–8	12–14
	2	21,6	11,0	14,8	26,1	26,4	–	–
	3	12,4	15,8	27,4	9,0	35,4	–	–
7	1	6,1	10,4	12,8	25,0	45,6	8–9	17–18
	2	4,6	7,3	24,2	19,7	44,2	–	–
	3	–	–	–	–	–	–	–
8	1	3,5	11,4	47,4	22,6	15,0	10–11	18–19
	2	23,9	21,1	36,1	12,0	6,9	–	–
	3	12,3	12,6	31,7	19,0	24,5	–	–
9	1	15,3	19,3	42,1	13,3	10,0	13–14	19,3
	2	11,7	10,0	44,6	19,4	14,3	–	–
	3	16,9	18,1	40,9	13,4	10,7	–	–
10 Море	1	32,7	56,2	10,5	0,5	0,1	15,4	19,6
	2	6,5	13,1	35,0	22,4	23,0	–	–
	3	20,6	25	32,3	11,8	10,3	–	–

П р и м е ч а н и е. Станции и разрезы расположены в соответствии с рисунком: 1 – нижняя литораль, 2 – средняя литораль, 3 – верхняя литораль.

живых организмов, представляющих серию переходящих друг в друга вариантов единого биоценоза.

Видовое разнообразие и общие показатели структуры сообщества. За исследуемый период обнаружены 19 видов беспозвоночных животных и 10 видов морских трав и водорослей (табл. 2).

Наибольшего видового разнообразия достигли моллюски (брюхоногие, 3 вида и двустворчатые, 3 вида), полихеты (4 вида) и ракообразные (2 вида). Немного меньше встречено солоновато-водных олигохет (3 вида) и насекомых (4 вида) (табл. 2). Следует отметить меньшее видовое разнообразие беспозвоночных живот-

Т а б л и ц а 2

Список видов макробентоса, встреченных в бентали эстуария р. Черная

Макробентос	Литораль			Тип питания
	1	2	3	
Зообентос	1	2	3	
Кл. Polychaeta	1			
1. <i>Marenzelleria arctica</i> (Chamberlin, 1920)	+	+	–	Д
2. <i>Pygospio elegans</i> Claparede, 1863	+	+	–	Д
3. <i>Arenicola marina</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	–	Г
4. <i>Alitta (Nereis) virens</i> M. Sars, 1835	+	+	–	Х
Кл. Oligochaeta				
5. <i>Paranais litoralis</i> (Müller, 1780)	–	–	+	Д
6. <i>Propappus volki</i> Michaelsen, 1916	–	–	+	Д
7. <i>Tubificoides benedii</i> (d'Udekem, 1855)	+	+	+	Д
Кл. Gastropoda				
8. <i>Littorina littorea</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	–	СО
9. <i>Littorina obtusata</i> (Linnaeus, 1758)	–	+	–	СО
10. <i>Peringia (Hydrobia) ulvae</i> (Pennant, 1777)	+	+	+	Д
Кл. Bivalvia				
11. <i>Mytilus edulis</i> Linnaeus, 1758	+	+	–	НС
12. <i>Limecola (Macoma) balthica</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	Д
13. <i>Mya arenaria</i> Linnaeus, 1758	+	+	–	ПС
Кл. Crustacea				
14. <i>Jaera albifrons</i> Leach, 1814	+	+	–	Д
15. <i>Gammarus duebeni</i> Lilljeborg, 1852	+	+	+	П
Кл. Insecta				
16. <i>Chironomus salinarius</i> Kieffer, 1915	+	+	+	Д
17. <i>Cladotanytarsus mancus</i> Walker, 1856	+	+	+	Д
18. <i>Bezzia nobilis</i> Winnertz, 1852	+	+	+	Д
19. <i>Chrysops caecutiens</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	Д
Макрофиты (морские травы и водоросли)				
1. <i>Zostera marina</i> Linnaeus, 1753	+	–	–	
2. <i>Fucus vesiculosus</i> Linnaeus, 1753	+	–	–	
3. <i>Plantago maritima</i> Linnaeus, 1753	–	–	+	
4. <i>Juncus atrofuscus</i> Rupr. Printz (1921)	–	–	+	
5. <i>Glaux maritima</i> Linnaeus, 1753	–	–	+	
6. <i>Aster tripolium</i> (Linnaeus, 1753)	–	+	+	
7. <i>Salicornia pojarkovae</i> N. Semenova, 1956	–	–	+	
8. <i>Triglochin maritimum</i> Linnaeus, 1753	–	–	+	
9. <i>Ruppia maritima</i> Linnaeus, 1753	+	+	+	
10. <i>Eleocharis uniglumis</i> (Link) Schult., 1824	–	–	+	

П р и м е ч а н и е: 1 – нижняя литораль, 2 – средняя литораль, 3 – верхняя литораль; НС – неподвижные сестонофаги, ПС – подвижные сестонофаги, СО – скоблильщики, обгрызатели, Д – собирающие детритофаги (поверхностные детритофаги), Г – грунтоеды (безвыборочно заглатывающие грунт), Х – хищники, П – полифаги (указан преобладающий тип питания); «+» – наличие вида, «–» – вид не найден.

Т а б л и ц а 3

Структурные показатели макрозообентосного сообщества эстуария р. Черная в июне 2013 г.

Интегральные показатели структуры сообщества	Подсистемы (зоны) эстуария		
	Солоноватая	Солоновато-морская	Мидиевая банка (нижние пороги)
	Нижняя литораль (ст. 1–10)		
Число видов	2,7±0,5	4,5±1,0	6,5±0,5
Плотность, экз/м ²	558±175	2899±1124	6267±344
Биомасса, мг/м ²	5538±2346	57390±4371	964625±306916
<i>H</i> по плотности	1,3±0,2	0,8±0,3	1,2±0,5
<i>H</i> по биомассе	0,6±0,15	1,1±0,2	0,7±0,3
<i>E</i> по плотности	1,0±0,1	0,35±0,24	0,4±0,2
<i>E</i> по биомассе	0,4±0,1	0,6±0,2	0,3±0,1
	Средняя литораль (ст. 11–20)		
Число видов	3,5±0,6	3,3±0,5	5,5±1,5
Плотность, экз/м ²	1198±462	2272±1192	9668±3988
Биомасса, мг/м ²	12876±6520	16001±7663	137567±71679
<i>H</i> по плотности	1,4±0,3	1,1±0,3	0,9±0,2
<i>H</i> по биомассе	0,6±0,15	1,0±0,4	0,7±0,6
<i>E</i> по плотности	0,77±0,1	0,6±0,1	0,4±0,2
<i>E</i> по биомассе	0,4±0,1	0,7±0,3	0,3±0,3
	Верхняя литораль (ст. 21–30)		
Число видов	1,5±0,6	2,8±0,5	2,5±0,5
Плотность, экз/м ²	108±56	1632±688	3200±640
Биомасса, мг/м ²	1330±1158	6658±3473	8339±3987
<i>H</i> по плотности	0,4±0,4	0,6±0,1	0,2±0,04
<i>H</i> по биомассе	0,3±0,2	0,6±0,2	0,4±0,14
<i>E</i> по плотности	0,2±0,2	0,5±0,2	0,2±0,04
<i>E</i> по биомассе	0,2±0,1	0,5±0,2	0,3±0,04

П р и м е ч а н и е: *H* – индекс видового разнообразия Шеннона, *E* – выровненность.

ных, встреченных в 2013 г., по сравнению с предыдущими июньскими съемками, проведенными в 2001 и 2002 гг., что, вероятно, связано с большим заилением и опреснением эстуария (в связи с продолжающимся поднятием берегов Белого моря) (Столяров, Бурковский, 2004, 2005; Столяров, 2017).

Число видов и видовое разнообразие беспозвоночных животных возрастает от устья реки в сторону моря, а пресноводная и солоновато-водная фауна постепенно пополняется и замещается морской разной степени эвригаллинности.

При этом максимальное видовое разнообразие выявлено в мористой области эстуария, а минимальное – в опресненной (табл. 2, 3). Отметим также изменение видового разнообразия макрозообентоса относительно мареографического уровня – от более разнообразных сообществ в основном морских эвригаллинных видов нижних горизонтов литорали к менее разнообразным и солоновато-водным комплексам видов макрозообентоса верхней литорали (табл. 2, 3).

Из макрофитов по качественному составу преобладают солончаковые растения (*Juncus atro-*

Т а б л и ц а 4

Трофическая структура сообщества макрозообентоса эстуария р. Черная

Интегральные показатели структуры сообщества	Подсистемы (зоны) эстуария		
	соленоватая	соленовато-морская	мидиевая банка (нижние пороги)
	Нижняя литораль (ст. 1–10)		
СО (%)	0	15,2±15,2	1,8±1,7
НС (%)	0	4,2±4,2	94,7±2,0
ПС (%)	0	52,6±26,4	0,76±0,70
Д (%)	100±0	26,14±8,2	2,2±0,7
Г (%)	0	0,01±0,01	0
Х (%)	0	1,65±1,6	0,04±0,04
П (%)	0	0,2±0,2	0,45±0,4
	Средняя литораль (ст. 11–20)		
СО (%)	0	0	0,1±0,3
НС (%)	0	0	18,4±10,5
ПС (%)	0	32,5±16,8	13,4±8,5
Д (%)	100±0	65,0±17,7	64,2±30,8
Г (%)	0	0	3,4±1,5
Х (%)	0	2,5±2,1	0
П (%)	0	0	0,5±0,4
	Верхняя литораль (ст. 21–30)		
СО (%)	0	0	0
НС (%)	0	0	0
ПС (%)	0	0	0
Д (%)	71±25	99,4±1,0	100±0
Г (%)	0	0	0
Х (%)	0	0	0
П (%)	29±25	0,6±0,4	0

О б о з н а ч е н и я: СО – скоблильщики, обгрызатели, НС – неподвижные сестонофаги, ПС – подвижные сестонофаги, Д – собирающие детритофаги, Г – грунтоеды (безвыборочно заглатывающие грунт), Х – хищники, П – полифаги. % – % от общей биомассы сообщества (средние значения).

fuscus, *Triglochin maritimum*, *Plantago maritima*, *Eleocharis uniglumis*, *Glaux maritima*, *Salicornia pojarkovae*, *Triglochin maritimum*, *Aster tripolium* и др.), приуроченные главным образом к верхней литорали и соленому маршу кутового сильно опресненного и центрального соленовато-морского районов эстуария (табл. 2). Морская водоросль *Fucus vesiculosus* и морская трава *Zostera marina* преимущественное развитие получили в

нижней и частично средней литорали мористого района эстуария. Общая масса макрофитов в верхнем горизонте литорали значительно превосходит таковую в среднем и нижнем горизонтах, за исключением района мидиевой банки, где она максимальна в нижнем горизонте. Макрофиты по сравнению с зообентосом более устойчивы к воздействию солёности, поэтому их видовой состав мало меняется вдоль продольной оси эстуария (от

устья реки к морю). На них больше влияет время осушения или затопления прибрежного участка эстуария (положение относительно нуля глубины).

Показатели общей плотности и биомассы макрозообентоса так же, как видового разнообразия, в основном увеличиваются вдоль продольной оси эстуария и закономерно снижаются от нижних горизонтов литорали к средним и верхним (табл. 3). Особенно резкие изменения интегральных показателей структуры сообщества происходят при переходе от сильно опресненного солоноватого района эстуария к солоновато-морскому и от последнего – к мидиевой банке, расположенной на выходе из эстуарного русла р. Черная. Это обусловлено наличием верхних и нижних порогов, которые разделяют солоноватый, солоновато-морской и мористый районы эстуария, благодаря чему формируются соответствующие зоны с разными гидрологическим и солевым режимами водоема, заселенные различными комплексами видов – пресноводными, солоновато-водными и морскими разной степени эвригалинности.

В вертикальном направлении (относительно мареографического уровня) наиболее заметные изменения общих показателей структуры сообщества наблюдаются при переходе от нижнего и среднего горизонтов литорали к верхнему, что обусловлено неблагоприятными факторами среды обитания беспозвоночных животных в верхней литорали (значительное осушение, опреснение и зарастание макрофитами).

Видовая и трофическая структура сообщества макробентоса. Видовая и трофическая структура макробентосных сообществ эстуария р. Черная изменяется как вдоль продольной оси эстуария (от опресненных районов к мористым), так и в вертикальном направлении (от верхней литорали к средней и нижней). В опресненном солоноватом районе эстуария в основном преобладают мелкие виды солоновато-водных и морских эвригалинных детритофагов (хириномиды, олигохеты, брюхоногие моллюски *Hydrobia ulvae*, молодые *Macoma balthica*). В солоновато-морском районе в нижней литорали в целом преобладают более крупные виды беспозвоночных животных – морские эвригалинные подвижные сестонофаги *Mya arenaria*, собирающие детритофаги (*Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Marenzelleria arctica*) и в меньшей степени скоблильщики *Littorina littorea*. В средней литорали было встречено больше детритофагов (*H. ulvae*, *M. balthica*) и меньше сестонофагов

(*Mya arenaria*), а в верхней литорали преимущественно развиты собирающие детритофаги (*H. ulvae*, *Paranais litoralis*, *Chrysops caecutiens*). В мористой области в районе мидиевой банки в нижней литорали доминировали неподвижные сестонофаги *Mytilus edulis*, в средней – детритофаги (*Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedii*), неподвижные сестонофаги (*Mytilus edulis*) и полифаги (*Gammarus duebeni*), а в верхней – в основном мелкие виды собирающих детритофагов (олигохеты *Paranais litoralis*, *Tubificoides benedii*, *Propappus volki*).

Таким образом, в горизонтальном направлении происходят изменения трофической структуры сообщества от преимущественного развития собирающих детритофагов в опресненном солоноватом районе эстуария к доминированию подвижных и неподвижных сестонофагов в мористом районе (за исключением верхней литорали, где везде преобладают детритофаги). В вертикальном направлении в основном наблюдаются изменения трофической структуры от доминирования неподвижных и подвижных сестонофагов в нижней литорали к преобладанию собирающих детритофагов в средней и особенно верхней литорали, за исключением солоноватой опресненной зоны эстуария, где во всей приливно-отливной полосе (в верхней, средней и нижней литорали) преимущественное развитие получали собирающие детритофаги.

Заключение

За исследованный период обнаружены 19 видов беспозвоночных животных и 10 видов морских трав и водорослей. Видовое разнообразие, общая плотность и биомасса сообщества макробентоса в основном увеличиваются от устья реки в сторону моря и от верхней литорали к средней и нижней. Макрофиты по сравнению с зообентосом более устойчивы к воздействию солёности, поэтому их видовой состав мало меняется вдоль продольной оси эстуария (от устья реки к морю). На них больше влияет время осушения или затопления прибрежного участка эстуария (положение относительно нуля глубин).

В эстуарии можно выделить три района, или зоны, различающиеся видовой и трофической структурой формирующихся здесь сообществ бентосных беспозвоночных и комплексом абиотических условий:

1) солоноватая зона, характеризующаяся низкими значениями солёности (от 0,1–1 до 12–14‰)

и доминированием мелких собирающих детритофагов – солоноватоводных хирономид, олигохет и морских эвригалинных брюхоногих моллюсков *Hydrobia ulvae*;

2) солоновато-морская, где соленость варьирует от 7–8 до 18–19‰, а сообщество представлено в основном комплексом морских эвригалинных видов подвижных сестонофагов *Mya arenaria*, собирающих детритофагов (*Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Marenzelleria arctica*) и в меньшей степени скоблильщиков *Littorina littorea*;

3) морская (в районе мидиевой банки) с преобладанием морских менее эвригалинных видов неподвижных сестонофагов *Mytilus edulis*, собирающих детритофагов (*Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedicii*), в меньшей степени грунтоедов (*Arenicola marina*) и скоблильщико-обгрызателей *Littorina littorea*.

В последней зоне показатели солености воды наиболее высокие (от 13–14 до 19–20‰). При переходе от нижней литорали к средней и особенно к верхней наблюдается смена преимущественно неподвижных (*Mytilus edulis*) и подвижных (*Mya arenaria*) сестонофагов (в мористом и солоновато-морском районах эстуария) на собирающих

детритофагов (*Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedicii*). В солоноватом районе эстуария во всей литорали (верхней, средней и нижней) преимущественное развитие получили беспозвоночные с детритным типом питания.

Следует отметить меньшее видовое разнообразие беспозвоночных животных, встреченных в 2013 г. по сравнению с предыдущими июньскими съемками 2001 и 2002 гг., а также большее распространение подвижного сестонофага *Mya arenaria* в солоновато-морском районе эстуария и сокращение популяции неподвижных сестонофагов *Mytilus edulis* в районе мидиевой банки (особенно на средней литорали) (Столяров, Бурковский, 2006; Столяров, 2017). Все вместе это может свидетельствовать о заилении и опреснении эстуария, что, по-видимому, связано с продолжающимся подъемом берегов Кандалакшского залива Белого моря (4 мм в год в этом районе) (Романенко, Шилова, 2012). В заключение отметим уменьшение разнообразия трофических групп и повышение роли собирающих детритофагов при движении в сторону более опресненного и отгороженного от моря солоноватого района эстуария.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-04-00206а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Бурковский И.В. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М., 2006. 285 с. [Burkovskij I.V. Morskaya biotsenologiya. Organizatsiya soobshchestv i ekosistem. M., 2006. 285 s.]
- Бродский А.К., Панкова Е.С., Сафронова Д.В. Литоральные сообщества эстуария реки Невы: их структура и динамика в условиях антропогенного пресса // Биосфера. 2016. Т. 8. № 1. С. 16–27 [Brodskij I.V., Pankova E.S., Safronova D.V. Litoral'nye soobshchestva estuariya reki Nevy: ikh struktura i dinamika v usloviyakh antropogenogo pressa // Biosfera. 2016. T. 8. № 1. S. 16–27].
- Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота – изменения на фоне трансгрессии берегов (Тр. Беломорской биостанции МГУ. Т. 12). М., 2016. 243 с. [Kompleksnyye issledovaniya Bab'ego morya, poluizolirovannoj belomorskoj laguny: geologiya, gidrologiya, biota – izmeneniya na fone transgressii beregov (Tr. Belomorskoj biostantsii MGU. T. 12). M., 2016. 243 s.]
- Лабай В.С. Видовой состав макрозообентоса лагун о. Сахалин // Изв. ТИНРО. 2015. Т. 183. С. 125–144 [Labaj V.S. Vidovoj sostav makrozoobentosa lagun o. Sakhalin // Izv. TINRO. 2015. T. 183. S. 125–144].
- Романенко Ф.А., Шилова О.С. Последнедикуновое поднятие Карельского берега Белого моря по данным радиоуглеродного и диатомового анализов озерно-болотных отложений п-ова Киндо // Докл. АН. 2012. Т. 442. № 4. С. 544–548 [Romanenko F.A., Shilova O.S. Poslelednikovoe podnyatie Karel'skogo berega Belogo morya po dannym radiouglerodnogo i diatomovogo analizov ozerno-bolotnykh otlozhenij p-ova Kindo // Dokl. AN. 2012. T. 442. № 4. S. 544–548].
- Сафьянов Г.А. Эстуарии. М., 1987. 190 с. [Saf'yanov G.A. Estuarii. M., 1987. 190 s.]
- Столяров А.П. Особенности структурной организации сообщества макробентоса в эстуарных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Усп. соврем. биол. 2013. Т. 133. № 2. С. 191–208 [Stolyarov A.P. Osobennosti strukturnoj organizatsii soobshchestva makrobentosa v estuarnykh ekosistemakh (Kandalakshskij zaliv, Beloe more) // Usp. sovrem. biol. 2013. T. 133. № 2. S. 191–208].
- Столяров А.П. Эстуарные экосистемы Белого моря.

- Владимир, 2017. 360 с. [Stolyarov A.P. Estuarne ekosistemy Belogo morya. Vladimir, 2017. 360 s.].
- Столяров А.П., Бурковский И.В. Особенности структурной организации экосистемы эстуария и функциональная взаимозависимость ее частей (Кандалакшский залив, Белое море) // Усп. соврем. биол. 2005. Т. 125. № 6. С. 579–592 [Stolyarov A.P., Burkovskij I.V. Osobennosti strukturnoj organizatsii ekosistemy estuariya i funktsional'naya vzaimozavisimost' ee chastej (Kandalakshskij zaliv, Beloe more) // Usp. sovrem. biol. 2005. T. 125. № 6. S. 579–592].
- Столяров А.П., Бурковский И.В. Пространственная структура макробентосного сообщества и его продуктивность в районе мидиевой щетки эстуария реки Черной (Кандалакшский залив, Белое море) // Усп. соврем. биол. 2006. Т. 126. № 6. С. 569–586 [Stolyarov A.P., Burkovskij I.V. Prostranstvennaya struktura makrobentosnogo soobshchestva i ego produktivnost' v rajone midievoj shchetki estuariya reki Chernoj (Kandalakshskij zaliv, Beloe more) // Usp. sovrem. biol. 2006. T. 126. № 6. S. 569–586].
- Столяров А.П., Бурковский И.В. Нарушение структуры бентосных сообществ в эстуарных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Вестн. Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. 2018. № 2. С. 88–102 [Stolyarov A.P., Burkovskij I.V. Narushenie struktury bentosnykh soobshchestv v estuarnykh ekosistemakh (Kandalakshskij zaliv, Beloe more) // Vestn. Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya i ekologiya. 2018. № 2. S. 88–102].
- Столяров А.П., Мардашова М.В. Особенности структуры и разнообразие сообществ макробентоса в прибрежных лагунных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2017. Т. 122. Вып. 3. С. 18–27 [Stolyarov A.P., Mardashova M.V. Osobennosti struktury i raznoobrazie soobshchestv makrobentosa v pribrezhnykh lagunnykh ekosistemakh (Kandalakshskij zaliv, Beloe more) // Bul. MOIP. Otd, Biol. 2017. T. 122. Vyp. 3. S. 18–27].
- Хлебович В.В. Экология особи (очерки фенотипических адаптаций животных). СПб., 2012. 143 с. [Khlebovich V.V. Ekologiya osobi (oчерki fenotipicheskikh adaptatsij). SPb., 2012. 143 s.].
- Хлебович В.В. Прикладные аспекты концепции критической солености // Усп. соврем. биол. 2015. Т. 135. № 3. С. 272–278 [Khlebovich V.V. Prikladnye aspekty kontseptsii kriticheskoy solenosti // Usp. sovrem. biol. 2015. T. 135. № 3. S. 272–278].
- Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С., Сараванакумар А., Тангараджу Т., Мазей Ю.А. Сообщества макробентоса эстуария Веллар (Бенгальский залив, Тамил-Наду, Южная Индия) // Океанология. 2013. Т. 53. № 2. С. 225–236 [Chertoprud M.V., Chertoprud E.S., Saravanakumar A., Tangaradzhu T., Mazej Yu.A. Soobshchestva makrobentosa estuariya Vellar (Bengal'skij zaliv, Tamil-Nadu, Yuzhnaya Indiya) // Okeanologiya. 2013. T. 53. № 2. S. 225–236].
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4. N 1. 9 pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- Kromkamp J., Peene J. Possibility of net primary production in the turbid Shelde estuary (SW Netherlands) // Marine Ecology Progress Series. 1995. Vol. 121. P. 249–259.
- Montagna P.A., Palmer T.A., Pollack J.B. Hydrological Changes and Estuarine Dynamics // Springer Briefs in Environmental Science. 2013. Vol. 8. 94 p.
- Schlacher T.A., Wooldridge T.H. Axial zonation patterns of subtidal macrozoobenthos in the Gamtoos Estuary, South Africa // Estuaries. 1996. Vol. 19. Iss. 3. P. 680–696.
- Schlacher T.A., Wooldridge T.H. 1996. Axial zonation patterns of subtidal macrozoobenthos in the Gamtoos Estuary, South Africa. Estuaries. Vol. 19. P. 680–696.

Поступила в редакцию / Received 25.02.2019
Принята к публикации / Accepted 25.05.2019

SPECIES DIVERSITY AND TROPHIC STRUCTURE OF THE LITTORAL COMMUNITIES OF THE MACROBENTHOS OF THE ESTUARY OF THE BLACK RIVER (KANDALAKSHA BAY, WHITE SEA)

A.P. Stolyarov¹

The species, spatial and trophic structure of littoral macrobenthos communities of the Black river estuary (Kandalaksha Bay, White Sea) has been studied. Summary indicators of community structure (species diversity, total density and biomass) mainly increased

¹ Stolyarov Andrej Pavlovich, Lomonosov Moscow State University (macrobenthos@mail.ru).

from the mouth of the river towards the sea and from the upper littoral to the middle and lower. Three regions or zones can be distinguished in an estuary: brackish, brackish-sea and marine, differing in species and trophic structure of communities of living organisms and a complex of abiotic conditions. In the brackish strongly desalinated area was dominated by small brackish-water species of the collecting detritus feeders – chironomides, oligochaetes, and gastropod mollusks *Hydrobia ulvae*, in the brackish-sea region, the community was represented mainly by a complex of marine euryhaline species of mobile sestonophages *Mya arenaria* and collecting detritus feeders *Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Marenzelleria arctica*, and, finally, in the marine zone (in the region of the mussel bank) was dominated by the marine euryhaline species of immobile sestonophagus *Mytilus edulis*, collecting detritophages (*Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedictii*), subsurface detritophages *Arenicola marina* and fewer scrapers *Littorina littorea*. It should be noted that the species diversity of the macrobenthos community is less than in the previous years 2001, 2002, the greater distribution of the mobile sestonophage *Mya arenaria* in brackish-marine area of estuary and a decrease in the population of immobile sestonophages *Mytilus edulis* in the region of the mussel bank.

Key words: estuary ecosystems, macrobenthos, species diversity, trophic structure, White sea.

Acknowledgements. This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (project No. 18-04-00206a).

УДК 582.284+58.006

ДВА РЕДКИХ ВИДА ГРИБОВ (*HERICIUM CORALLOIDES* И *POLYPORUS UMBELLATUS*) НА ТЕРРИТОРИИ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Л.Д. Антонова¹, О.Б. Ткаченко²

Выявлены два редких вида базидиальных макромицетов: *Hericium coralloides* (Scop.) Pers. и *Polyporus umbellatus* (Pers.) Fr. Оба вида находятся в Красной книге Московской области, *H. coralloides* входит в список охраняемых видов Москвы, *P. umbellatus* занесен в Красную книгу РФ. Эти виды обладают ценными пищевыми и лекарственными свойствами, они активно используются в медицине, благодаря тому, что поддаются искусственному культивированию. В Главном ботаническом саду РАН известны единичные находки *H. coralloides*, сделанные микологами-любителями. *P. umbellatus* зарегистрирован в Москве впервые.

Ключевые слова: *Hericium coralloides*, *Polyporus umbellatus*, базидиомицеты, Красная книга.

Главный ботанический сад Российской академии наук (ГБС РАН) создан в 1945 г. на месте дубравы, принадлежавшей в XVIII в. графу Н.П. Шереметеву. ГБС РАН (тогда АН СССР) располагался на окраине Москвы. Однако сейчас границы Москвы значительно расширились, поэтому на территории этого зеленого уголка города (330 га) часто отмечают редкие виды млекопитающих, птиц, насекомых и растений, занесенных в Красную книгу Москвы. Однако редкие грибы в ГБС РАН ранее не были зарегистрированы официально.

Материалы и методы

Ежегодно в вегетационный период на территории ГБС РАН проводили обследование территории в целях выявления грибов. При сборе образцов использовали маршрутный метод. Были обследованы различные биотопы. Сборы проходили в течение сезонов 2015–2018 гг. При сборе учитывали погодные условия: весной, осенью и во влажную погоду выходы делали чаще, чем летом и при сухой жаркой погоде.

Образцы собирали вручную, затем помещали в бумажные конверты из крафт-бумаги, этикетировали, в лаборатории очищали от постороннего мусора и высушивали на открытой четырехъярусной сушилке с нижним подогревом.

Гербарные образцы помещали на хранение в бумажные конверты или в герметичные пластиковые пакеты. Большая часть образцов была предварительно сфотографирована.

Камеральная обработка заключалась в видовой идентификации собранных образцов на основе макро- и микроскопических признаков. Для исследования макроскопических признаков был использован бинокляр «МС-1 вар. 2С».

Идентификацию микроскопических признаков проводили методом световой микроскопии. В основном были проанализированы споры и элементы гимения. Для изучения микроскопических признаков использовали микроскоп «Ломо Микмед-1». Основной средой для приготовления микропрепаратов служил 5%-й раствор КОН (гидроксид калия).

Видовую идентификацию образцов проводили по стандартным определителям (Nordic Macromycetes, Vol. 3, 1997; Funga Nordica, 2012; Ryvarde, Melo, 2014). Актуальные названия видов в работе приведены в соответствии с базой Index Fungorum на февраль 2019 г.

Результаты

Нашу работу можно считать первой по выявлению видового разнообразия макроскопических грибов в ГБС. С 2015 по 2018 г., в течение

¹ Антонова Людмила Дмитриевна – науч. сотр. кафедры микологии и альгологии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (Lutic-valkiria@yandex.ru); ² Ткаченко Олег Борисович – науч. сотр. лаборатории защиты растений, ФГБУН Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук (otkach@postman.ru; otkach5@gmail.com).

четырёх вегетационных сезонов, было выявлено 137 видов грибов, относящихся к отделу Базидиомицеты. Виды распределяются между 76 родами, принадлежащими к 34 семействам. По трофической специализации большая часть видов (51%) относится к ксилосапротрофам; 33% представляют собой гумусовые и подстилочные сапротрофы, 12% – эктомикоризообразователи, 3% – ксилопаразиты, 1% – сапротрофы на шишках.

В ГБС обнаружены два редких вида базидиальных макромицетов: *Hericium coralloides* (Scop.) Pers. и *Polyporus umbellatus* (Pers.) Fr.

H. coralloides отмечен в единственной точке на территории ГБС, на валежном стволе лиственной породы. На одном стволе обнаружены несколько плодовых тел в одно и то же время. Плодовое тело гриба кораллоподобное (рис. 1, а), обильно разветвленное, с шиповатым гименофором: нижняя поверхность «ветвей» покрыта многочисленными шипами. Шипы покрывают «ветви» почти до самого основания снизу и по бокам, в свежем состоянии шипы белые, при высыхании буреют. Трама мясистая, кремовая до почти белой, по прошествии времени приобретает грязный желтоватый оттенок; жесткая волокнистая, при высыхании твердеет. Специфического запаха не имеет. Споры широкоэллипсоидные, гладкие, толстостенные, бесцветные (3,5–5×2,5–4 мкм). Базидии (30–45×5–6 мкм) узкобулавовидные, четырехспоровые, с пряжкой в основании. Гифы тра-

мы желатинозные, с утолщенными стенками, иногда с перегородками, иногда с перетяжками, амилоидные, диаметр 4–18 мкм. Гриб ксилотроф, вызывает белую гниль.

H. coralloides, найденный в ГБС РАН, был выделен в чистую культуру (рис. 1, б) и в дальнейшем помещен в коллекцию культур кафедры микологии и альгологии Московского Государственного университета имени М.В. Ломоносова. При культивировании на стандартной питательной среде сусло-агар (Благовещенская, 2017) вид хорошо растет в культуре. При культивировании при температуре 4–5 °С начинает формировать плодовые тела на 17-й неделе.

Первая находка сделана 26.09.2016, затем плодовые тела не были отмечены до 17.10.2018. Периодичность формирования плодовых тел (иногда до одного раза в 10 лет) подтверждается литературными данными (Красная книга Калужской области, 2015; Красная книга Мурманской области, 2003; Сафонов, 2016).

Экология и морфология *H. coralloides* также полностью соответствуют данным, приведенным в литературе (Красная книга РФ, 2008; Красная книга Московской области, 2018).

Трутовик зонтичный *Polyporus umbellatus* (Pers.) Fr. выявлен 15.10.2017 на почве в Дендрарии ГБС РАН (рис. 2).

От толстой общей ножки отходит множество небольших черепитчато расположенных шляпок. Шляпки многочисленные, диаметром 1,5–4 см, округлые, цельнокрайние, иногда волнистые, с

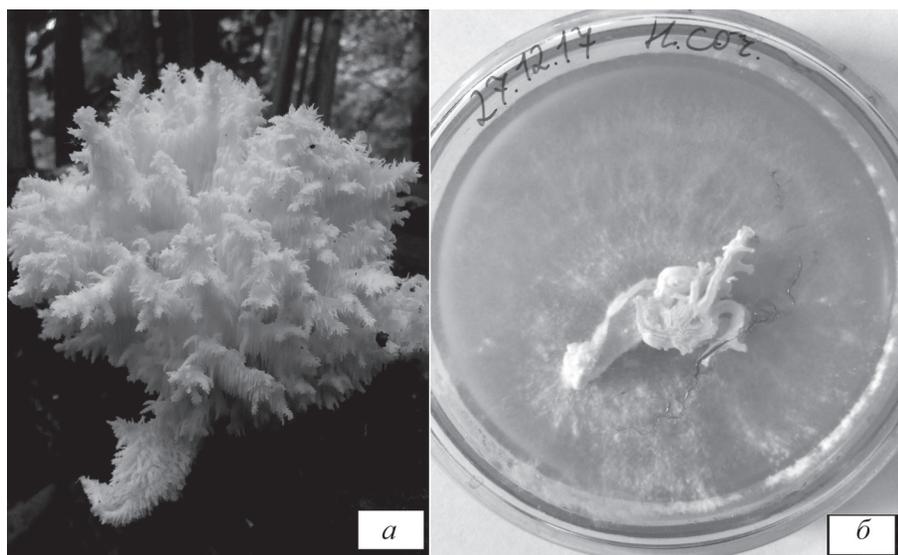


Рис. 1. *Hericium coralloides*, собранный в ГБС РАН: а – плодовое тело, б – формирование плодового тела в культуре

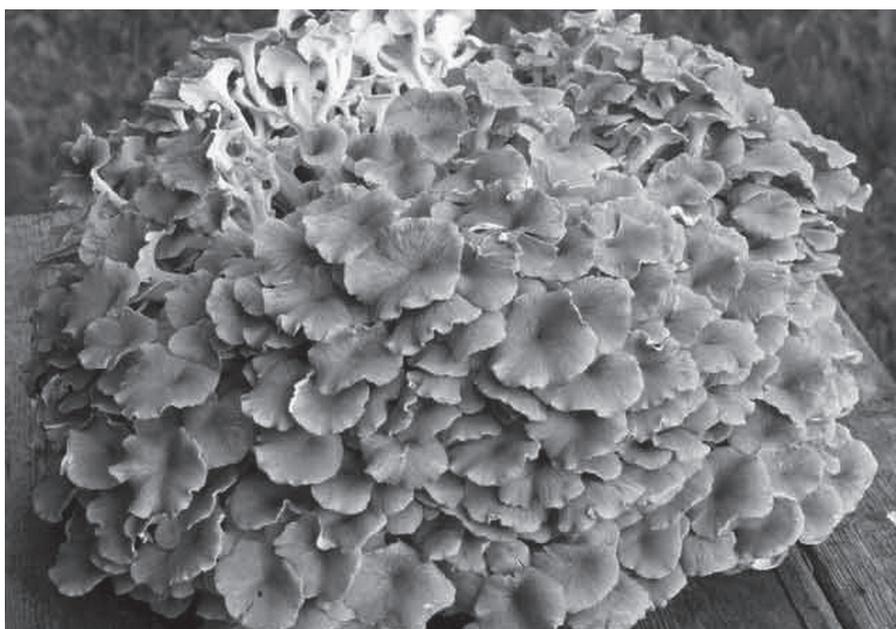


Рис. 2. *Polyporus umbellatus*, собранный в ГБС РАН

небольшим углублением в центре, буроватого или серо-коричневого цвета. Поверхность шляпок слаборадиально-волокнистая. Трама мясистая, плотноволокнистая, желтовато-кремовая. Гименофор кремовый, трубчатый, трубочки короткие, немного низбегают на ножку, поры угловатые. Отдельные шляпки имеют размер 1–4 см, главная ножка сростка 5–7 см в высоту и 2–3 см в диаметре. Споровый порошок белый, споры эллипсоидные, тонкостенные, гладкие (5–7×3,5–4 мкм).

Морфология, экология и фенология *P. umbellatus* полностью соответствуют данным, приведенным в литературе (Красная книга РФ, 2008).

Обсуждение

Ежовик коралловидный или Гериций коралловидный *Hericium coralloides* (Scop.) Pers. (*Hericiaceae*, *Russulales*) занесен в Красные книги 54 субъектов РФ. По данным, представленным в Красной книге России, *H. coralloides* распространен во всей лесной зоне европейской части, в Западной (окрестности г. Новосибирск, Горно-Алтайская АО) и Восточной Сибири (окрестности г. Красноярск, заповедник «Столбы», побережья р. Енисей и оз. Байкал, Читинская и Иркутская области, Южная Якутия), на Дальнем Востоке (окрестности г. Козыревск Камчатской обл., Приморский и Хабаровский края; Амурская обл.). Отмечен на Украине, в Белоруссии, странах Закавказья, Прибалтике и Казахстане, а также в Западной Европе, Азии (Китай, Япония, Корея) и Северной Америке.

Несмотря на обширный ареал, в большинстве регионов повсеместно встречается редко, находится под охраной, принадлежит к 3-й категории (редкий вид). Гриб растет на пнях и валежных стволах лиственных пород (преимущественно березы, реже бука, вяза, ольхи, дуба, липы, осины), а также в смешанных и лиственных, изредка хвойных лесах. Встречается не часто, но регулярно с конца июля до конца сентября.

В базе данных GBIF (<https://www.gbif.org/occurrence/2005317173>; 1946356883; 2005390906; 1946340496) приведены находки этого вида, сделанные недалеко от г. Красногорск (Московская обл.). В черте Москвы вид отмечен в парке Покровское-Стрешнево (сентябрь 2013 г.) и в двух точках в ГБС (сентябрь 2018 г.). Точка, где сделана наша находка, совпадает с одной из точек, указанных в gbif.org.

Hericium coralloides съедобен в молодом возрасте, но так как он, во-первых, является охраняемым видом, а во-вторых, произрастает внутри мегаполиса, его употребление в пищу запрещено. Однако гриб широко используется в медицине (Gorbunova et al., 2005; Wittstein et al., 2016). Поскольку этот вид в природе повсеместно редок и внесен в Красные книги многих регионов страны и государств, его выращивают искусственно (Yurchenco, Warren, 1961; Ko et al., 2005; Yang et al., 2014).

Трутовик зонтичный (грифола разветвленная или зонтичная) *Polyporus umbellatus* (Pers.) Fr. [син. *Grifola umbellata* (Pers.) Pilát] (*Polyporaceae*, *Polyporales*), по данным Красной

книги России (Красная книга РФ, 2008), относится к 3-й категории (редкий вид). Встречается на территории европейской части России, включая Кавказ и Полярный Урал. На азиатской части России обнаружен в Западной, Восточной Сибири (Красноярский край, Прибайкалье) и на Дальнем Востоке. *P. umbellatus* – ксилосапротроф, встречается на лиственных породах деревьев и подстилке. Иногда гриб растет у основания старых стволов, разрушая уже отмершую часть ствола, и на валежнике, иногда приурочен к древесине, погребенной в подстилке. Есть данные, что вид является умеренным факультативным ксилопаразитом, иногда выступает как фитопатогенный гриб на корнях и у основания стволов лиственных пород деревьев и как исключение на хвойных породах (пихта, ель). Динамика численности вида не изучена.

Вид охраняется на федеральном уровне, внесен в Красные книги России и Московской области (Красная книга Московской области, 2018). В Красной книге Москвы *P. umbellatus* отсутствует (Постановление правительства Москвы, 2013). В базе данных GBIF (<https://www.gbif.org/occurrence/1838059783,1990463858>) указываются находки этого вида, сделанные в Московской обл. в июле 2016 г, недалеко от городов Красногорск

и Пушкино. Данные о находках в черте Москвы отсутствуют в указанной базе данных и не встречены в литературе. Таким образом, находку в ГБС можно считать первой для Москвы.

Polyporus umbellatus активно используется для лечения широкого спектра заболеваний, связанных с отеками, обладает мочегонным действием, регулирует выделения из влагалища, используется против желтухи и диареи (Zhao, 2013) обладает противовоспалительным (Sun, Yasukawa, 2008), противоопухолевым и антимутагенным действием (Lee et al., 2004). *P. umbellatus*, как и *H. coralloides*, культивируют (Choi et al., 2003; Huang, Liu, 2008; Xing et al., 2011; Zhao, 2013; Vandara et al., 2015).

Заключение

На территории ГБС РАН было выявлено 137 видов грибов, относящихся к отделу Базидиомицеты. Виды распределяются между 76 родами, принадлежащими к 34 семействам.

Отмечены новые редкие грибы на территории ГБС РАН – ежовик коралловый (*Hericium coralloides*) и новый для Москвы вид – трутовик зонтичный (*Polyporus umbellatus*), который необходимо внести в Красную книгу Москвы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Благовещенская Е.Ю. Микологические исследования: Основы лабораторной техники. М., 2017. 96 с. [Blagoveshchenskaya E.Yu. Mikologicheskiye issledovaniya: Osnovy laboratornoy tekhniki. M., 2017. 96 p.]
- Красная книга города Москвы / Отв. ред. Б.Л. Самойлов, Г.В. Морозова; Департамент природопользования и охраны окружающей среды города Москвы. Экологический фонд развития городской среды «Экогород». 2-е изд., перераб. и доп. М., 2011. 928 с. [Krasnaya kniga goroda Moskvu / Otv. red. B.L. Samoilov, G.V. Morozova; Departament prirodopol'zovaniya i okhrany okruzhayushchei sredy goroda Moskvu. Ekologicheskii fond razvitiya gorodskoi sredy «Ekogorod». 2-e izd., pererab. i dop. M., 2011. 928 s.]
- Красная книга Калужской области. 2-е изд. Калуга, 2015. Т. 1. Растительный мир / пред. редкол. В.А. Антохина. 536 с. [Krasnaya kniga Kaluzhskoi oblasti. 2-e izd. Kaluga, 2015. T. 1. Rastitel'nyi mir / pred. redkol. V.A. Antokhina. 536 s.]
- Красная книга Московской области. 3-е изд., дополненное и переработанное. Министерство экологии и природопользования Московской области; Комиссия по редким и находящимся под угрозой исчезновения видам животных, растений и грибов Московской области / Отв. ред. Т.И. Варлыгина, В.А. Зубакин, Н.Б. Никитский, А.В. Свиридов. М., 2018. 810 с. [Krasnaya kniga Moskovskoi oblasti. 3-e izd., dopolnennoe i pererabotannoe. Ministerstvo ekologii i prirodopol'zovaniya Moskovskoi oblasti; Komissiya po redkim i nakhodyashchimsya pod ugrozoi ischezoveniya vidam zhivotnykh, rastenii i gribov Moskovskoi oblasti. Otv. red. T.I. Varlygina, V.A. Zubakin, N.B. Nikitskii, A.V. Sviridov. M., 2018. 810 s.]
- Красная книга Мурманской области. Правительство Мурман. обл., Упр. природ. ресурсов и охраны окружающей среды МПР России по Мурман. обл.; [Андреева В. Н. и др.]. Мурманск, 2003. 400 с. [Krasnaya kniga Murmanskoi oblasti. Pravitel'stvo Murm. obl., Upr. prirod. resursov i okhrany okruzhayushchei sredy MPR Rossii po Murm. obl.; [Andreeva V. N. i dr.]. Murmansk, 2003. 400 s.]
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). Министерство природных ресурсов и экологии РФ; Федеральная служба по надзору в сфере природопользования; РАН; РБО; МГУ имени М.В. Ломоносова / Сост. Р.В. Камелин и др. М., 2008. 855 с. [Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii (rasteniya i griby). Ministerstvo prirodnykh resursov i ekologii RF; Federal'naya sluzhba po nadzoru v sfere prirodopol'zovaniya; RAN; RBO; MGU im. M.V. Lomonosova / Sost. R.V. Kamelin i dr. M., 2008. 855 s.]
- Постановление правительства Москвы от 19.02.2013 № 79-ПП «О Красной книге города Москвы». URL: <https://www.mos.ru/authority/documents/>

- doc/6854220/ [Postanovlenie pravitel'stva Moskvy ot 19.02.2013 №79-PP «O Krasnoi knige goroda Moskvy». URL: <https://www.mos.ru/authority/documents/doc/6854220/>].
- Сафонов М.А. Факторы выявления видового состава дереворазрушающих базидиальных грибов // Вестн. Оренбургского гос. пед. университета. Электронный научный журнал (Online). 2016. URL: <http://www.vestospu.ru> [Safonov M.A. Faktory vyavleniya vidovogo sostava derevorazrushayushchikh bazidial'nykh gribov // Vestn. Orenburgskogo gos. ped. universiteta. Elektronnyi nauchnyi zhurnal (Online). 2016. URL: <http://www.vestospu.ru>].
- Bandara A.R., Rapior S., Bhat D.J. et al. *Polyporus umbellatus*, an Edible-Medicinal Cultivated Mushroom with Multiple Developed Health-Care Products as Food, Medicine and Cosmetic: A Review // *Cryptogamie Mycol.* 2015. Vol. 36. N 1. P. 3–42.
- Choi K-D., Lee K-T., Shim J.O. et al. A New Method for Cultivation of Sclerotium of *Grifola umbellata* // *Mycobiology.* 2003. Vol. 31. N 2. P. 105–112.
- Funga Nordica*: Agaricoid, boletoid, clavarioid, cyphelloid and gastroid genera I–II / Eds. H. Knudsen, J. Vesterholt. Copenhagen, 2012. 511 p.
- Gorbunova I.A., Perova N.B., Terlyakova N.V. Medicinal Mushrooms of Southwest Siberia // *Int. J. Med. Mushrooms.* 2005. Vol. 7. N 3. P. 403–404.
- Huang H-Ch., Liu Y-Ch. Enhancement of polysaccharide production by optimization of culture conditions in shake flask submerged cultivation of *Grifola umbellata* // *J. Chin. Inst. Chem. Eng.* 2008. Vol. 39. N 4. P. 307–311.
- Ko H.G., Sang G.P., Chang H.P. et al. Comparative study of mycelial growth and basidiomata formation in seven different species of the edible mushroom genus *Hericium* // *Bioresour. Technol.* 2005. Vol. 96. N 13. P. 1439–1444.
- Lee, J. W., Shin, Y. J., Cho, D. J., Lim, H. J., Lee, Y. K., & Choi, W. E. Antitumor and Antimutagenic Effect of the Proteinpolysaccharides from *Polyporus umbellatus*. // *Journal of The Korean Society of Food Science and Nutrition.* 2004. Vol. 33. P. 475–479.
- Nordic Macromycetes.* Vol. 3. Heterobasidioid, Aphyllophoroid and Gasteromycetoid Basidiomycetes. Copenhagen, 1997. 444 p.
- Ryvarden L., Melo I. Poroid fungi of Europe. Oslo, 2014. 445 p.
- Sun Y., Yasukawa K. New anti-inflammatory ergostane-type ecdysteroids from the sclerotium of *Polyporus umbellatus* // *Bioorg. Med. Chem. Lett.* 2008. Vol. 18. N 11. P. 3417.
- Wittstein K., Rascher M., Rupcic Z. et al. Corallocins A-C. Nerve Growth and Brain-Derived Neurotrophic Factor Inducing Metabolites from the Mushroom *Hericium coralloides* // *J. Nat. Prod.* 2016. Vol. 79. N 9. P. 2264–2269.
- Xing Y.-M., Chen J., Lv Y.-L. et al. Determination of optimal carbon source and pH value for sclerotial formation of *Polyporus umbellatus* under artificial conditions // *Mycol. Progr.* 2011. Vol. 10. N 1. P. 121–125.
- Yang B., Liu Y-X., Mu Y-Q. et al. Diversity Status and Conservation Countermeasures of Medicinal Fungus Resource in China // *Appl. Mech. Mater.* 2014. Vol. 694. P. 563–567.
- Yurchenco J.A., Warren G.H. A Laboratory Procedure for the Cultivation and Fructification of Species of *Hericium* // *Mycologia.* 1961. Vol. 53. N 6. P. 566–574.
- Zhao Y-Y. Traditional uses, phytochemistry, pharmacology, pharmacokinetics and quality control of *Polyporus umbellatus* (Pers.) Fries: A review // *J. Ethnopharm.* 2013. Vol. 149. N 1. P. 35–48.
- URL: <https://www.gbif.org/occurrence/2005317173;1946356883;2005390906;1946340496> (*Hericium coralloides*).
- URL: <https://www.gbif.org/occurrence/1838059783;1990463858> (*Polyporus umbellatus*).

Поступила в редакцию / Received 10.02.2019
Принята к публикации / Accepted 14.05.2019

TWO RARE SPECIES OF FUNGI (*HERICIUM CORALLOIDES* AND *POLYPORUS UMBELLATUS*) ON THE TERRITORY OF THE MAIN BOTANICAL GARDEN OF RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

L.D. Antonova¹, O.B. Tkachenko²

Two rare species of basidial macromycetes have been identified: *Hericium coralloides* (Scop.) Pers. and *Polyporus umbellatus* (Pers.) Fr. Both species are in the Red Book of the Moscow Region, *H. coralloides* is included in the list of protected species of Moscow, *P. umbellatus* is listed in the Red Book of the Russian Federation. These species have valuable nutritional and medicinal properties, they are actively used in medicine, due to the fact that they are artificially cultivated. In the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, sporadic finds of *H. coralloides* made by amateur mycologists are known. *P. umbellatus* is registered in Moscow for the first time.

Key words: *Hericium coralloides*, *Polyporus umbellatus*, basidiomycetes, Red Book.

¹ Antonova Lyudmila Dmitrievna, Department of Mycology and Algology, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University (Lutic-vaikiria@yandex.ru); ² Tkachenko Oleg Borisovich, Laboratory of Plant Protection, Main Botanical Gardens named after N.V. Tsitsin of Russian Academy of Sciences (otkach@postman.ru).

УДК 582.241 (470.314)

ПЕРВАЯ НАХОДКА *DIDYMIUM PROJECTILE* (МУХОМЫЦЕТЕС) В РОССИИ

В.И. Гмошинский¹, А.А. Мишулин², А.В. Матвеев³

В 2018 г. в ходе исследования видового разнообразия Судогодского р-на Владимирской обл. были обнаружены спороношения редкого вида *Didymium projectile* T.N. Lakh. et K.G. Mukerji. Ранее этот вид бы отмечен только в Индии, Руанде, Франции и Нидерландах. Внешне *D. projectile* очень похож на *D. squamulosum* (Alb et Schw.) Fr., но отличается от него наличием темных спиральных утолщений на поверхности нитей капиллиция. В работе приведено описание морфологии, рисунки и фотографии, полученные с помощью сканирующей электронной микроскопии.

Ключевые слова: Амоевозоа, Мухогастрия, слизевики, биоразнообразие, редкий вид, СЭМ, Владимирская область.

Mycomycetes are a rather small but widespread group of organisms. Their fruit bodies can be found in almost all biomes of the world (Schnittler et al., 2017). The number of described mycomycete species has steadily increased in recent decades. For example over the past 50 years, the number of described species has increased more than two times: from 422 (Martin, Alexopoulos, 1969) to 980 (Lado, Eliasson, 2017). However, there are no existing illustrations for many species, even those with detailed descriptions. Moreover, some of them are quite rare and very similar to other, much more widespread species. As a result, they are often not taken into account in routine species identification.

One such species is *Didymium projectile*, which is morphologically close to a widespread cosmopolitan species *D. squamulosum* (Alb. et Schwein.) Fr. et Palmquist. The main distinguishing feature of *D. projectile* is the dark spiral bands on capillitial threads. The type specimen was collected and described in India (Lakhanpal, Mukerji, 1979). Part of the material was transferred to the collection of N.E. Nannenga-Bremekamp (National Botanical Garden of Belgium). It was later found in the Netherlands (Nannenga-Bremekamp, 1991), Rwanda, and France (GBIF.org). In 2018, it was detected for the first time in the Vladimir region, Russia.

Specimen examined: Vladimir region, Sudogodsky district, Lobanovo village, 56°0'47" N, 40°48'43" E, ± 200 m. Forest dominated by pine (*Pinus sylvestris* L.). Leg.: Mishulin A.A., det. Gmoshinskiy V.I., 18.VIII.2018 (MYX 9790).

Specimen description: Sporocarps: stalked sporangia in compact group, 0.45–0.6 mm high. Sporangium globose, slightly flattened, umbilicate below, 0.3–0.4 mm thick, 0.4–0.5 mm diam., white (fig. 1, A). Peridium thin, membranous, translucent, with a dusting of stellate white crystals (fig. 1, B; 2, A) that are larger than the spores (7–20 µm diam.). Dehiscence by plates that remain attached to the ends of capillitium threads. Hypothallus white, calcareous, forms disc at the base of standalone sporangium, sometimes adhered and forms loose net. Stalk short, 0.2–0.3 mm high, sometimes hidden by umbilicus at the base of sporocarp, rugose, white, calcareous. Collumella depressed-globose, up to 0.2 mm in diam., calcareous, white. Capillitium of threads, connected to base of the sporangium, thin (1.5–2 µm diam.), light-brown, with dark spiral and globose thickness (up to 5 µm diam.). Length of the thread fragment on which the spiral thickening is located is 13–23 µm (fig. 1, B; 2, A, B). Spores black in mass; light-brown in transmitted light, globose, uniformly thickened, 8.2–9.5 µm diam., ornamented by warts, adhered in lines and loose net (fig. 2, D). Plasmodium unknown.

¹ Гмошинский Владимир Иванович – ст. преподаватель кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (rubisco@list.ru); ² Мишулин Артем Александрович – аспирант кафедры биологии и экологии Института биологии и экологии ФГБОУ ВО «Владимирский государственный университет имени Александра Григорьевича и Николая Григорьевича Столетовых» (mishulin888@gmail.com); ³ Матвеев Андрей Владимирович – аспирант кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (andmatveev@gmail.com).

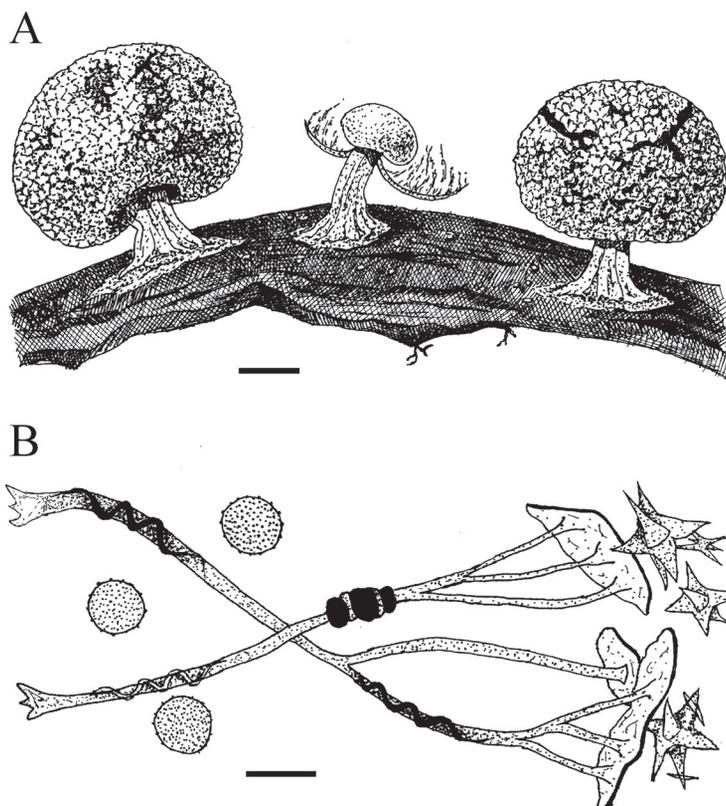


Fig. 1. *Didymium projectile* MYX 9790. A – Group of sporocarps. B – Capillitium and spores ($\times 1000$). Scale bars: A = 2 mm; B = 10 μm

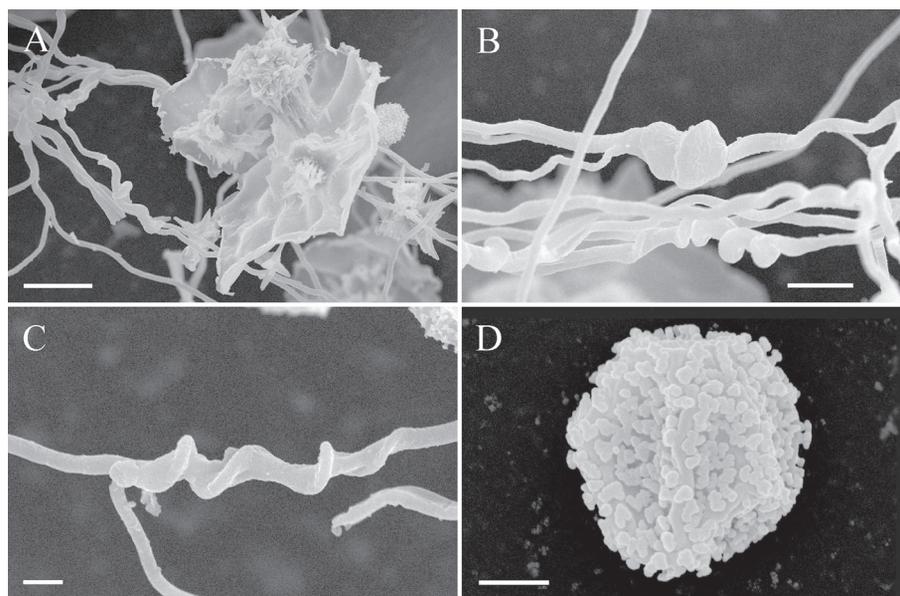


Fig. 2. Capillitium and spores of *Didymium projectile* MYX 9790, SEM. A – Part of peridium with attached stellate lime. B – Part of capillitial thread with globose and spiral bands. C – Part of capillitial thread with spiral bands. D – Spore. Scale bars: A = 10 μm ; B = 5 μm ; C = 2 μm ; D = 2 μm

Iconography: Lakhanpal, Mukerji, 1979 (fig. 2 b, d); Nannenga-Bremekamp, 1991, p. 294; Neubert et al., 1995 (fig. 130).

Substrate: on leaf litter of broad-leaved trees.

Notes. Our specimen generally corresponds to the original description; however, the sporangia are slightly shorter (0.45–0.6 mm), while the description of type specimen says that they can reach 1.2 mm in height. In some cases, *D. projectile* can form almost sessile sporangia on very short stalks, which are hidden in umbilicate base. A description of such specimen is given in the work of N.E. Nannenga-Bremekamp (1991).

We are grateful to members of the Interdepartmental Electron Microscopy Laboratory (Faculty of Biology, Lomonosov MSU) for their technical support and to N.I. Kireeva for illustration of specimen MYX 9790. Work on the collection and identification of the material was supported by the State task of MSU, part 2 (topic no. AAAA-A16-116021660).

According to the type specimen description, one of the morphological features of this species are dark swellings at the ends of capillitium threads (Lakhanpal, Mukerji, 1979). However, Nannenga-Bremekamp (1991, p. 294) does not mention this feature and the figure clearly shows that the capillitial threads are widened at the ends, forming funnel-shaped structures attached to the inner surface of the peridium. In our specimen, the terminal parts of the capillitial threads have visible dark rounded thickenings, but we are not sure that they are associated precisely with the capillitial threads endings. Thus, this should not be considered the main feature in the identification of *D. projectile*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Lakhanpal T.N., Mukerji K.G. Taxonomic studies on Indian Myxomycetes XVIII. Two new species of *Didymium* // *Revue de Mycologie*. 1979. Vol. 43. P. 187–192.
- Lado C., Eliasson U. Taxonomy and systematics: current knowledge and approaches on the taxonomic treatment of Myxomycetes / Eds. S.L. Stephenson, C.A. Rojas. *Myxomycetes: biology, systematics, biogeography and ecology*. 1th ed. L., 2017. P. 205–251.
- Martin G.W., Alexopoulos C.J. *The Myxomycetes*. Iowa City, 1969. 566 p.
- Nannenga-Bremekamp N.E. A guide to temperate myxomycetes. Bristol, 1991. 409 p.
- Schnittler M., Dagamac N.H.A., Novozhilov Y.K. Biogeographical patterns / Eds. S.L. Stephenson, C.A. Rojas. *Myxomycetes: biology, systematics, biogeography, and ecology*. 1th ed. L., 2017. P. 299–331.
- GBIF.org. *Didymium projectile* T.N.Lakh. & Mukerji. 2017. GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org 7.03.2019.

Поступила в редакцию / Received 08.04.2019
Принята к публикации / Accepted 21.05.2019

FIRST RECORD OF *DIDYMIUM PROJECTILE* (MYXOMYCETES) IN RUSSIA

V.I. Gmoshinskiy¹, A.A. Mishulin², A.V. Matveev³

Didymium projectile T.N. Lakh. et K.G. Mukerji is reported from Sudogodsky district of Vladimir region as a species new to Russia. It was previously reported from India, Rwanda, France, and the Netherlands. *D. projectile* is very similar to *D. squamulosum* (Alb. et Schwein.) Fr. et Palmquist, but differs by dark spiral bands on capillitial threads. The morphology of the fruit bodies (sporocarps) of the species was examined by light microscopy and scanning electron microscopy (SEM), and images of relevant details are included.

Key words: Amoebozoa, Myxogastria, slime moulds, biodiversity, rare species, SEM, Vladimir region.

¹ Gmoshinskiy Vladimir Ivanovich, Department of Mycology and Algology, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University (rubisco@list.ru); ² Mishulin Artyom Aleksandrovich, Department of Biology and Ecology, Institute of Biology and Ecology, Vladimir State University (mishulin888@gmail.com); ³ Matveev Andrey Vladimirovich, Department of Mycology and Algology, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University (andmatveev@gmail.com).

УДК 581.5:581.15:58.009

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ УДЕЛЬНОЙ ЛИСТОВОЙ ПОВЕРХНОСТИ И ЖИЗНЕННЫХ СТРАТЕГИЙ *SILENE LATIFOLIA* POIR. (CARYOPHYLLACEAE)

К.Б. Попова¹, С.Н. Лысенков², И.А. Талызина³, Ф.А. Целлариус⁴

Функциональные признаки растений, в том числе удельная листовая поверхность (УЛП), и жизненные стратегии способны широко варьировать внутри вида и отражают реакцию растений на внешние факторы, а также связаны с рядом морфо-физиологических признаков. На примере двудомного малолетнего вида *Silene latifolia* изучена внутривидовая изменчивость УЛП и жизненных стратегий, обусловленная возрастом, полом и условиями местообитания. УЛП *S. latifolia* значимо выше ($286,6 \pm 11,8 \text{ см}^2/\text{г}$, $n = 38$) на залежи с более богатыми почвами и более низким травяным ярусом, чем на залежи с более кислыми и бедными почвами и более высоким травяным ярусом ($256,6 \pm 7,8 \text{ см}^2/\text{г}$, $n = 43$). Показано, что УЛП *S. latifolia* не зависит от пола и возраста растений. У более низких растений УЛП выше из-за затенения в глубине травостоя. Жизненные стратегии *S. latifolia* не различаются у мужских и женских особей, но зависят от местообитания: на регулярно косимой залежи проявляется более рудеральная и менее конкурентная стратегия (C:S:R, % = 20:12:68), чем на лугу без хозяйственного использования (C:S:R, % = 30:9:61). Различия в жизненных стратегиях проявляются у *S. latifolia* только со второго года жизни.

Ключевые слова: *Silene latifolia*, удельная листовая поверхность, функциональные признаки, жизненные стратегии, половой диморфизм, возрастная изменчивость.

Удельная листовая поверхность (УЛП) – отношение площади листовой пластинки к ее массе – является одним из функциональных признаков растений, которые отражают стратегию вида в тех или иных условиях, а также определяют реакцию видов на экологические факторы, их влияние на другие трофические уровни, а также свойства экосистемы в целом (Perez-Harguindeguy et al., 2013). Функциональные признаки, в том числе УЛП, могут широко варьировать в зависимости от разных факторов, что создает необходимость их изучения у каждого отдельного вида в разных условиях (Cordlandwehr et al., 2013).

УЛП коррелирует со многими морфофизиологическими признаками, такими как относительная скорость роста, биомасса растения, интенсивность фотосинтеза и интенсивность дыхания (Poorter, Remkes, 1990; Garnier, 1992; ten Brink, Bruun, 2011;

Garnier et al., 2016). При сравнении УЛП разных видов обнаружена зависимость этого показателя от диаметра стебля (Garnier et al., 2016), биомассы листьев и биомассы стеблей растения (Delph et al., 2002). УЛП может зависеть от экологических условий: освещенности, богатства (Meziane, Shipley, 2001) и влажности почвы (Delph et al., 2011). УЛП – важная морфофизиологическая характеристика, варьирующая у разных видов в разных диапазонах, что позволяет использовать ее (вместе с массой листа в состоянии полного тургора) для определения жизненных стратегий видов по системе CSR (Pierce et al., 2017; Grime, 1974).

Объектом нашего исследования стала *Silene latifolia* Poir., 1789 (= *Melandrium album* (Mill.) Garcke, *Silene alba* (Mill.) E.H.L. Krause, *Silene pratensis* (Rafn) Godr., Caryophyllaceae; не путать с *Silene latifolia* (Mill.) Britten & Rendle = *Silene vulgaris* (Moench) Garcke), вид из рода,

¹ Попова Ксения Борисовна – ассистент кафедры геоботаники биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (asaarum@mail.ru); ² Лысенков Сергей Николаевич – ст. науч. сотр. кафедры биологической эволюции биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (s_lysenkov@mail.ru); ³ Талызина Ирина Александровна – студентка кафедры биоорганической химии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (irina.talyzina@yahoo.com); ⁴ Целлариус Федор Алексеевич – студент кафедры зоологии позвоночных биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (th.cellarius@yandex.ru).

ставшего модельным для эволюционных и экологических исследований (Bernasconi et al., 2009). *S. latifolia* – двудомное малолетнее поликарпичное насекомоопыляемое травянистое растение с хромосомным определением пола. Этот вид имеет широкий ареал; встречается на лугах, полянах и в светлых лесах.

Половой диморфизм УЛП у *S. latifolia* в природе мало изучен. В некоторых исследованиях УЛП мужских и женских особей не различались (Delph et al., 2002), в то время как в других УЛП мужских особей была выше (Delph et al., 2010, 2011). В этих же работах описаны генетические причины различия УЛП в зависимости от возраста.

Встречающиеся в литературе данные о связи УЛП с другими функциональными признаками (как у *S. latifolia*, так и у других видов растений) противоречивы, при этом большая часть исследований была проведена на растениях, выращенных в лабораторных условиях (Delph et al., 2002, 2005, 2010, 2011; Meziane, Shipley, 2001, Steven et al., 2007).

Для ряда функциональных признаков (высота, содержание сухого вещества в листьях и содержание азота в листьях) на 16 видах сосудистых растений показано наличие внутривидовой межпопуляционной изменчивости (Albert et al., 2010). Поскольку содержание сухого вещества в листьях, представляющее отношение сухой массы листа к массе в состоянии полного тургора, сильно коррелирует с УЛП (Garnier et al., 2016), логично предположить, что и для этого параметра существует межпопуляционная изменчивость. Однако популяции растений, распадающиеся на отдельные ценопопуляции, могут обладать и внутривидовой изменчивостью, которая связана с индивидуальной генетической неоднородностью особей, возрастной структурой, половым составом и факторами местообитаний. Поэтому в нашей работе мы уделили внимание внутривидовой изменчивости УЛП, исследуя вопрос о различиях, обусловленных полом, возрастом и экологическими условиями местообитаний, а также связь этого показателя с морфофизиологическими признаками.

Материалы и методы

Район исследования. В июле 2017 г. были исследованы две ценопопуляции *S. latifolia* в Одинцовском р-не Московской обл. на двух залежных суходольных лугах: около дер. Гигирево (далее Гигиревское поле) и между с. Луцино и дер. Ново-Шихово вблизи обсерватории Института физики атмосферы РАН (далее Обсерва-

торное поле). Расстояние между участками по прямой составляет 5,5 км. Это расстояние, не превышающее радиус полета опылителей этого вида, а также тот факт, что особи *S. latifolia* встречаются между этими локациями, позволяет нам рассматривать эти ценопопуляции как части одной популяции. На исследованном участке Гигиревского поля, находящемся на более ранней стадии сукцессии, доминировали виды злаков: *Festuca pratensis*, *Elytrigia repens*, *Phleum pratense*, а также *Geum rivale*. Высота травяно-кустарничкового яруса не превышала 0,5–0,6 м. Общее проективное покрытие варьировало от 60 до 95%. Для Обсерваторного поля характерно большее участие видов разнотравья, здесь доминируют *Silene latifolia*, *Erigeron canadensis*, *Erigeron annuus*, *Agrostis capillaris*, *Solidago virgaurea*. Высота травяно-кустарничкового яруса 1,0–1,2 м. Общее проективное покрытие варьировало от 90 до 98%.

Местообитания также отличаются характером хозяйственного использования: Гигиревское поле выкашивается, Обсерваторное поле вытаптывается при сборе земляники.

Сбор материала. В каждом местообитании выполнены геоботанические описания в четырехкратной повторности площадью 5×5 м, которые были обработаны по шкалам Г. Элленберга (Уланова, Жмылев, 2014).

Почвенные пробы отбирали в десятикратной повторности на одно местообитание на глубине 3 см и с поверхности. Почвенные образцы высушивали в сушильном шкафу при температуре 105 °С в течение 10 ч. Значение pH определяли в водной суспензии (Аринушкина, 1970) при соотношении почвы и воды 1,0:2,5. Содержание активных фосфатов определяли методом Кирсанова (Воробьева, 1998).

Растения выкапывали, определяли пол и возраст (по числу розеток, учитывая остатки листьев, и числу остатков цветоносных побегов на корневище), после чего для каждого местообитания случайным образом выбирали по 4 особи каждого возраста (1–4 года) и пола. Всего для анализа использовано 81 растение: с Гигиревского поля 38 генеративных особей (19 женские, 19 мужские), с Обсерваторного – 43 (22 женские, 21 мужская). Все отобранные растения находились на более или менее одной фенологической стадии между началом и концом цветения, что является стандартным при изучении функциональных признаков (Cordlandwehr et al., 2013).

У растений измеряли высоту самого высокого генеративного побега, число цветков, число генеративных побегов. У женских особей подсчитыва-

ли число семязачатков в самой зрелой коробочке. Фертильность пыльцы определяли ацетокарминовым методом.

Для определения УЛП в сухом состоянии (отношение площади листа к массе сухого листа) и УЛП в состоянии полного тургора (отношение площади листа к массе влажного листа) выбирали один неповрежденный световой лист ниже соцветия. Листья на несколько часов помещали в кювету на влажную ткань. Листья в состоянии полного тургора взвешивали на весах «ACCULAB ATL 80d4» с точностью до 0,0001 г., сканировали и вычисляли их площадь с помощью программы ImageJ 1.46. Затем листья высушивали в сушильном шкафу «SNOL 67/350» в течение 8 ч при температуре 80 °С и взвешивали.

Статистический анализ данных проводили, используя пакет STATISTICA 8.0. Для сравнения показателей экологических факторов применяли однофакторный дисперсионный анализ. Для оценки влияния пола и возраста на УЛП использовали многофакторный дисперсионный анализ.

Выявление факторов, значимо влияющих на УЛП, проводили с помощью общей линейной модели (General Linear Model), включающей в качестве независимых как качественные (местообитание и пол), так и количественные (высота растения) переменные, а также парные взаимодействия этих факторов.

Такой показатель, как возраст, был исключен из этой модели, чтобы не перегружать ее переменными, учитывая объем выборки. Так как полная модель несущественно отличалась по информационному критерию Акаике (AIC от наилучшей, 889 и

886 соответственно), то мы приводим именно полную модель. Связь между количественными признаками анализировали с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена (R_s).

Для расчета жизненной стратегии видов использовали алгоритм «StrateFu» (Pierce et al., 2017). Влияние местообитания, пола и возраста на жизненные стратегии выявляли с помощью многомерного дисперсионного анализа (MANOVA), который позволяет определить совокупные различия в нескольких зависимых переменных (в нашей работе – проявления отдельных стратегий). Данные были проверены на соответствие предположениям этого метода. Наиболее сильно от них отклонялась стресс-толерантность, а конкурентность и рудеральность показывали вполне удовлетворительное соответствие (нормальное распределение остатков, независимость средних и дисперсий). Но поскольку удаление одной из зависимых переменных не влияет на значимость (так как сумма значений всех стратегий по определению равна 100%), то мы сочли применение многомерного дисперсионного анализа приемлемым.

Результаты

Экологические условия изученных местообитаний. Местообитания значимо различаются по реакции и богатству почв и не отличаются по факторам влажности и освещенности (табл. 1, табл. 2). Средние экологические показатели для Гигиревского поля ближе к оптимуму *S. latifolia* (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Анализ местообитаний по экологическим шкалам (среднее ± стандартная ошибка)

Экологический фактор	Гигиревское поле (n = 5)	Обсерваторное поле (n = 5)	Оценки для <i>Silene latifolia</i> (по Элленбергу)
<i>L</i>	7,1 ± 0,1	6,9 ± 0,0	8
<i>F</i>	4,8 ± 0,1	4,7 ± 0,1	4
<i>R*</i>	5,6 ± 0,1	5,2 ± 0,1	X
<i>N*</i>	6,1 ± 0,1	5,3 ± 0,0	7

О б о з н а ч е н и я: *L* – освещенность, *F* – влажность почвы, *R* – реакция почвы, *N* – богатство почвы минеральным азотом.

П р и м е ч а н и я: звездочкой (*) отмечены значимые различия средних, $p < 0,05$.

Т а б л и ц а 2

Кислотность и богатство фосфором разных местообитаний по данным лабораторных исследований (среднее \pm стандартная ошибка)

Почвенный экологический фактор	Гигиревское поле ($n = 10$)	Обсерваторное поле ($n = 10$)
pH, пробы с поверхности*	6,41 \pm 0,14	6,09 \pm 0,05
pH, пробы с глубины 3 см*	6,43 \pm 0,15	5,95 \pm 0,09
Концентрация активных фосфатов в почве (мг/100г почвы)	41,03 \pm 2,9	35,25 \pm 6,72

П р и м е ч а н и я: звездочкой (*) отмечены значимые различия средних, $p < 0,05$.

Т а б л и ц а 3

Результат построения общей линейной модели для УЛП на основании пола растения, местообитания и высоты особи

Фактор	df	F	p
Пол	1	1,21	0,27
Местообитание	1	2,15	0,15
Высота*	1	18,12	<0,001
Пол \times местообитание	1	1,73	0,19
Пол \times высота	1	1,97	0,16
Местообитание \times высота*	1	4,89	0,03

П р и м е ч а н и я: звездочкой (*) отмечены значимые переменные.

Т а б л и ц а 4

Результаты многомерного дисперсионного анализа жизненных стратегий смолевки белой

Фактор	Лямбда Вилкса	F	df	p
Пол	0,98	0,79	2	0,46
Возраст	0,89	1,27	6	0,28
Местообитание*	0,62	19,93	2	<0,001
Пол \times возраст	0,89	1,26	6	0,28
Пол \times местообитание	0,97	0,85	2	0,43
Возраст \times местообитание*	0,76	3,11	6	0,007

П р и м е ч а н и я: звездочкой (*) отмечены значимые факторы.

Т а б л и ц а 5

Значения массы сухих листьев, площади листьев и высоты растений в двух местообитаниях (среднее \pm стандартная ошибка)

Морфологический признак	Гигиревское поле ($n = 38$)	Обсерваторное поле ($n = 43$)
Высота побегов, см*	48,7 \pm 2,9	93,5 \pm 4,1
Площадь листьев, см ² *	3,7 \pm 0,3	7,5 \pm 0,8
Масса сухих листьев, г*	0,01 \pm 0,001	0,03 \pm 0,003

П р и м е ч а н и я: звездочкой (*) отмечены значимые различия средних, $p < 0,001$.

Почвы на Гигиревском поле характеризуются более нейтральной реакцией по сравнению с более кислыми почвами на Обсерваторном поле (табл. 2). По содержанию активных фосфатов в почве местообитания значимо не различаются (табл. 2).

УЛП сухого листа изменялась от 171,9 до 530,9 см²/г (среднее ± стандартная ошибка = 270,6 ± 7,1; n = 81). Данные однофакторного дисперсионного анализа показали, что средняя УЛП сухого листа на Гигиревском поле (286,6 ± 11,8 см²/г; n = 38) была значимо выше (F = 4,688; df = 1; p = 0,033), чем на Обсерваторном (256,6 ± 7,8 см²/г; n = 43), т.е. в более нейтральных и богатых азотом условиях растения были склонны развивать более тонкие листья. Оценки других экологических факторов (освещенность, влажность) по шкалам Г. Элленберга были также ближе к оптимальным значениям для *S. latifolia* на Гигиревском поле (табл. 1).

Согласно результатам многофакторного дисперсионного анализа объединенной выборки, УЛП не связана с полом (F = 0,029; df = 1; p = 0,866) и возрастом (F = 0,698; df = 3; p = 0,556; табл. 3). Взаимодействие таких факторов, как пол и возраст, также незначимо (F = 1,024; df = 3; p = 0,387). Аналогичный результат получен и

при анализе связи УЛП с полом и возрастом в каждом местообитании. Таким образом, эта характеристика остается постоянной для ценопопуляции в целом, но варьирует между местообитаниями.

Общая линейная модель показала, что значимо с УЛП связаны только высота растений и взаимодействие местообитания (т.е. экологических условий) с высотой растений (табл. 3). При этом наибольший эффект вызывает высота. Взаимодействие таких факторов, как высота и местообитание, проявляется в том, что на Гигиревском поле УЛП сильнее убывает с увеличением высоты растений, чем на Обсерваторном поле (рис. 1).

Высота особей *S. latifolia* (табл. 5) значимо различалась между местообитаниями (F = 75,622; df = 1; p < 0,001). У более низких особей на Гигиревском поле при относительно высокой УЛП развиваются листья с такой же площадью, как и у высоких особей и даже с возможной тенденцией к увеличению (R_s = -0,22; p = 0,18). При этом на Обсерваторном поле наблюдалась большая площадь листа у более высоких особей (R_s = 0,63; p < 0,001).

Таким образом, на Гигиревском поле сильнее проявляется тенденция к тому, что более низкие растения производят более тонкие листья с относительно большей площадью, что позволяет компенсировать недостаток фотосинтетической

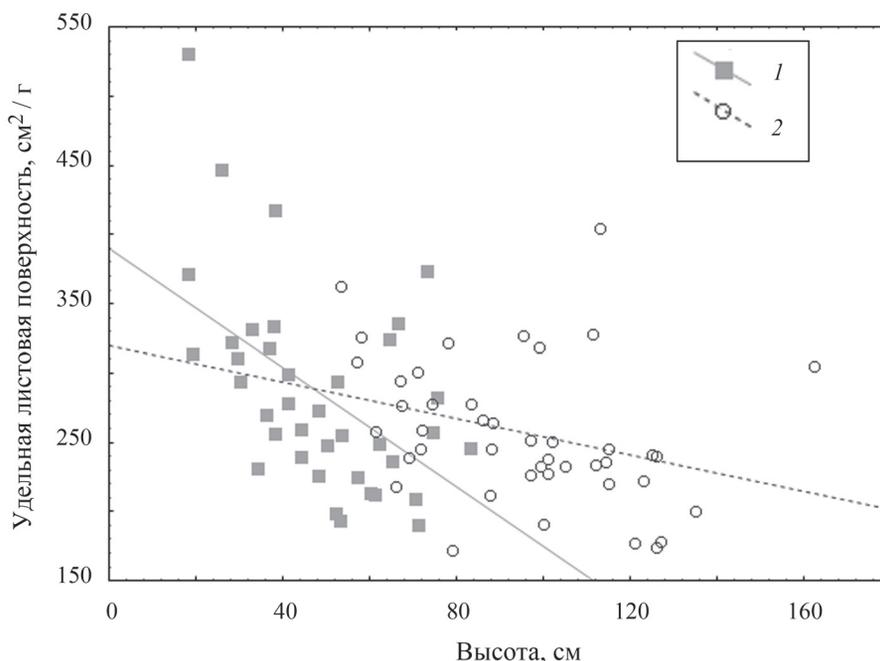


Рис. 1. Связь сухой УЛП с высотой в разных местообитаниях:
 1 – ГП УЛП = 390,0734 – (2,1477 × высота); 2 – ОП УЛП = 319,2498 – (0,6571 × высота)
 (ГП – Гигиревское поле, ОП – Обсерваторное поле)

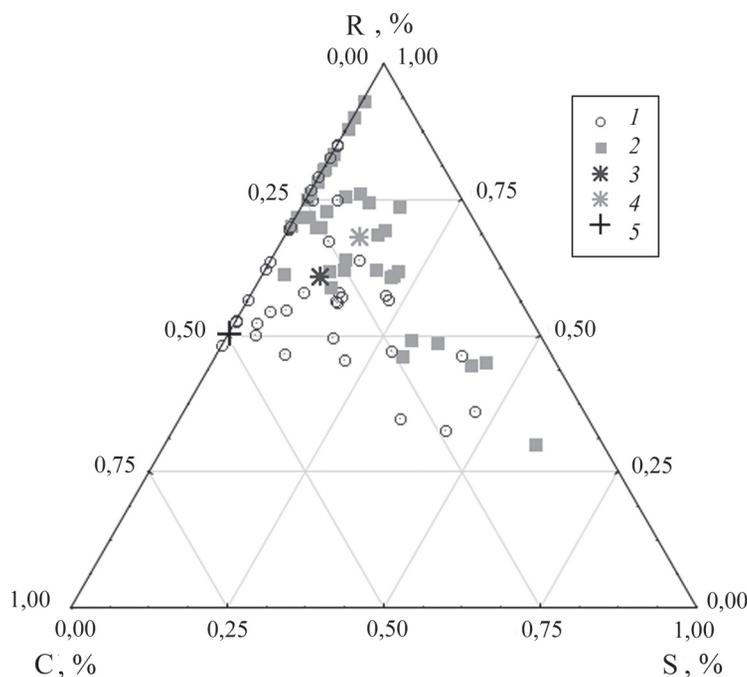


Рис. 2. Жизненные стратегии *S. latifolia* в двух местообитаниях: 1 – ОП (Обсерваторное поле), 2 – ГП (Гигиревское поле), 3 – центроид ОП, 4 – центроид ГП, 5 – оценка по Pierce et al. (2017)

активности из-за затененности для такого светолюбивого вида, как *S. latifolia*.

Корреляция между УЛП и такими генеративными признаками, как фертильность пыльцы ($R_s = -0,05$; $p = 0,74$) и число семязачатков ($R_s = -0,03$; $p = 0,91$), не обнаружена. Корреляция с числом цветков на один генеративный побег слабоотрицательна и значима ($R_s = -0,24$; $p = 0,03$).

Жизненные стратегии. Жизненная стратегия *S. latifolia* по системе CSR (рис. 2) – рудеральная/конкурентно-рудеральная (R/CR), процентное соотношение проявления каждой стратегии (C:S:R) составило в среднем 25:10:64. Многомерный дисперсионный анализ показал (табл. 4), что жизненные стратегии *S. latifolia* значительно различаются в двух ценопопуляциях: процентное соотношение C:S:R на Гигиревском поле составило 20:12:68, на Обсерваторном – 30:9:61. На Обсерваторном поле у *S. latifolia* значительно более конкурентная и менее рудеральная стратегия. Эти различия начинают проявляться только с двухлетнего возраста (значимы взаимодействие факторов, местообитание и возраст) (рис. 3).

Обсуждение

УЛП связана с площадью листовой пластинки как математически (площадь листа непосредственно используется при расчете УЛП),

так и анатомически. При увеличении площади листовой пластинки растению необходимо увеличивать толщину и плотность листьев для сохранения прочности. Эта закономерность была неоднократно показана на разных видах растений (Ахметжанова и др., 2011; Pickup et al., 2005). Таким образом, различия в УЛП между двумя местообитаниями можно объяснить различиями в размерах листьев. Проверка этой гипотезы показала, что в обоих местообитаниях площадь листьев не коррелировала с УЛП: на Гигиревском поле $R_s = 0,13$ ($n = 38$, $p = 0,42$), на Обсерваторном – $R_s = -0,10$ ($n = 43$, $p = 0,52$). Вероятно, находясь в глубине травостоя, особи *S. latifolia* не испытывают сильного механического стресса, а различия в УЛП определяются не только площадью листа.

Влияние экологических факторов на изменчивость УЛП. Экологические факторы существенно влияют на УЛП у разных видов растений. Один из них – освещенность, поскольку от нее зависит баланс скорости фотосинтеза и дыхания (оба процесса усиливаются при большем количестве света) (Garnier et al., 2016). Связь между УЛП и освещенностью может быть как положительной, так и отрицательной. Положительная связь была показана для теневыносливых вечнозеленых растений (Valladares, Niinemets, 2008), отрицательная – для летнезе-

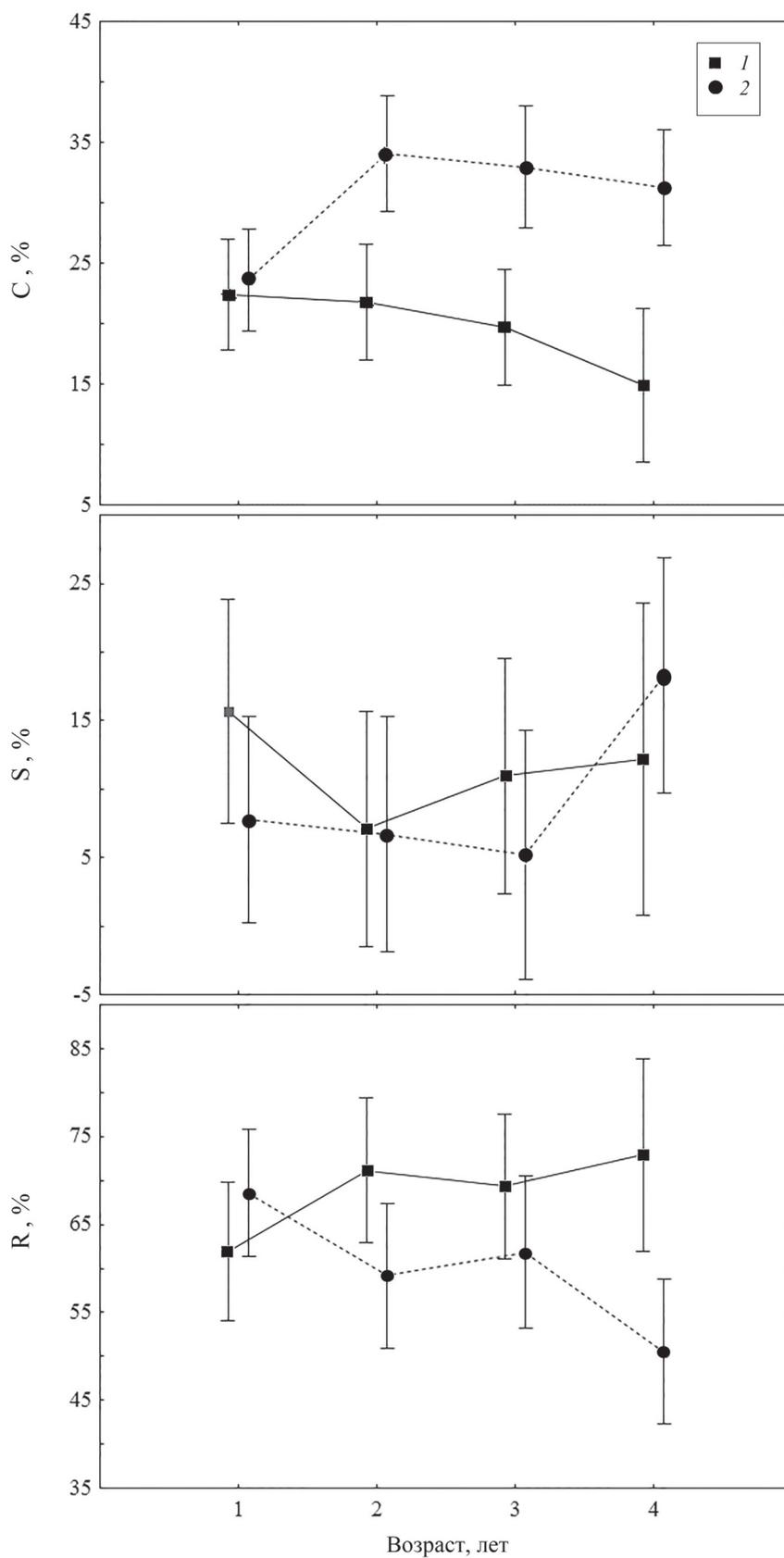


Рис. 3. Зависимость жизненных стратегий *S. latifolia* от возраста: 1 – Гигиревское поле, 2 – Обсерваторное поле (С – конкурентная стратегия, S – стресс-толерантная стратегия, R – рудеральная стратегия)

ленных и летне-зимнезеленых травянистых растений, причем как теневыносливых, так и светолюбивых (Poorter, Remkes, 1990; ten Brink, Bruun, 2011). Увеличение УЛП при недостатке света считается адаптацией, связанной с конкуренцией за свет, поскольку в таких условиях более выгодной оказывается стратегия быстрого развития короткоживущих тонких листьев.

Согласно оценкам по экологическим шкалам, изученные нами местообитания значительно не различаются по степени освещенности, хотя и имеют различия в высоте и общем проективном покрытии, что может влиять на степень затенения отдельных побегов в глубине травостоя. Высота особей *S. latifolia* также различается в двух местообитаниях и определяется высотой травостоя в каждом из них. Выявленная отрицательная корреляция между высотой растений и УЛП, проявляющаяся как на обобщенной выборке, так и в отдельных ценопопуляциях, может быть реакцией на недостаток инсоляции: более низкие растения сильнее страдают от затенения в глубине травостоя и для компенсации увеличивают УЛП, чтобы повысить эффективность фотосинтеза. Согласно гипотезе «функционального равновесия» (Poorter et al., 2011), растения смещают аллокацию в сторону наиболее лимитирующего фактора, т.е. увеличивают биомассу подземных органов, если они лимитированы почвенными факторами, и надземных органов, если они лимитированы факторами наземной среды.

В эксперименте с 22 видами травянистых светолюбивых растений было показано (Meziane, Shipley, 2001), что на бедном азотом субстрате различия в УЛП, связанные с разной степенью освещенности, могут не проявляться. В нашей работе в условиях более бедных почв Обсерваторного поля зависимость УЛП от высоты растения проявляется слабее, что выражается в более пологой линии регрессии (рис. 1).

В условиях недостатка минерального азота растения продуцируют более толстые и долгоживущие листья, смещая аллокацию к подземным органам (Garnier et al., 2016; Lambers et al., 2008). Подобная закономерность наблюдается и в нашей работе: УЛП выше на более богатом азотом Гигиревском поле. Учет дополнительного признака, а именно высоты растений (табл. 3), делает эти различия незначимыми, так как изменчивость УЛП между местообитаниями объясняется различиями в высоте растений.

В обоих изученных нами местообитаниях почвы по влажности не различаются (табл. 1), что не

позволило нам проверить действие этого фактора в природе.

Связь УЛП с полом растения. На основании ранее полученных данных можно утверждать, что различия УЛП у женских и мужских особей *S. latifolia* широко варьируют и редко бывают значимы (Delph et al., 2002, 2005). В ряде экспериментов (Delph et al., 2010, 2011) УЛП у мужских особей была выше, чем у женских. Указанный автор объясняет это тем, что при производстве более тонких листьев мужские особи смещают аллокацию в генеративные органы, что позволяет произвести больше цветков и пыльцы. Однако это возможно только в условиях хорошего обеспечения водой, а в засушливых условиях отбор у мужских особей увеличивает толщину листьев и уменьшает УЛП. Женские растения с пониженной УЛП выживают хуже, чем со средней и выше среднего УЛП (Delph et al., 2011). Изученные нами местообитания не различались по влажности, между полами также не проявились различия в УЛП.

Связь УЛП с другими генеративными признаками. В обоих местообитаниях не наблюдалось связи УЛП ни с фертильностью пыльцы, ни с числом семязачатков. Однако число цветков на один генеративный побег отрицательно коррелирует с УЛП. Анализ этой связи у особей разного пола из разных местообитаний не выявил какой-либо общей закономерности: на Гигиревском поле значима корреляция только у женских особей, а на Обсерваторном – только у мужских.

Наши результаты противоречат известным из литературы данным (Delph et al., 2011; Steven et al., 2007) о положительной корреляции числа цветков и УЛП. В лабораторных условиях было установлено, что у *S. latifolia* связь между числом цветков и параметрами листа, такими как масса, длина (Steven et al., 2007) и УЛП (Delph et al., 2011), обусловлена генетически и сильнее проявляется у мужских растений. При искусственном отборе растений с большим числом мелких цветков как у мужских, так и у женских особей листья становятся тоньше с увеличением числа цветков (Delph et al., 2005), что согласуется с генетической положительной корреляцией между УЛП и числом цветков. Противоречие наших результатов данным о генетически обусловленной связи между УЛП и числом цветком может быть вызвано двумя причинами. Во-первых, наследование признаков зависит от состава генофонда конкретной популяции: генетически обусловленная связь может проявляться в одних

популяциях, но не проявляться в других (Ли, 1978). Во-вторых, в полевых условиях на растения влияет множество факторов, учесть которые в полном объеме практически невозможно, что может маскировать проявление отдельных закономерностей.

Жизненные стратегии. Средняя жизненная стратегия в изученной популяции (R/CR) соответствовала таковой, приведенной в статье (Pierce et al., 2017), рассчитанной на основе данных из международной базы TRY. Однако при более детальном анализе процентного соотношения проявления каждой стратегии обращает на себя внимание тот факт, что оценка из цитируемой статьи (C:S:R = 31:0:69) находится на краю области изменчивости жизненных стратегий изученной нами популяции, отличаясь прежде всего нулевой стресс-толерантностью. В работе (Pierce et al., 2017) рассчитаны средние значения жизненных стратегий для 3068 видов на основе функциональных признаков из международных баз данных. Сильные различия по стресс-толерантности между изученной нами популяцией и оценкой в указанной выше работе позволяет заключить, что их результаты ценны для глобальных сравнений, однако использовать полученные ими значения стратегий как универсальные характеристики видов нельзя. Кроме того, из данных статьи и сопроводительных материалов к ней остается непонятным, из каких именно популяций взят материал для расчетов и каков объем выборки для конкретного вида при том, что этот показатель сильно варьирует (3–349, в среднем 10–15). Таким образом, при анализе отдельных популяций не стоит полагаться на усредненные оценки.

Исследованная популяция неоднородна и с точки зрения жизненных стратегий. *S. latifolia* на Гигиревском поле проявляет более рудеральную и менее конкурентную стратегию, чем на Обсерваторном. Согласно теории Грайма (Grime et al., 1974), конкурентная и рудеральная стратегии проявляются в условиях низкого стресса, и различия между ними обусловлены степенью нарушений. Таким образом, обе ценопопуляции живут в условиях низкого стресса, что согласуется с полученными оценками экологических факторов. Большая рудеральность ценопопуляции Гигиревского поля связана, вероятно, с регулярными нарушениями, т.е. с ежегодным кошением.

Интересно отметить, что жизненные стратегии в двух исследованных ценопопуляциях зависят от

возраста: описанные в предыдущем абзаце различия наблюдаются только начиная со второго года жизни, в то время как особи первого года жизни проявляют одинаковые стратегии (рис. 3). Эта закономерность может иметь два объяснения. Во-первых, это может быть результатом избирательной гибели после первого года жизни тех особей, чьи стратегии менее соответствуют местообитанию. Следует подчеркнуть, что эта элиминация не обязательно должна приводить к адаптивному изменению генетического состава популяции под действием отбора, если изменчивость УЛП в данных ценопопуляциях не имеет существенной генетической компоненты. Во-вторых, она может быть примером адаптивной изменчивости в пределах нормы реакции, являющейся ответом на условия среды, с которыми растения сталкиваются в первый год жизни. Возможность изменения стратегий с возрастом была показана на 27 видах растений: в открытом местообитании (злаковый луг) молодые особи проявляли более рудеральную стратегию, чем взрослые (Dayrell et al., 2018). На основании наших данных невозможно сделать выбор между двумя гипотезами, так как для этого необходимо отследить индивидуальные треки развития отдельных особей.

Заключение

В исследованной естественной популяции *S. latifolia* проявляется ряд закономерностей, показанных ранее в лабораторных экспериментах. Так, например, УЛП увеличивается при затенении. Эта закономерность проявляется слабее на бедных азотом почвах.

УЛП не зависит от пола и возраста особей *S. latifolia*. Но определенные на основе функциональных признаков жизненные стратегии различаются в зависимости от местообитания. Различия в жизненных стратегиях, связанные с реакцией на экологические условия местообитаний, проявляются у *S. latifolia* только со второго года жизни.

Функциональные признаки растений, такие как высота, УЛП сухая и в состоянии полного тургора, площадь листа, могут сильно варьировать между популяциями и ценопопуляциями из-за различий в условиях и генофонде.

Авторы благодарят студентов Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова Г.А. Абушинову, А.Г. Арфаняна, А.А. Асоскова, Н.М. Гончарова, А.А. Заботкину, К.А. Колесникова, Е.О. Кузьмину, А.А. Лыс, Я.Ю. Потарского, А.В. Слущева за помощь в сборе материала, Д.М. Дорохина за помощь в отборе почвенных образцов, Л.П. Воронину (факультет почвоведения

Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова) за помощь в химических анализах почвы, Т.Г. Елумееву (биологический

факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова) за разносторонние консультации.

Исследования выполнены в рамках государственных заданий МГУ имени М.В. Ломоносова № АААА-А16-116021660037-7 по теме «Механизмы структурно-функциональной организации растительного покрова и рациональное природопользование» (К.Б. Попова) и № АААА-А16-116021660031-5 по теме «Анализ закономерностей микро- и макроэволюции» (С.Н. Лысенков).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Аринишккина Е.В.* Руководство по химическому анализу почв. М., 1970. 488 с. [*Arinushkina E.V.* Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv. M., 1970. 488 s.]
- Ахметжанова А.А., Онипченко В.Г., Эльканова М.Х., Стогова А.В., Текеев Д.К.* Изменение эколого-морфологических параметров листьев альпийских растений при внесении элементов минерального питания // Журнал общей биологии. 2011. Т. 72. № 5. С. 388–400 [*Akhmetzhanova A.A., Onipchenko V.G., El'kanova M.Kh., Stogova A.V., Tekeev D.K.* Izmenenie ekologo-morfologicheskikh parametrov list'ev al'piiskikh rastenii pri vnesenii elementov mineral'nogo pitaniya // Zhurnal obshchei biologii. 2011. T. 72. № 5. S. 388–400].
- Воробьева Л.А.* Химический анализ почв. М., 1998. 272 с. [*Vorob'eva L.A.* Khimicheskii analiz pochv. M., 1998. 272 s.]
- Ли Ч.* Введение в популяционную генетику. М., 1978. 557 с. [*Li Ch.* An Introduction to Population Genetics. Peking, 1978. 557 p.]
- Уланова Н.Г., Жмылев П.Ю.* Эколого-ценотический анализ растительных сообществ: Учебное пособие. М., 2014. 80 с. [*Ulanova N.G., Zhmylev P.Yu.* Ekologo-tsenoticheskii analiz rastitel'nykh soobshchestv: Uchebnoe posobie. M., 2014. 80 s.]
- Albert C.H., Thuiller W., Yoccoz N.G., Soudant A., Boucher F., Saccone P., Lavorel S.* Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation // *J. Ecology*. 2010. Vol. 98. Is. 3. P. 604–613.
- Bernasconi G., Antonovics J., Biere A., Charlesworth D., Delph L., Filatov D., Giraud T., Hood M., Marais G., McCauley D., Pannell J., Shykoff J., Vyskot B., Wolfe L.M., Widmer A.* *Silene* as a model system in ecology and evolution // *Heredity*. 2009. Vol. 103. N 1. P. 5–14.
- ten Brink D.-J., Bruun H.H.* Seedling stage strategies as a means of habitat specialization in herbaceous plants // *PLoS ONE*. 2011. Vol. 6. N 7. e23006.
- Dayrell R., Arruda A., Pierce S., Negreiros D., Lambers H., Silveira F.* Ontogenetic shifts in plant ecological strategies // *Functional Ecology*. 2018. Vol. 0. Is. 0. P. 1–12.
- Delph L.F., Andicoechea J., Steven J.C., Herlihy C.R., Scarpino S.V., Bell D.L.* Environment-dependent intralocus sexual conflict in a dioecious plant // *New Phytologist*. 2011. Vol. 192. Is. 2. P. 542–552.
- Delph L.F., Arntz A.M., Scotti Saintagne C., Scotti I.* The genomic architecture of sexual dimorphism in the dioecious plant *Silene latifolia* // *Evolution*. 2010. Vol. 64. Is. 10. P. 2873–2886.
- Delph L.F., Gehring J.L., Arntz A.M., Levri M., Frey F.M.* Genetic correlations with floral display lead to sexual dimorphism in the cost of reproduction // *The American Naturalist*. 2005. Vol. 166. N S4. P. S31–S41.
- Delph L.F., Knapczyk F.N., Taylor D.R.* Among-population variation and correlations in sexually dimorphic traits of *Silene latifolia* // *J. Evol. Biol.* 2002. Vol. 15. Is. 6. P. 1011–1020.
- Garnier E.* Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species // *J. Ecol.* 1992. Vol. 80. N 4. P. 665–675.
- Garnier E., Navas M.L., Grigulis K.* Plant Functional Diversity. Organism Traits, Community Structure and Ecosystem Properties. Oxford, 2016. 231 p.
- Grime J.P.* Vegetation classification by reference to strategies // *Nature*. 1974. Vol. 250. N 5461. P. 26–31.
- Lambers H., Chapin III F.S., Pons T.L.* Plant Physiological Ecology. N.Y., 2008. 610 p.
- Meziane D., Shipley B.* Direct and indirect relationships between specific leaf area, leaf nitrogen and leaf gas exchange. Effects of Irradiance and Nutrient Supply // *Annals of Botany*. 2001. Vol. 88. Is. 5. P. 915–927.
- Perez-Harguindeguy N., Diaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M.S., Cornwell W., Craine J., Gurvich D., Urcelay C., Veneklaas E., Reich P., Poorter L., Wright I.J., Ray P., Enrico L., Pausas J.G., de Vos A.C., Cornelissen J.* New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide // *Australian Journal of Botany*. 2013. Vol. 61. N 3. P. 167–234.
- Pickup M., Westoby M., Basden A.* Dry mass costs of deploying leaf area in relation to leaf size // *Func. Ecol.* 2005. Vol. 19. N 1. P. 88–97.
- Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B., Kattge J., Diaz S., Kleyer M., Shipley B., Wright S. J., Soudzilovskaia N., Onipchenko V., Bodegom P., Frenette D.C., Weiher E., Pinho B., Cornelissen J., Grime P.J., Thompson K., Hunt R., Wilson P., Tampucci D.* A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide // *Functional Ecology*. 2017. Vol. 35. Is. 10. P. 444–457.
- Poorter H., Remkes C.* Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate // *Oecologia*. 1990. Vol. 83. Is. 4. P. 553–559.
- Roderick M.L., Berry S.L., Noble I.R., Farquhar G.D.* A theoretical approach to linking the composition and morphology with the function of leaves // *Functional Ecology*. 1999. Vol. 13. Iss. 5. P. 683–695.
- Steven J. C., Delph L. F., Brodie E. D.* Sexual dimorphism in

the quantitative genetic architecture of floral, leaf, and allocation traits in *Silene latifolia* // Evolution. 2007. Vol. 61. Is. 1. P. 42–57.

Valladares F., Niinemets U. Shade tolerance, A key plant feature of complex nature and consequence // Annual Review of Ecology and Systematics. 2008. Vol. 39. P. 237–257.

Поступила в редакцию / Received 30.11.2018
Принята к публикации / Accepted 07.04.2019

**INTRASPECIFIC VARIABILITY OF SPECIFIC LEAF AREA
AND ECOLOGICAL STRATEGIES IN *SILENE LATIFOLIA* POIR.
(CARYOPHYLLACEAE)**

K.B. Popova¹, S.N. Lysenkov², I.A. Talyzina³, F.A. Cellarius⁴

Plant functional traits, including specific leaf area (SLA), and life strategies vary widely due to plant reaction on environmental factors and variation in other morphological and physiological traits. SLA and life strategies intrapopulation variation due to age, sex and habitat conditions was studied in dioecious perennial species *Silene latifolia*. SLA in *Silene latifolia* is significantly bigger in conditions with richer soils and lower herb layer ($286,6 \pm 11,8 \text{ cm}^2/\text{g}$, $n = 38$), then in poorer and acid soils with higher herb layer ($256,6 \pm 7,8 \text{ cm}^2/\text{g}$, $n = 43$). SLA in *Silene latifolia* does not depend on plant sex and age. SLA is higher in lower individuals due to shadowing in the herb layer. Life strategies in *Silene latifolia* do not differ in male and female individuals, but depend on the habitat. *Silene latifolia* is more ruderal and less competitive on regularly mowed field (C:S:R (%) = 20:12:68), then on the field without use (C:S:R (%) = 30:9:61). The life strategy in *Silene latifolia* fits to the ecological conditions only from the second year of life.

Key words: *Silene latifolia*, specific leaf area, functional traits, life strategies, sexual dimorphism, age variation.

Acknowledgement. The work was supported by the governmental contracts of MSU No AAAA-A16-116021660037-7 “The mechanisms of structural and functional organization of the vegetative cover and environmental management” (K.B. Popova) and No AAAA-A16-116021660031-5 “Analysis of micro- and macroevolution patterns”.

¹ Popova Ksenia Borisovna, Lomonosov Moscow State University (asarum@mail.ru);

² Lysenkov Sergey Nikolaevich, Lomonosov Moscow State University (s_lysenkov@mail.ru);

³ Talyzina Irina Aleksandrovna, Lomonosov Moscow State University (irina.talyzina@yahoo.com);

⁴ Cellarius Fedor Alekseyevich, Lomonosov Moscow State University (th.cellarius@yandex.ru).

УДК 582.29:378.016

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СТАБИЛИЗИРОВАННЫХ ЛИШАЙНИКОВ В УЧЕБНОМ ПРОЦЕССЕ

А.В. Пчёлкин¹

Пропитка лишайников различными составами (стабилизация) резко увеличивает их прочность, что важно при их изучении студентами. Были протестированы составы на основе глицерина. Наиболее оптимальным для стабилизации лишайников оказался состав на основе воды и 15–30%-го глицерина. По критериям удобства изучения морфологии и прочности талломов студенты дали по пятибалльной шкале более высокие оценки стабилизированным лишайникам, чем обычным. Стабилизация особенно эффективна при изучении лишайников из р. *Cladonia*.

Ключевые слова: лишайники, видовая идентификация, стабилизированные лишайники, учебный практикум, *Cladonia* spp.

Видовая идентификация лишайников – важнейшая часть спецкурса «Лихенология» (Гимельбрант и др., 2013). Как правило, студенты работают с готовым гербарным материалом (учебными гербариями). Такие гербарии ориентированы на использование только в учебном процессе и не предназначены, в отличие от научных гербариев, для длительного хранения. Работая с образцами лишайников, студенты многократно проводят с ними различные эксперименты, включающие скарификацию, воздействие реагентов на ковровый слой, сердцевину или осевой тяж (например, у видов из р. *Usnea*). Следовательно, образцы лишайников из учебных гербариев испытывают многократное химическое и механическое воздействие. Однако гербарные образцы некоторых видов обладают значительной хрупкостью. Особенно это относится к некоторым видам из р. *Cladonia*. Эта особенность связана со способом размножения фрагментами талломов. Хрупкие талломы легко крошатся (например, при прохождении стада оленей), обломанные фрагменты лишайников прилипают к шерсти и разносятся животными на значительные расстояния. Такая особенность лишайников мешает при их видовой идентификации в учебном процессе. Частично эту проблему можно решить, размачивая талломы, однако многократное проведение этого процесса и последующая сушка не лучшим образом сказываются на сохранности материала. Сушка под прессом делает талломы более устойчивыми, но при этом

студентам нередко трудно определить тип ветвления, наличие или отсутствие перфораций в местах ветвления и в сцифах, а у видов из р. *Hypogymnia* наличие перфораций на нижней поверхности. Практика показывает, что зачастую хрупкие гербарные образцы настолько разрушены, что это затрудняет их изучение и видовую идентификацию студентами. Желательно иметь талломы лишайников, сохранивших естественную форму и эластичность только что собранных образцов, но при этом пригодных для длительного хранения в гербарных условиях и дающих при идентификации характерные химические реакции.

Цель данной работы – создание методики повышения сохранности учебного гербария, позволяющего изучать морфологию лишайников и проводить их видовую идентификацию.

В 70-е годы XX в. супруги Ламбер провели исследования по консервации растений, которые завершились разработкой соответствующей технологии, а в дальнейшем и созданием франко-бельгийской компании «Vermont» (Жентель, Братчикова, 2017), которая стала мировым лидером по производству и поставкам стабилизированных цветов и растений. В настоящее время существуют различные фирмы (например, «Verdissimo», «Floever» и др.), наладившие производство растений, законсервированных тем или иным способом. Такие растения поступают в продажу под названием «стабилизированные». Лишайники из р. *Cladonia*, законсер-

¹ Пчёлкин Алексей Васильевич – вед. науч. сотр. лаборатории антропогенных изменений климатической системы, ФГБУ Институт географии РАН, докт. биол. наук (pchelkin@igras.ru).

вированные тем или иным способом и окрашенные в различные цвета, продаются под названием «стабилизированный ягель» или «стабилизированный мох» и используются в производстве диорам (Завалий, 2004), а также для декорирования внутреннего убранства помещений, (создания настенных панно, фитостен, декоративных вставок), в моделировании (Барковсков и др., 1980). В настоящее время существуют различные способы консервации растительного материала: восковая и силиконовая пропитка, пропитка диметакриловым полиэфиром с его дальнейшей полимеризацией, покрытие лаком, лиофилизация и др. Из способов, позволяющих сохранить эластичность свежесобранных растений, наибольший интерес представляют минерально-солевая консервация (срок эксплуатации растений более 10 лет) и жидкостная консервация (срок эксплуатации около 10 лет).

Жидкостная стабилизация заключается в использовании гигроскопичных водорастворимых жидкостей, замещающих воду в клетках фото- и микобионта лишайников. Стабилизирующие смеси могут базироваться на различных жидкостях: гликоле (в частности, пропиленгликоле), глицерине и др. Наиболее простая и безопасная смесь состоит из водного раствора глицерина: 15–20%-го (Завалий, 2004), 25–30%-го (Барковсков и др., 1980; Витвицкая, 2004). В более сложных случаях в смесь помимо глицерина добавляют азотнокислое серебро, железный купорос, формалин и бриллиантовую зелень (Омельянович, 1978). Жидкостную стабилизирующую смесь на основе глицерина, имеющую относительную дешевизну и доступность, а также безопасность для здоровья, часто называют «глицериновой пропиткой». Глицерин бесцветен, вязок и очень гигроскопичен, смешивается с водой в любых пропорциях, безопасен, используется в пищевой и медицинской промышленности, производстве моющих и косметических средств, зарегистрирован в качестве пищевой добавки E422. Его используют для стабилизации древесины (Глазков и др., 2004).

Для стабилизации растений (не только лишайников, но и мхов и высших растений) используют глицериновые пропитки различного состава: глицерин–вода, глицерин–этанол–вода; глицерин–этанол–ацетон. Время выдерживания в растворах разное. Так, при использовании 25%-го водного раствора глицерина для очищенных и промытых лишайников рекомендуют не менее 24 ч (Барковсков и др., 1980). Смесь, содержащую спирт и ацетон, для стабилизации

лишайников нельзя нагревать, так как при этом возможна диффузия лишайниковых веществ из одних частей гетеромерного таллома в другие или вымывание из лишайников в стабилизирующий раствор.

Материалы и методы

Для оценки возможности использования стабилизированных лишайников в учебном процессе были изучены лишайники разных жизненных форм и экологических групп, стабилизированные в глицериновой пропитке. Применяли водно-изопропанол-глицериновую пропитку с содержанием глицерина 5, 10, 15, 20 и 30%. Для ускорения процесса пропитки в смесь был добавлен раствор изопропанола в воде (1:1). Пропитку осуществляли погружением воздушно-сухих талломо в смесь до достижения мягкости. После этого талломы высушивали в течение суток при относительной влажности воздуха 60% и температуре воздуха 20 °С. В качестве контроля использовали высушенные талломы после пропитки смесью изопропанол–вода без добавки глицерина.

Для сравнения хрупкости стабилизированных и нестабилизированных талломо был использован своеобразный краш-тест. Проводили пятикратное сжатие таллома лишайника (по 10 талломо для каждого значения концентрации глицерина) с поворотом на 90° после каждого сжатия при относительной влажности воздуха 60%. После каждого сжатия взвешивали выкрошившиеся фрагменты талломо и вычисляли их процентное содержание по отношению к весу тестируемого образца, т.е. проводили по 50 измерений для каждой концентрации глицерина.

Для проведения краш-теста использовали талломы четырех видов кустистых эпигейных лишайников: *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar & Vězda, *Cladonia uncialis* (L.) Weber ex F.H.Wigg., *Stereocaulon alpinum* Lauret. Для статистических расчетов средней и ошибки средней была использована отечественная программа STADIA 8.0. Вычисление проведено до сотых долей. Если значение составляло менее 0,01, то в таблице его обозначали как 0,00.

Воздействие обычных в идентификационном процессе химических реакций (С – реакция с хлором (раствором монохлорамина-Б); К – реакция с КОН; Р – реакция с парафенилендиаминном; I – реакция с йодом (раствором йода в йодистом калии), КС – реакция с КОН и затем с хлором) было проверено на стабилизированных

талломах лишайников различных жизненных форм: *Caloplaca pyracea* (Ach.) Th.Fr., *Cladonia rangiferina* (L.) F.H. Wigg., *Cladonia stygia* (Fr.) Ruoss, *Hypocenomyce scalaris* (Ach.) M. Choisy, *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Parmelia saxatilis* (L.) Ach., *Parmelia sulcata* Tayl., *Platismatia glauca* (L.) W.L. Culb. & C.F. Culb., *Polycauliona polycarpa* (Hoff.) Frödén, Arup & Søchting, *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf, *Stereocaulon alpinum* Lauret, *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. Для этого исходный таллом каждого вида был разделен на две части: одна часть была пропитана стабилизирующей пропиткой, другую использовали в качестве контроля без пропитки в воздушно-сухом состоянии; химические реакции проводили на контрольных и стабилизированных талломах.

Удобство использования стабилизированных лишайников в учебном процессе было проверено при проведении учебного курса «Лихенология». В эксперименте участвовали пятеро студентов 4-го курса. Они проводили оценку обычных и стабилизированных талломов (*Cladonia arbuscula*, *Cladonia rangiferina*, *Cladonia stellaris*, *Cladonia uncialis*, *Cladonia crispata* (Ach.) Flot.) по пятибалльной шкале (где 5 – наивысшая оценка, 1 – наименьшая) по трем критериям: 1 – устойчивость талломов к разрушению в процессе их изучения; 2 – удобство изучения морфологии; 3 – удобство проведения химических реакций.

Возможность использования предварительно размоченных в воде талломов для пропитки стабилизирующим раствором была проверена на кустистых лишайниках *Cladonia arbuscula*, *Cladonia stellaris*, *Stereocaulon tomentosum*. Для этого подвергшиеся воздушной сушке талломы размачивали в воде до мягкости, давали стечь лишней воде и слегка обсушивали салфеткой, после чего талломы помещали на несколько часов в стабилизирующий раствор (30%-й раствор глицерина в воде), периодически перемешивая. После этого талломы извлекали и высушивали при комнатной температуре. Стабилизированные талломы подвергали краш-тесту.

Результаты и обсуждение

Талломы *Cladonia arbuscula*, *Cladonia stellaris*, *Cladonia uncialis*, *Stereocaulon alpinum*, пропитанные водно-изопропанол-глицериновым составом путем погружения свежесобранных сухих образцов в стабилизирующий раствор, были изучены с помощью краш-теста при влажности воздуха

60% и температуре 20 °С. Результаты представлены в табл. 1.

Из табл. 1 видно, что даже небольшая концентрация глицерина в стабилизирующем составе резко снижает ломкость лишайников. Наибольшая эластичность отмечена при 30%-й концентрации глицерина. Эту величину желательно не превышать, так как при большей концентрации глицерин выступает в виде поверхностного слоя на талломе лишайников.

В табл. 2 показаны результаты сравнительных тестов взаимодействия лишайников (с пропиткой 15%- и 30%-м глицерином и контрольных образцов без пропитки) с наиболее часто употребляемыми при идентификации химическими реагентами.

У *Cladonia rangiferina* и *C. stygia* при снижении концентрации глицерина до 15% реакция хорошо выражена (практически, как и у контрольных образцов), при этом красно-оранжевое окрашивание образцов хорошо сохраняется и их можно использовать в качестве наглядных пособий. У *Hypocenomyce scalaris* реакция хорошо видна на соредиозных участках и сердцевине с глицериновой пропиткой, а на поверхности таллома она проявляется слабее. Пропитка *Parmelia sulcata* иногда дает желтое окрашивание на некоторых талломах и участках сердцевины; окраска выражена сильнее при большей концентрации глицерина. Талломы *Xanthoria parietina* после пропитки GL-30% становятся зелеными с желтовато-оранжевым оттенком, реакция с КОН дает темно-вишневое окрашивание. Результаты сравнительного тестирования студентами удобства использования стабилизированных лишайников приведены в табл. 3.

Балльная оценка всегда несколько субъективна, однако по таким критериям, как устойчивость талломов и удобство изучения морфологии, все студенты дали более высокий балл стабилизированным талломам для всех пяти видов лишайников, использованных для идентификации. По химическим реакциям результаты не столь однозначны: для *Cladonia arbuscula* студенты дали немного более высокую оценку контрольным образцам. Это связано с тем, что химические реакции на стабилизированных талломах иногда проявляются немного позже и выражены слегка слабее, чем на нестабилизированных. Однако это не критично, так как реакции все равно можно фиксировать и учитывать в процессе идентификации. Студенты оценивали не только проявление химических реакций, но и

Т а б л и ц а 1

Потери веса таллома (%) при разной концентрации глицерина в пропитывающем растворе (среднее и ошибка среднего)

Концентрация глицерина, % Вид лишайника	0	5	10	15	20	30
<i>Cladonia arbuscula</i>	26,11±0,29	2,03±0,03	0,33±0,04	0,11±0,00	0,05±0,00	0
<i>Cladonia stellaris</i>	25,23±0,32	2,50±0,02	0,41±0,05	0,08±0,00	0,06±0,00	0
<i>Cladonia uncialis</i>	29,43±0,31	2,47±0,02	0,20±0,02	0,13±0,00	0,11±0,00	0,05±0,00
<i>Stereocaulon alpinum</i>	18,61±0,39	1,28±0,01	1,10±0,01	0,78±0,01	0,30±0,00	0,22±0,00

Т а б л и ц а 2

Результаты сравнительных химических тестов

Вид лишайника	Цветная реакция с химическими реактивами		
	КТ	GL-15%	GL-30%
<i>Caloplaca pyracea</i>	K+	K+	K+
<i>Cladonia rangiferina</i>	P+	P+	P±
<i>Cladonia stygia</i>	P+	P+	P±
<i>Нурocenomyce scalaris</i>	C+	C±	C±
<i>Нурogymnia physodes – таллом</i>	K+	K+	K+
<i>Нурogymnia physodes – сердцевина</i>	P+	P+	P+
<i>Parmelia saxatilis – таллом</i>	K+	K+	K+
<i>Parmelia saxatilis – сердцевина</i>	K+	K+	K+
<i>Parmelia sulcata – таллом</i>	K+	K+	K+
<i>Parmelia sulcata – сердцевина</i>	K+, P+	K+, P+	K+, P+
<i>Platismatia glauca</i>	I+	I±	I±
<i>Polyscauliona polycarpa</i>	K+	K+	K+
<i>Pseudevernia furfuracea – таллом</i>	K+, KC+, P+	K+, KC+, P+	K+, KC±, P+
<i>Pseudevernia furfuracea – сердцевина</i>	KC+, C+	KC+, C+	KC+, C±
<i>Stereocaulon alpinum</i>	P+	P+	P+
<i>Xanthoria parietina</i>	K+	K+	K+

О б о з н а ч е н и я: КТ – контроль; С – реакция с хлором (раствором монохлорамина-Б); К – реакция с КОН; Р – реакция с парафенилендиамином; I – реакция с йодом (раствором йода в иодистом калии), KC – реакция с КОН и затем с хлором; GL-15%, GL-30% – глицериновая пропитка 15%- и 30%-м глицерином соответственно; «+» реакция хорошо выражена; «±» реакция проявляется медленнее или немного слабее).

Т а б л и ц а 3

Результаты студенческой оценки таллобов по пятибалльной шкале

Критерии оценки	Студенты	Виды лишайников									
		<i>Cladonia arbuscula</i>		<i>Cladonia stellaris</i>		<i>Cladonia rangiferina</i>		<i>Cladonia uncialis</i>		<i>Cladonia crispata</i>	
		КТ	GL	КТ	GL	КТ	GL	КТ	GL	КТ	GL
Устойчивость таллобов	1	4	5	4	5	4	5	4	5	–	–
	2	3	5	2	5	4	5	4	5	–	–
	3	4	5	3	5	3	5	3	5	2	5
	4	4	5	5	5	3	5	3	5	–	–
	5	–	–	3	5	4	5	4	5	2	5
Изучение морфологии	1	2	5	3	5	2	5	2	5	–	–
	2	2	5	2	5	2	5	2	5	–	–
	3	2	5	2	4	2	5	2	5	2	5
	4	2	5	2	5	2	5	2	5	–	–
	5	–	–	2	4	2	5	2	5	2	4
Химические реакции	1	5	4	4	5	4	5	4	4	–	–
	2	5	4	4	5	4	5	4	4	–	–
	3	5	4	5	5	5	5	4	4	5	5
	4	5	4	5	4	2	5	4	3	–	–
	5	–	–	5	5	5	4	4	4	5	4
Среднее		3,6	4,6	3,4	4,8	3,2	4,9	3,2	4,6	3,0	4,7

Обозначения: КТ – талломы без пропитки; GL – талломы, стабилизированные глицериновой пропиткой.

удобство нанесения реактивов (для *C. crispata*, не дающей химических реакций). В случае использования тех лишайников, для которых химические реакции важны при идентификации, концентрацию глицерина в стабилизирующем составе можно уменьшить. Из протестированных лишайников наибольшие оценки получили стабилизированные талломы *Cladonia stellaris* и *Cladonia rangiferina* – 4,8 балла (у контрольных 3,4 балла) и 4,9 баллов (у контрольных 3,2 балла) соответственно.

Стабилизация полезна и для других видов. Так, у *Bryoria furcellata* важный признак – изидиозные сорали, а изидии у гербарных образцов легко осыпаются. Стабилизация придает изидиям бóльшую устойчивость. Для *Peltigera polydactylon* характерны вертикальные апотеции, которые в гербариях обычно прижаты, а стабилизация позволяет сохранить естественную форму таллома. У таких видов, как *Cladonia*

bellidiflora и *Cladonia coccifera*, при стабилизации лучше сохраняются филлокладии. У видов р. *Cladonia* с красными плодовыми телами пропитка 30%-м раствором глицерина вызывает небольшое потемнение окраски апотециев, а пропитка 15%-м глицерином практически не изменяет окраску апотециев.

Жидкостная пропитка на основе глицерина имеет много достоинств: глицерин безопасен, нетоксичен, не вызывает цветных химических реакций с компонентами лишайников. Состав на основе глицерина относительно дешев и прост в изготовлении, а результат не зависит от влажности воздуха и температуры. Более слабое проявление химических реакций с идентификационными веществами можно нивелировать уменьшением концентрации глицерина, так как даже 10–15%-й глицериновый состав резко снижает ломкость таллобов. Недостаток предложенного метода заключается в том, что пропитка может

вызывать пожелтение у талломоов некоторых видов (*Parmelia sulcata*, *Parmelia saxatilis* и др.).

Заклучение

Наиболее эластичными талломоы становятся после пропитки 30%-м раствором глицерина, но при этом последний иногда выступает на поверхности лишайников, в таких случаях концентрацию желательно снизить до 15–20%. Для проведения стабилизации глицерин следует добавить в воду, тщательно перемешать до получения однородной жидкости, а затем погрузить талломоы лишайников в полученную смесь так, чтобы они были полностью покрыты жидкостью, выдержать несколько часов до полной пропитки лишайников, вынуть талломоы, дать стечь излишкам жидкости и высушить. Если после сушки лишайники стали недостаточно эластичными, пропитку можно повторить. Если талломоы лишайников слишком хрупкие, то их можно предварительно размочить в воде, дать стечь лишней воде и слегка подсушить бумажной салфеткой (талломоы должны быть мягкими, но не мокрыми) и после этого погрузить в

стабилизирующий состав, используя при необходимости груз, при этом талломоы нужно несколько раз переворачивать. Время пропитки в этом случае несколько увеличится. При таком методе концентрация глицерина в оставшейся жидкости постепенно снижается. Сушка талломоов в зависимости от температуры и относительной влажности воздуха может длиться несколько дней.

Стабилизированные лишайники не следует длительное время хранить в бумажных конвертах, так как бумага постепенно впитывает жидкость, в результате чего эластичность талломоов снижается. Хранить лишайники нужно в темном месте, для хранения удобно использовать коробки из пластика. Как и другие гербарные образцы, стабилизированные лишайники следует предохранять от длительного воздействия солнечных лучей.

Автор выражает благодарность за участие в эксперименте студентам кафедры геоботаники биологического факультета МГУ: Варваре Бакуменко, Ивану Кривокорину, Наталье Копыловой, Александре Мягкой и Нине Фариш.

Исследования выполнены в рамках темы ГЗ № 0148-2019-0009 «Изменения климата и их последствия для окружающей среды и жизнедеятельности населения на территории России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Барковсков Б.В., Прохазка К., Рагозин Л.Н. Модели железных дорог. М., 1989. 263 с. [Barkovskov B.V., Prokhazka K., Ragozin L.N. Modeli zheleznykh dorog. M., 1989. 263 s.]
- Витвицкая М.Э. Искусство составления букетов: Великолепные букеты из цветов. Аранжировка, флористика, икебана. М., 2004. 400 с. [Vitvitskaya M.E. Iskusstvo sostavleniya buketov: Velikolepnye bukety iz tsvetov. Aranzhировка, floristika, ikebana. M., 2004. 400 s.]
- Гимельбрант Д.Е., Кузнецова Е.С., Степанчикова И.С. Лихенология на кафедре ботаники Санкт-Петербургского университета // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 2013. Вып. 3. С. 148–166 [Gimel'brant D.E., Kuznetsova E.S., Stepanchikova I.S. Lichenologiya na kafedre botaniki Sankt-Peterburgskogo universiteta // Vestn. SPbGU. Ser. 3. 2013. Вып. 3. S. 148–166].
- Глазков С.С., Зобов С.Ю., Снычева Е.В. Стабилизация древесины березы растворами глицерина // Технологии, машины и производство лесного комплекса будущего. Сб. тр. Междунар. науч.-практ. конф., посвященной 50-летию лесоинженерного факультета. Воронеж, 2004. С. 63–65 [Glazkov S.S., Zobov S.Yu., Snycheva E.V. Stabilizatsiya drevesiny berezy rastvorami glitserina // Tekhnologii, mashiny i proizvodstvo lesnogo kompleksa budushchego. Sbornik trudov Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, posvyashchennoi 50-letiyu lesoinzhenernogo fakul'teta. Voronezh, 2004. S. 63–65].
- Жентель Д.Р., Братчикова Л.И. Стабилизированные растения: особенности технологии производства и использования в фитодизайне интерьера // Вестн. научно-технического творчества молодежи Кубанского ГАУ. Сборник статей по материалам научно-исследовательских работ: в 4 т. Составитель А. Я. Барчукова, Я. К. Тосунов; под редакцией А.И. Трубилина, ответственный редактор А.Г. Коцаев. Краснодар, 2017. С. 274–278 [Zhentel' D.R., Brat-chikova L.I. Stabilizirovannye rasteniya: osobennosti tekhnologii proizvodstva i ispol'zovaniya v fitodizaine inter'era // Vestn. nauchno-tekhnicheskogo tvorchestva molodezhi Kubanskogo GAU. Sbornik statei po materialam nauchno-issledovatel'skikh rabot: v 4 t. Sostavitel' A. Ya. Barchukova, Ya. K. Tosunov; pod redaktsiei A. I. Trubilina, otvetstvennyi redaktor A.G. Koshchaev. Krasnodar. 2017. S. 274–278].
- Завалий А. Искусство диорамы. М., 2004. С. 21 [Zavaliy A. Iskusstvo dioramy. M., 2004. S. 21].

Омельянович Н.Ф. Средство для консервирования срезанных листовых растений. Пат. № 6055584. Гос. Комитет Совета Министров СССР по делам изобретений и открытий. Бюл. № 17. 05.05.1978

[Omel'yanovich N.F. Sredstvo dlya konservirovaniya srezannykh listvennykh rastenii. Pat. № 6055584. Gos. Komitet Soveta Ministrov SSSR po delam izobretenii i otkrytii. Byul. № 17. 05.05.1978].

Поступила в редакцию / Received 29.01.2019
Принята к публикации / Accepted 19.05.2019

THE USE OF PRESERVED LICHENS IN THE LEARNING PROCESS

*A.V. Pchyolkin*¹

Preservation of lichens increases their strength, which is important in their study by students. The compositions based on glycerol were tested. The most optimal for the preservation of lichens was a composition based on water and 15–30% glycerol. According to the criteria of convenience for study, the morphology and strength of thalli, the students gave higher ratings on a 5-point scale for preserved lichens than for usual lichens. Stabilization is particularly effective in the study of lichens of the genus *Cladonia*.

Key words: preserved lichens, species identification, training workshop, *Cladonia spp.*

Acknowledgement. The studies were carried out within the framework of the theme of the CP No. 0148-2019-0009 “Climate change and its consequences for the environment and the vital activity of the population in Russia”.

¹ Pchyolkin Alexey Vasil'evich, Laboratory of Anthropogenic Changes in the Climate System (LACCS), Institute of Geography, Russian Academy of Sciences (pchelkin@igras.ru).

УДК 581.4/581.5

**ИССЛЕДОВАНИЕ СТЕПЕНИ РЕДУКЦИИ МУЖСКОЙ
ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ В ЦВЕТКАХ
SPIRAEA SALICIFOLIA L. (ROSACEAE) В СВЯЗИ
СО СТЕПЕНЬЮ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ В МЕСТАХ
ЕЕ ПРОИЗРАСТАНИЯ**

Н.Г. Широкова¹

Исследованы показатели, характеризующие степень редукции мужской генеративной сферы в цветке (содержание дефектной пыльцы в пыльнике; содержание пустой пыльцы в пыльнике; общее число стерильных пыльников в цветке; число полностью стерильных пыльников в цветке), и частоту ее проявления в соцветиях (число цветков с повышенным содержанием дефектной пыльцы; число цветков со стерильными пыльниками; общее число цветков с нарушениями в мужской сфере) у *Spiraea salicifolia* L., произрастающей в условиях различной влажности почвы. Показано, что эти результаты существенно различаются, однако это не связано со степенью влажности почвы в месте произрастания растений.

Ключевые слова: *Spiraea salicifolia*, цветок, мужская генеративная сфера, половой полиморфизм, влажность почвы.

Проявления полового полиморфизма у представителей рода *Spiraea* L. изучены слабо. Однако у нескольких его видов (Шульгина, 1954) наряду с обоеполыми отмечены также раздельнополые цветки. У *S. blumei* G. Don (Sun et al., 1997) выявлены такие нарушения в мужской генеративной сфере цветка, как низкая фертильность пыльцы и даже полное отсутствие ее в пыльнике. Известно, что это явление рассматривается некоторыми исследователями (Stout, 1919; Хохлов, Зайцева, 1975) как предпосылка редукции мужской генеративной сферы цветка, что характерно для ряда вариантов полового полиморфизма. Таким образом, имеющиеся литературные данные дают возможность предположить наличие полового полиморфизма (или хотя бы тенденции к его проявлению) и у других видов *Spiraea*.

Значительный интерес для изучения в данном направлении представляет *Spiraea salicifolia* L. Действительно, многие исследователи (Алехина, 2008; Левицкая, Самошкин, 2009; Попович, 2010) отмечают у нее низкую жизнеспособность пыльцы и повышенное содержание дефектных пыльцевых зерен. Возможно, что, как и у *S. blumei*, эти нарушения свидетельствуют о редукции мужской генеративной сферы цветка.

В связи с этим нами было проведено детальное исследование мужской генеративной сферы у *S. salicifolia*, произрастающей в условиях интродукции в ГБС РАН, Ботаническом саду МГУ (Широкова, 2015), а также в природных местообитаниях г. Томск и его окрестностей (Широкова, 2018). При этом у большинства исследованных цветков (как в условиях интродукции, так и в природных местообитаниях) были выявлены нарушения в мужской сфере, рассматриваемые как признаки ее редукции, а именно: повышенное содержание дефектной (мелкой, дегенерирующей и лишенной содержимого) пыльцы в пыльниках, а также частично или полностью стерильные пыльники. Однако не было обнаружено ни одного цветка, имеющего только пыльцу, лишенную содержимого, или только полностью стерильные пыльники и функционирующего исключительно как женский. Это указывает на слабую степень редукции мужской генеративной сферы во всех исследованных цветках.

Степень выраженности редукции (число дефектных пыльцевых зерен в пыльнике, стерильных пыльников в цветке) и частота ее проявлений (число цветков в соцветии, имеющих нарушения в мужской генеративной сфере) значи-

¹ Широкова Нина Глерьевна – инженер-лаборант Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра биологической эволюции, канд. биол. наук (ngs9346@gmail.com).

тельно отличались у разных интродуцированных образцов, у кустов в пределах образца и у разных соцветий в пределах куста; в разные годы у одного и того же куста показатели также различались. У *S. salicifolia*, произрастающей в природных местообитаниях Томска и его окрестностей, эти показатели были различными также и в разных местообитаниях.

Известно, что соотношение цветков разных половых форм в популяции в определенной степени лабильно даже у видов, характеризующихся четко выраженным половым полиморфизмом, что связано с действием многих внешних факторов. В частности, большое число работ посвящено связи между лабильностью проявлений полового полиморфизма и степенью влажности почвы.

Методические подходы, применяемые в исследованиях на данную тему, не одинаковы. Так, измерение процентного содержания влаги в почве проводилось лишь в некоторых из работ – однократно (Ashman, 1999) или несколько раз в течение сезона цветения и плодоношения (Caruso, Case, 2007). В ряде исследований опыты были выполнены на растениях, естественно произрастающих (Демьянова, Пономарев, 1979; El-Keblawy, 1995; Годин, 2014) или искусственно высаженных (Costich, 1995) в разных местообитаниях, заведомо различавшихся по степени засушливости. Опыты проводились также в течение нескольких сезонов, различавшихся по количеству осадков (Демьянова, 1981). В работе С.Д. Freeman и J.J. Vitale (1985) изучаемые растения были высажены в вегетационные камеры с разным режимом увлажнения.

Данные, полученные в результате проведенных исследований, различны. У некоторых гинодицичных видов, таких как *Fragaria virginiana* Duchesne, *Lobelia siphilitica* L. (Ashman, 1999; Caruso, Case, 2007), женские растения чаще встречаются в местах с более низкой влажностью почвы. Однако, согласно другим данным (Демьянова, Пономарев, 1979; Демьянова, 1981; Freeman, Vitale, 1985; Costich, 1995; El-Keblawy, 1995; Годин, 2014), доля женских растений и женских цветков на растениях оказывается более высокой именно в условиях большей влажности.

Значительный интерес представляет исследование связи между степенью редукции мужской генеративной сферы (как тенденции к половому полиморфизму) в цветках *Spiraea salicifolia* L. и степенью влажности почвы в местах ее произрастания.

Цель работы состояла в общей оценке степени редукции мужской генеративной сферы, выявлении различий по степени редукции мужской сферы в цветках и частоте ее проявлений в соцветиях растений, произрастающих в пределах одного местообитания (чтобы исключить возможное влияние других факторов среды), но в условиях разной влажности почвы. Требовалось также оценить наличие связи между выявленными различиями и степенью влажности почвы в местах произрастания растений.

Материал и методика

Работа была выполнена в 2018 г. в расположенном в окрестностях Томска сосновом лесу с примесью кедра на подзолистой почве. В опыт было включено 8 кустов *Spiraea salicifolia* L. На каждом из кустов было отмечено по одному соцветию. С отмеченных растений за сутки до распускания однократно были собраны и зафиксированы 70%-м этанолом цветки (как правило, в количестве 25), находящиеся на стадии бутонов и расположенные на паракладях 1-го и 2-го порядков в нижней части соцветия. Одновременно с этим из-под корней каждого куста брали пробу почвы для оценки содержания в ней влаги. Определение проводили методом нагревания навески почвы (Практикум по агрохимии, 2001).

Из зафиксированных цветков извлекали пыльники и изготавливали препараты, окрашенные ацетокармином. На каждом препарате просматривали, как правило, 300 пыльцевых зерен. При этом подсчитывали процентное содержание в пыльнике нормально сформированных, мелких и дегенерирующих, а также лишенных содержимого пыльцевых зерен; критерии разделения пыльцы на указанные категории изложены в предыдущих работах (Широкова, 2015; 2018). Определяли также общее процентное содержание дефектной (мелкой, дегенерирующей и пустой) пыльцы в пыльнике.

В цветках подсчитывали число полностью и частично стерильных (т.е. лишенных пыльцы) и нормальных пыльников. В соцветиях определяли число цветков с повышенным, т.е. превышающим 11% от общего количества пыльцы в пыльнике (Куприянов, Жолобова, 1975), содержанием дефектной пыльцы, а также число цветков, содержащих стерильные пыльники, и общее число цветков, имеющих признаки редукции мужской генеративной сферы. При статистической обработке данных был использован пакет программ STATISTICA 6,0 для Windows.

Результаты и их обсуждение

Содержание влаги в почве. Процентное содержание почвенной влаги в местах непосредственного произрастания исследуемых кустов *Spiraea salicifolia* варьировало в широких пределах. В условиях наименьшей влажности находился куст 4, а наибольшей – куст 8.

Редукция мужской генеративной сферы. Как показали более ранние исследования (Широкова, 2018), в цветках *S. salicifolia*, произрастающей в Томске и его окрестностях, наблюдаются два основных типа редукции мужской генеративной сферы: дегенерация пыльцевых зерен и стерилизация пыльников. Однако для цветков, исследованных в 2018 г., оказались характерными наиболее слабые проявления обоих типов. Так, признаками первого из них были в основном уменьшенные размеры пыльцевых зерен и неполная их дегенерация; пыльца, полностью лишенная содержимого, наблюдалась в сравнительно небольших количествах. Стерильность пыльника чаще всего проявлялась как отсутствие пыльцы в небольшом его фрагменте; реже стерильными оказывались одна из его половинок (тек) или пыльник целиком. Конкретная степень выраженности редукции мужской сферы, которую количественно ха-

рактеризуют показатели DP; EP; DA; EA (табл. 1) существенно различается в цветках из соцветий с разных кустов. Так, минимальная средняя общая доля дефектных (мелких, дегенерирующих и лишенных содержимого) пыльцевых зерен отмечена в цветках с куста 1, а максимальная – в цветках с куста 4 (табл. 1). У цветков с кустов 2, 3, 6 и 7 значения этого показателя варьируют в очень широких пределах, особенно в соцветии с куста 3 – от 0 до 100% (табл. 2).

Наименьшая средняя доля пыльцевых зерен, лишенных содержимого, выявлена в цветках с куста 8, а наибольшая – в цветках с куста 5 (табл. 2). Стерильные (частично или целиком) пыльники полностью отсутствуют в цветках с кустов 4 и 5, а их максимальная средняя доля отмечена в цветках с куста 7 (табл. 2). Те или иные проявления редукции мужской генеративной сферы были выявлены во всех исследованных соцветиях и в большинстве (64%) исследованных цветков. Известно, что нарушения развития мужской генеративной сферы, происходящие в цветках всех растений вида, характерны для гинодиэции (Хохлов, Зайцева, 1971; 1975) и тесно с ней связанной (Dufay, Lahiani, Brachi, 2010) гиномоноэции. Полученный результат

Таблица 1

Показатели, характеризующие степень редукции мужской генеративной сферы у цветков *Spiraea salicifolia* в соцветиях с разных кустов

Куст	Соцветие	DP, %		EP, %		DA, %		EA, %	
		M	min-max	M	min-max	M	min-max	M	min-max
1	1	0,6	0–2,7	0,6	0–2,7	1,6	0-100	0	–
2	1	8,4	0–99,7	0,5	0–1,7	0,1	0–2,9	0	–
3	1	26,3	0–100	2,0	0–9,0	1,3	0–10,5	0,7	0–5,3
4	1	99,9	99,3–100	1,00	0–3,0	0	–	0	–
5	1	3,4	0,3–15,4	2,2	0–14,0	0	–	0	–
6	1	33,2	0,3–83,3	0,7	0–3,0	2,2	0–36,7	1,1	0–16,7
7	1	58,6	2,3–98,7	0,5	0–2,7	1,3	0–11,1	0,4	0–5,5
8	1	1,4	0–12,3	0,4	0–2,7	1,6	0–21,7	0	–

M – среднее значение показателя; DP – процентное содержание дефектных (мелких, дегенерирующих и лишенных содержимого) пыльцевых зерен от общего количества пыльцы в пыльнике; EP – процентное содержание пыльцевых зерен, лишенных содержимого, от общего количества пыльцы в пыльнике; DA – общее число полностью и частично стерильных пыльников (процентное содержание от общего числа пыльников в цветке); EA – число полностью стерильных пыльников (% от общего числа пыльников в цветке).

Т а б л и ц а 2

Показатели, характеризующие частоту проявлений редукции мужской сферы в соцветиях *S. salicifolia* с разных кустов

Куст	соцветие	FLDP, %	FLSA, %	FLT, %
1	1	0	24,0	24,0
2	1	8,0	4,0	12,0
3	1	33,3	20,8	45,8
4	1	100	0	100
5	1	9,1	0	9,1
6	1	56,0	12,0	60,0
7	1	80,0	24,0	88,0
8	1	4,0	16,0	20,0

FLDP, % – количество цветков, содержащих повышенное количество дефектной пыльцы, в соцветии (процентное содержание от общего числа исследованных цветков); FLSA, % – количество цветков, имеющих стерильные пыльники, в соцветии (процентное содержание от общего числа исследованных цветков); FLT, % – общее количество цветков с признаками редукции мужской генеративной сферы, в соцветии (процентное содержание от общего числа исследованных цветков).

согласуется с данными ранее проведенных наблюдений (Широкова, 2015; 2018).

Частота проявлений редукции (т.е. число цветков в соцветии, имеющих одно из нарушений в мужской сфере или оба нарушения вместе) существенно различалась у соцветий с разных кустов. Так, цветки с повышенным содержанием дефектной пыльцы полностью отсутствовали в соцветии с куста 1, тогда как в соцветии с куста 4 их доля достигала 100%. Цветки со стерильными пыльниками отсутствовали в соцветиях с кустов 4 и 5, а максимальная доля таких цветков (24%) наблюдалась в соцветиях с кустов 2 и 7. Оба типа нарушений (повышенное содержание дефектной пыльцы и стерильные пыльники) были отмечены в соцветиях с кустов 2, 3, 6, 7 и 8 (табл. 2).

Общее число цветков с проявлениями редукции мужской генеративной сферы у исследованных соцветий варьировало в широких пределах – от 9,1 до 100% (табл. 2).

Наибольшая степень выраженности редукции мужской генеративной сферы – 99,9% дефектной (мелкой и дегенерирующей) пыльцы (табл. 1), а также наибольшая частота ее проявлений – у 100% исследованных цветков (табл. 2) – выявлена в соцветии с куста 4, произраставшем при наименьшей влажности почвы (табл. 3). Однако цветки в соцветии с куста 1, также находившегося в условиях низкой влажности (табл. 3), напротив, содержат малое количество дефектной пыльцы

(табл. 2). Следует отметить, что для куста 1 значения этого показателя, как и показателей, характеризующих частоту проявления редукции мужской сферы, сравнительно близки к соответствующим показателям для цветков с куста 8 (табл. 2, 3), произраставшего в наиболее влажном месте (табл. 3).

Цветки с кустов 5 и 7, находившихся в почти одинаковых по влажности почвы (табл. 3) условиях, значительно различаются как по процентному содержанию дефектной пыльцы в пыльниках (табл. 1), так и по частоте проявлений редукции мужской сферы (табл. 2). На отсутствие линейной связи между содержанием влаги в почве

Т а б л и ц а 3

Степень влажности почвы в местах произрастания исследуемых кустов *Spiraea salicifolia*

Куст	Соцветие	W, %
1	1	6,3
2	1	12,4
3	1	9,9
4	1	3,7
5	1	23,1
6	1	19,5
7	1	23,7
8	1	46,4

W – содержание влаги в почве (в % от массы навески почвы).

и показателями, характеризующими степень редукции мужской генеративной сферы и частоту ее проявления, указывают и достоверно не отличающиеся от 0 (при уровнях значимости, не превышающих 0,05) значения непараметрического коэффициента корреляции Спирмена.

Выводы

1. Конкретная степень редукции мужской сферы и частота ее проявлений существенно различаются в соцветиях с разных кустов в пределах одного местообитания.

2. Выявленные различия не связаны со степенью влажности почвы в местах произрастания растений.

Автор выражает искреннюю признательность за проявленное внимание и помощь, оказанную при поиске растений и обработке материала, сотрудникам Томского государственного университета: профессору Александру Леоновичу Эбелю, Алексею Сергеевичу Прокопьеву, Татьяне Николаевне Катаевой, Александру Александровичу Кузнецову, Татьяне Валерьевне Раудиной и Ивану Викторовичу Крицкову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Алехина И.В. Биологическое разнообразие в роде Спирея Южного Нечерноземья РФ и перспективы его использования при создании лесопарковых ландшафтов и озеленении населенных мест. Дис. ... канд. с.-х. наук. Брянск, 2008. 167 с. [Alyokhina I.V. Biologicheskoe raznoobrazie v rode Spireya Yuzhnogo Nечernozem'ya RF i perspektivy ego ispol'zovaniya pri sozdanii lesoparkovykh landshaftov i ozelenenii naselennykh mest. Dis. ... kand. s.-kh. nauk. Bryansk, 2008. 167 s.].
- Годин В.Н. Половая структура популяций *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) в Кузнецком нагорье // Растительный мир Азиатской России. 2014. № 3 (15). С. 39–43 [Godin V.N. Polovaya struktura populyatsii *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) v Kuznetskom nagor'e // Rastitel'nyi mir Aziatskoi Rossii. 2014. № 3 (15). S. 39–43].
- Демьянова Е.И., Пономарёв А.Н. Половая структура природных популяций гинодиэичных и двудомных растений лесостепи Урала // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 7. С. 1017–1024 [Dem'yanova E.I., Ponomaryov A.N. Polovaya struktura prirodnykh populyatsii ginodietsichnykh i dvudomnykh rastenii lesostepi Urala // Bot. zhurn. 1979. T. 64. № 7. S. 1017–1024].
- Демьянова Е.И. К изучению гинодиэции в роде *Stellaria* // Экология опыления растений. Пермь, 1981. С. 28–41 [Dem'yanova E.I. K izucheniyu ginodietsii v rode *Stellaria*. // Ekologiya opyleniya rastenii. Perm', 1981. S. 28–41].
- Куприянов П.Г., Жолобова В.Г. Уточнение понятий нормальная и дефектная пыльца в антоморфологическом методе // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов, 1975. Вып. 3. С. 47–52 [Kupriyanov P.G., Zholobova V.G. Utochnenie ponyatii normal'naya i defektnaya pyl'tsa v antmorfolozhicheskom metode // Apomiksis i tsitoembriologiya rastenii. Saratov, 1975. Vyp. 3. S. 47–52].
- Левицкая И.В., Самошкин Е.Н. Жизнеспособность пыльцы спиреи иволистной и спиреи японской из различных экологических условий // ИВУЗ. Лесной журнал. 2009. № 2. С. 131–133 [Levitskaya I.V., Samoshkin E.N. Zhiznesposobnost' pyl'tsy spirei ivolistnoi i spirei yaponskoi iz razlichnykh eko-logicheskikh uslovii // IVUZ. Lesnoi zhurnal. 2009. № 2. S. 131–133].
- Попович Г.Б. Ембріологічні особливості насінної репродукції деяких видів Spiraeoideae, Rosoideae (Rosaceae) із флори Українських Карпат. Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2010. 20 с. [Popovich G.B. Embriologichni osoblivosti nasinnoi reproduksii deyakikh vidiv Spiraeoideae, Rosoideae (Rosaceae) iz flori Ukraïns'kikh Karpat. Avtoreferat dis. na zd. nauk. st. kand. biol. nauk. Kiïv, 2010. 20 s.].
- Практикум по агрохимии. М., 2001. 689 с. [Praktikum po agrokhimii. M., 2001. 689 s.].
- Хохлов С.С., Зайцева М.И. Программа и методика выявления апомиктичных форм во флоре СССР // Бот. Журн., 1971. Т. 56. № 3. С. 369–377 [Khokhlov S.S., Zaitseva M.I. Programma i metodika vvyavleniya apomiktichnykh form vo flore SSSR // Bot. Zhurn. 1971. T. 56. № 3. S. 369–377].
- Хохлов С.С., Зайцева М.И. Исследование гинодиэции и возможности апомиксиса у некоторых видов семейства губоцветных // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов, 1975. Вып. 3. С. 3–16 [Khokhlov S.S., Zaitseva M.I. Issledovanie ginodietsii i vozmozhnosti apomiksisa u nekotorykh vidov semeistva губоцветных // Apomiksis i tsitoembriologiya rastenii. Saratov. 1975. Vyp. 3. S. 3–16].
- Широкова Н.Г. Исследование мужской генеративной сферы у *Spiraea salicifolia* L. (Spiraeoideae; Rosaceae) в связи с возможными проявлениями полового полиморфизма. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2015. Т. 120. Вып. 1. С. 80–86 [Shirokova N.G. Issledovanie muzhskoi generativnoi sfery u *Spiraea salicifolia* L. (Spiraeoideae; Rosaceae) v svyazi s vozmozhnymi proyavleniyami polovogo polimorfizma. // Byul. MOIP. Otd. biol. 2015. T. 120. Vyp. 1. S. 80–86].
- Широкова Н.Г. Исследование редукции мужской генеративной сферы в связи с проявлениями полового полиморфизма у *Spiraea salicifolia* L. (Spiraeoideae; Rosaceae) в природных местообитаниях г. Томск и его окрестностей. Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2018. Т. 123. Вып. 1. С. 71–77 // [Shirokova N.G. Issledovanie reduksii muzhskoi generativnoi sfery v svyazi s proyavleniyami polovogo polimor-

- fizma u *Spiraea salicifolia* L. (Spiraeoideae; Rosaceae) v prirodnykh mestoobitaniyakh g. Tomsk i ego okrestnostei. Byul. MOIP. Otd. Biol. 2018. T. 123. Vyp. 1. S. 71–77].
- Шульгина В.В. Таволга – *Spiraea* L. // Деревья и кустарники СССР. М.; Л., 1954. Т. 3. С. 269–332 [Shul'gina V.V. Tavolga – *Spiraea* L. // Derev'ya i kustarniki SSSR. M.; L., 1954. T. 3. S. 269–332].
- Ashman T.-L. Determinants of sex allocation in a gynodioecious wild strawberry: implications for the evolution of dioecy and sexual dimorphism // J. Evol. Biol. 1999. Vol. 12. N 3. P. 648–61.
- Caruso C.M., Case A.L. Sex ratio variation in gynodioecious *Lobelia siphilitica*: effects of population size and geographic location // J. Evol. Biol. 2007. Vol. 20. N 4. P. 1396–1405.
- Costich D.E. Gender specialization across a climatic gradient: Experimental comparisons of monoecious and dioecious *Ecballium* // Ecology. 1995. Vol. 76. N 4. P. 1036–1050.
- Dufay M., Lahiani E., Brachi B. Gender variation and inbreeding depression in gynodioecious-gynomonoecious *Silene nutans* (Caryophyllaceae) // Int. J. of Plant Sciences. 2010. Vol. 171. N 1. P. 53–62.
- El-Keblawy A., Lowett Doust J., Shaltout K.H. Labile sex expression and dynamics of gender in *Thymeleya hirsuta*. // Ecoscience. 1995. Vol. 2. N 1. P. 55–66.
- Freeman C.D., Vitale J.J. The influence of the environment on the sex ratio and fitness of spinach // Bot. Gaz. 1985. Vol. 146. N P. 137–142.
- Stout A.B. Intersexes in *Plantago lanceolata* // Bot. Gaz. 1919. Vol. 68. N 2. P. 109–133.
- Sun B.Y., Kim T.-J., Kim C.H. A biosystematical study on polyploidy populations of the genus *Spiraea* (Rosaceae) in Korea // J. Plant Biol. 1997. Vol. 40. N 4. P. 291–297.

Поступила в редакцию / Received 16.03.2018
Принята к публикации / Accepted 30.10.2018

INVESTIGATION OF THE EXTENT OF THE MALE GENERATIVE SPHERE REDUCTION IN THE FLOWERS OF SPIRAEA SALICIFOLIA L. (ROSACEAE) IN CONNECTION WITH THE DEGREE OF SOIL MOISTURE IN THE SITES OF ITS GROWTH

N.G. Shirokova¹

Characteristics of the extent of the flower male generative sphere reduction (contents of defective pollen in an anther; contents of empty pollen in an anther; total number of sterile anthers in a flower; number of completely sterile anthers in a flower) and frequency of its manifestations (number of flowers with increased contents of defective pollen in an inflorescence; number of flowers with sterile anthers in an inflorescence; total number of flowers with male sphere abnormalities in an inflorescence) were studied in *Spiraea salicifolia* L., growing in different soil moisture conditions. The characteristics were found to differ significantly. However, these differences were proved not to be connected with the degree of soil moisture in the site of plant's growth.

Key words: *Spiraea salicifolia*, flower, male generative sphere, sexual polymorphism, soil moisture.

¹ Shirokova Nina Glerevna, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University (ngs9346@gmail.com).

К ИСТОРИИ НАУКИ
TO THE HISTORY OF SCIENCE

УДК 581

ЛЕОНТИЙ ГРИГОРЬЕВИЧ РАМЕНСКИЙ: МЕТОДИКА
РАЗРАБОТКИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛВ.Б. Голуб¹, В.К. Шитиков²

Рассмотрена методика создания экологических шкал Л.Г. Раменского. В отличие от шкал западноевропейских фитоценологов, разработанных преимущественно на экспертных знаниях об экологии растений, Л.Г. Раменский пытался создать свои шкалы на теоретическом фундаменте. Теоретической основой экологических шкал служила парадигма «подвижного равновесия» между факторами среды и составом растительных сообществ. При разработке экологических шкал он использовал понятие «функциональное среднее» – список растений, соответствующий местообитанию со средним значением исследуемого фактора, где влияние других факторов сведено к минимуму. Ученый первоначально полагал, что существующие математические методы невозможно использовать для нахождения функционального среднего. Поэтому он разработал свой эвристический подход определения функционального среднего, который назвал «элективным счислением», а получаемый результат – «элективным средним». В процессе работы над экологическими шкалами Л.Г. Раменский упрощал метод определения функционального среднего, в результате чего разработка экологических шкал оказалась не настолько строгим объективным процессом, как это виделось в начале работы над ними. Фактически его экологические шкалы, так же как шкалы западноевропейских авторов (например, А. Элленберга и Э. Ландольта), представляют собой результат экспертных решений. Представления Л.Г. Раменского о функциональном среднем и элективном счислении как о базовых понятиях для разработки экологических шкал были известны за рубежом, однако признания они там не получили.

Ключевые слова: фитоценология, индикация, функциональное среднее, элективное счисление.

Экологические шкалы широко используются в экологии и фитоценологии для характеристики как видов растений, так и растительных сообществ. Их популярность растет. Об этом говорит хотя бы тот факт, что недавно большой группой геоботаников заявлено о планах создания общеевропейских экологических шкал (Dengler et al., 2016).

Среди более двух десятков экологических шкал, разработанных для территории Европы, наиболее популярны шкалы Х. Элленберга (Ellenberg, 1950, 1952, 1974; Ellenberg et al., 1992), Э. Ландольта (Landolt, 1977; Landolt et al., 2010) и Л.Г. Раменского (Раменский и др., 1956). Общеизвестно, что шкалы Элленберга и Ландольта базируются в основном на экспертном мнении фитоценологов. В последних прижизненных изданиях своих шкал Х. Элленберг

и Э. Ландольт привлекли к их разработке других ученых. Это были не только бриологи и лишенологи, которые расширили список видов-индикаторов за счет криптогамных растений, но и фитоценологи. Дополнительное включение последних в составление шкал увеличило коллегиальность при экспертном принятии решений об экологической характеристике видов растений.

Л.Г. Раменский стал думать о создании экологических шкал еще в первое десятилетие своей научной деятельности: «Как заманчивая цель рисуется нам впереди количественное определение естественных условий (местообитания) по составу травостоя» (Раменский, 1918 с. 92). В отличие от Х. Элленберга и Э. Ландольта, он подводил под свои шкалы теоретический фундамент, который основывался на парадигме «подвижного равновесия» между факторами среды

¹ Голуб Валентин Борисович – сотр. Института экологии Волжского бассейна РАН, (vbgolub2000@mail.ru); ² Шитиков Владимир Кириллович – сотр. Института экологии Волжского бассейна РАН, (stok1946@gmail.com)

и составом растительных сообществ. Исходя из этой концепции, Л.Г. Раменский (1924) выводил «основные закономерности растительного покрова». Этой парадигме он был верен до конца своей жизни (Раменский, 1952)³.

Крупнейший советский и российский биолог Т.А. Работнов, рассматривавший в своих публикациях подходы разных фитоценологов к индикации среды, был высокого мнения о шкалах Раменского, отмечая их теоретическую обоснованность. В одной из первых работ, посвященных экологическим шкалам, он писал: «... большую ценность представляет методика составления экологических шкал, разработанная Л.Г. Раменским (1929, 1938, 1956), основанная на выделении функциональных и элективных средних. Теоретически эта методика достаточно обоснована; разработка ее, несомненно, является крупным достижением советской геоботаники» (Работнов 1958, с. 520). И спустя 20 лет он называл методику их разработки весьма совершенной в теоретическом отношении (Работнов, 1979а, с. 54). Но ни в цитируемых работах, ни в других, где Т.А. Работнов (1967, 1979б) касался шкал Раменского, он не углублялся в рассмотренные сути этой методики.

В нашей статье сделана попытка проанализировать концептуальные основы шкал Раменского и оценить, насколько в действительности они базировались на теории «подвижного равновесия». Для этой цели использованы три публикации Раменского (1929, 1938, 1939), и одна коллективная монография, в которой он написал основную теоретическую часть (Раменский и др., 1956). Следует обратить особое внимание на его труд (1939 г.), который называется «Опыт рационализации комплексного почвенно-геоботанического изучения земель». Это рукопись книги под редакцией президента АН СССР В.Л. Комарова. В течение двух лет Раменский безуспешно пытался опубликовать рукопись этой книги, о чем свидетельствуют его письма В.Л. Комарову, в Биологический отдел АН СССР, в Совет по изучению производительных сил⁴. Ценность этой рукописи заключается в том, что в ней подробнее всего изложена методика разработки экологических шкал. Хотя, на наш взгляд, написана эта книга довольно тяжелым языком.

При рассмотрении самой методики следует учитывать, что Раменский имел в виду разработку шкал не только для растительности, но и для почвы. Однако Раменскому и его ученикам удалось создать экологические шкалы только для растительности (Раменский и др., 1956).

Процесс разработки экологических шкал по Раменскому состоит из нескольких этапов.

Начинается он с установления локального экологического ряда растительных сообществ, которые сменяют друг друга под действием одного фактора среды, выбранного для построения шкалы. Это не что иное, как ординация растительных сообществ по градиенту, где рассматриваемый фактор либо возрастает, либо убывает. Ряд может быть сборный, составленный из кусочков, взятых из разных мест одного и того же региона. В результате создается «сборный экологический ряд».

Затем в контрастных частях градиента выделяются группы сообществ (описания), которые Раменский назвал локальными реперами: «Из всего обрабатываемого материала выделяются две или несколько исходных групп объектов (почв, группировок растительности), из которых затем выводятся первые средние стандарты. Эти группы должны достаточно резко и, несомненно, различаться по тому фактору, по которому строится первый ряд (увлажнение, активное богатство почвы, ее оподзоленность, отложение наилка, градации выбитости и т.д.). Отличие объектов, вводимых в исходные группы, именно по этому фактору, не должно возбуждать сомнений. <...> Отнесение объектов к той или иной «исходной» группе делается по совокупности признаков, по всей нашей сумме знаний о предмете, – по условиям местоположения, исходя из анализов почвы, из жизненных форм и видового состава растительности, из данных стационарных наблюдений и учетов и т.д. <...>. Выдел исходных групп – самый ответственный момент систематизации; исследователь вкладывает в него все свои знания о предмете, всю силу своего научного анализа и остроумия» (Раменский, 1938, с. 47–48).

Как видим, что уже на этом этапе важен прежде всего опыт геоботаника и, как выражается Раменский, его «остроумие», а не теоретические построения.

³ Подробнее о концепции подвижного равновесия, которую развивали А.А. Еленкин и Л.Г. Раменский, см. в статье В.Б. Голуба (2017).

⁴ Архив РАН. Ф. 277. Оп. 4. Д. 1230. Л. 31, 36, 38–39, 40–42.

При ординации выделенных групп вдоль рассматриваемого фактора ему долго не удавалось избавиться от посторонних воздействий. Вот что пишет Раменский (1938, с. 38) относительно построения конкретного экологического ряда вдоль градиента увлажнения: «вместо того, чтобы вскрыть влияние одного фактора увлажнения, наш ряд под вывеской увлажнения протаскивает неодинаковые в разных частях ряда влияния нескольких других факторов; ясно, что такой ряд может только запутать нас. Действительно, наши настойчивые попытки систематизировать луговые материалы Курской и Воронежской областей, опираясь на ряды конкретных списков растительности, не дали положительных результатов (1927, 1928). Дело пошло только тогда, когда был найден способ выведения групповых средних списков растительности, почвенных разрезов и пр. (1928)». Такое групповое среднее Раменский назвал «функциональным средним». Рассмотрим представления об этом понятии, которое было им предложено впервые в 1929 г.

«Во всех случаях функциональное среднее представляет значение функции, отвечающее совокупности средних значений или интенсив-

ностей действующих факторов» (Раменский, 1929, с. 17). Действительно, если рассмотреть рисунок, помещенный в этой работе, а также в изданной позже книге (Раменский, 1938), то можно найти центр положения растительного сообщества для отрезка рассматриваемого градиента, который выражен в условных единицах. Как показано на рисунке, функциональное среднее – не статистическая оценка математического ожидания экологического фактора, а абстрактная нематериальная величина, которая не имеет единиц измерений. Для того чтобы ее материализовать, Раменский приравнивает ее к геоботаническому описанию в месте, где это функциональное должно существовать: «В случае растительных группировок функциональное среднее представляется списком, отвечающим местообитанию, среднему по условиям увлажнения, богатству почвы, развитию аллювиальной деятельности и т.д. Если это среднее выводится из чисто ботанических данных (списков растительности), средний характер условий местообитания соответствующего списка постулируется исходя из принципа параллелизма рядов растительности и внешних условий, ее определяющих» (Раменский, 1929, с. 17–18).

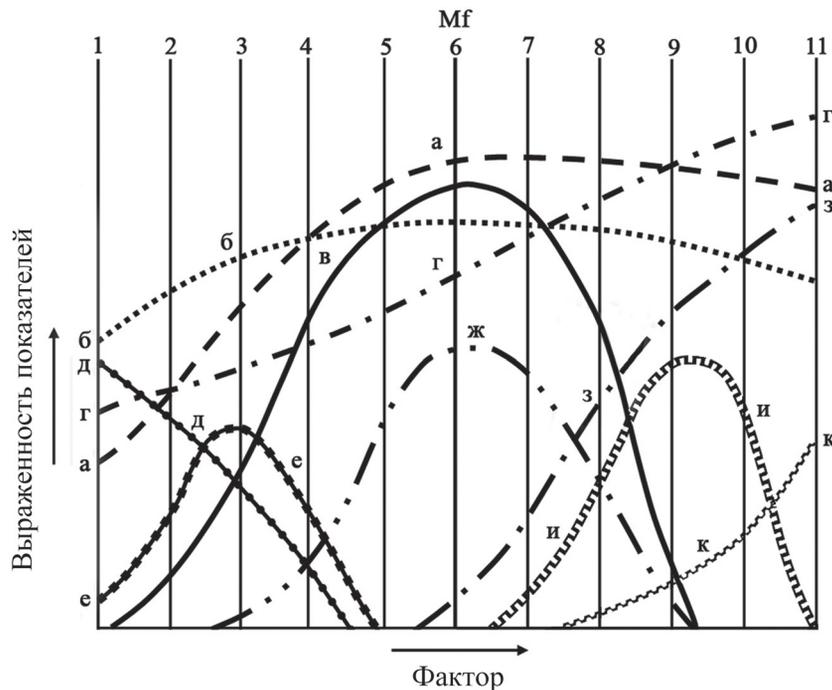


Рис. Функциональное среднее, определенное по 11 геоботаническим описаниям, которые образуют ряд по возрастанию фактора. Буквами русского алфавита обозначены экологические кривые разных видов растений, числами (1–11) – геоботанические описания. С функциональным средним (Mf) по Раменскому совпадает описание № 6. Рисунок заимствован из книги Раменского (1938, с. 42)

Высказанная мысль оригинальна, но она носит чисто умозрительный характер и основана на представлении о существовании строгой функциональной зависимости между составом растительных сообществ и факторами среды. В связи с этим изменение какого-либо фактора среды немедленно должно приводить к перестройке структуры растительного покрова. Но такую строгую математическую зависимость в природе выявить невозможно, поскольку растительные сообщества обладают определенной устойчивостью к изменениям условий среды. Разные виды растений, образующих фитоценоз, реагируют на динамику внешних воздействий с разной степенью выраженности и неодинаковым временным лагом. Введение «функционального среднего» экологического фактора, выражаемого через список растений – упрощенное моделирование реально существующей в природе ситуации.

В 1929 г. Раменский полагал, что такие статистические показатели, как «арифметическое среднее, медиана и мода, не имеют ничего общего с функциональным средним» (Раменский, 1929, с. 18). Поэтому он разработал эвристическую методику его приближенного определения, которую назвал «элективным счислением», а получаемый результат – «элективным средним». Суть элективного счисления заключается в последовательности отбраковки: «сперва снимаются лишь наиболее периферические объекты, крайние члены рядов, затем более периферические из оставшихся, и т.д., пока не приходим к наиболее центральному» (Раменский, 1929, с. 20). Такая рекомендация – не строгий математический алгоритм, а руководство к действию для квалифицированного специалиста.

Позже Раменский пришел к заключению, что элективное среднее не лишено ряда дефектов. Подробно эти дефекты он перечисляет в неопубликованной рукописи книги.

«1. Значительная трудоемкость работ: законченная камеральная обработка ботанических материалов этим методом с установлением системы стандартных шкал (из элективных средних списков) требует примерно столько же времени, как и полевая работа по отбору этих материалов.

2. Элективное среднее характеризует непосредственно некоторую точку, одно определен-

ное сочетание действующих факторов, среднее для группы объектов, из которых оно выведено. Всего объема условий группы элективное среднее не отражает.

3. Основным дефектом является следующий: по мере хода браковок при выводе среднего остается все меньше количество объектов, под конец – совсем малое (2–5). В связи с этим все сильнее вступают индивидуальные особенности объектов... <...> В результате – не совсем правильные, в известной мере случайные, соотношения обилий в элективном среднем. <...> Ввиду изложенного наши поиски направились в сторону изыскания таких показателей, вместо элективного среднего, которые удовлетворили бы следующим условиям: а) меньшая трудоемкость, б) лучшая уравновешенность, меньшее влияние аномальности отдельных объектов, в) диагностическая способность, по возможности не меньшая, чем у элективных средних, г) желательно, чтобы наш стандарт был не «точковым», отражающим одно определенное (среднее) сочетание условий, а «объемным», отражающим весь объем условий, к которому приурочена исходная группа.

После некоторых испытаний мы нашли, что поставленным условиям удовлетворяют медианные и квартильные значения показателей, выведенные из всех объектов отобранной достаточно однородной группы. В настоящее время мы оперируем исключительно с «медианными» почвенными разрезами, образованными медианными для данной группы разрезов значениями всех почвенных признаков. <...> В случае растительности медианы дают слишком снивелированные, обезличенные списки. Здесь мы пользуемся «квартильными списками», образованными квартильными значениями обилия растений, выведенными из всех списков группы. <...> Работа с квартилями и медианами идет в несколько раз быстрее, чем с элективным средним; они менее демонстративны, более расплывчаты, чем элективное среднее, но в деталях обуславливают лучшую уравновешенность. В то же время медианные и квартильные стандарты имеют вполне удовлетворительную диагностическую способность. Квартили⁵ лучше элективных средних характеризуют объем условий, к которым приурочена группа списка» (Раменский, 1939, с. 149–151).

⁵ Имеется в виду верхний квартиль.

Таким образом, мы видим, что через 10 лет Раменский допустил использование структурных статистических характеристик вариационного ряда для определения функционального среднего. Но строгого теоретического доказательства своего решения он при этом не делает, ссылаясь преимущественно на свой опыт и удобства использования статистических показателей. К упрощенной форме выражения «функционального среднего» через конкретное геоботаническое описание он добавляет эмпирический обоснованный способ его нахождения с помощью статистических показателей вариационного ряда, который образуют значения обилия растений в группе геоботанических описаний.

Еще позже Раменский пришел к выводу, что «верхние квартили дают несколько преувеличенные обилия растений по сравнению с ближайшими к нему конкретными растительными группировками. Поэтому впоследствии мы приняли выведение средних обилий в виде верхнетертильных обилий растений, выше которых растение дано в 1/3 всего числа описаний. Тертиль дает средние, наиболее близкие по составу к конкретным растительным группировкам. Средние, выведенные в виде тертилей, близки на практике к функциональным средним. В рассматриваемом тертильном среднем (образованном верхнетертильными значениями обилий) выравнены все побочные влияния; в этом его основное отличие от любых конкретных группировок, всегда отклоненных в разные стороны от функционального среднего, всегда имеющих свои индивидуальные, временные и даже случайные особенности» (Раменский и др., 1956, с. 38).

Таким образом, сделан еще один шаг, обоснованный лишь практикой и не имеющий какого-либо отношения к теории.

Итак, мы видим, что в процессе работы над шкалами Раменский все дальше уходит от «теоретически обоснованного» определения функционального среднего экологического фактора к эмпирическому, более удобному и менее трудоемкому выявлению стандарта для выделенных исходных групп.

В дальнейшей работе по методике Раменского после получения первичного экологического ряда из 3–4 опорных точек по флористическому сходству между ними распределяются все описания растительности. Затем выделяются промежуточные опорные точки локального экологического ряда. Этот процесс повторяется несколько раз, до тех пор, пока геоботанику уже не удается выстроить стройную последователь-

ность опорных точек, которые демонстрировали бы изменение флористического состава и участия растений под влиянием одного фактора среды.

В течение долгих лет группой геоботаников под руководством Раменского было создано много локальных экологических рядов. Местные ряды последовательно согласовывались и объединялись. Для сращивания локальных экологических рядов Раменский предложил некоторые приемы (с использованием засечек, вершин, контуров), которые изложил в работе, написанной в 1939 г. Но все эти способы требуют очень высокой квалификации эксперта-геоботаника. Вероятно, в большинстве случаев эту работу осуществлял сам Раменский, который хорошо знал «в лицо» виды растений европейской части СССР, поскольку был одним из авторов двух определителей растений для этой территории (Флорова, Раменский, 1932, 1937).

При объединении локальных экологических рядов в один общий, несомненно, менялось и содержание опорных точек, которые служили ступенями экологических рядов. Это должны были быть очень большие объединенные флористические списки, которые, по Раменскому, отражали функциональное среднее или были близки к нему. Таких опорных точек было 20 для ряда шкалы переменности увлажнения, по 10 – для аллювиальности и пастбищной дигрессии, 30 – для богатства и засоления почвы, 100 (а затем 120) – для влажности. Существовали ли такие синтетические флористические списки функциональных средних с указанием участия растений для каждой ступени экологических рядов? В книге Раменского и его соавторов (1956) об этом ничего не сказано, вероятно, работа на этой стадии упрощалась на основании решения эксперта, которым, несомненно, был сам Раменский.

Конечным этапом работы над шкалами было составление экологических формул, которое заключалось в определении распределения видов растений вдоль опорных точек. При этом учитывалось несколько градаций участия (проективного покрытия) растений. В результате в формуле указывались интервалы ступеней, в которых вид встречался с тем или иным участием.

Л.Г. Раменский работал над шкалами около 20 лет, постоянно дорабатывал их, но, как пишет Т.А. Работнов (1979а), до конца своей жизни не был удовлетворен их качеством. И только его ученики решились на их публикацию.

Следует заметить, что статья Раменского, написанная в 1929 г., где впервые предложено

понятие «функциональное среднее», была переведена на немецкий язык (Ramensky, 1930) и замечена австралийским экологом Д. Гудоллом (Goodall, 1954). Он обратил внимание на высказанную Раменским мысль, что ординация растительности в системе координат более реалистично характеризует ее, чем классификация. Д. Гудолл отметил Раменского первым в ряду других фитоценологов, занимавшихся этой проблемой. Позже Л.Н. Соболев и В.Д. Утехин (Sobolev, Utekhin, 1978) в очень популярном среди фитоценологов международном издании изложили на английском языке идею о функциональном среднем, назвав ее важнейшей в теоретическом наследии Раменского. Поэтому нельзя сказать, что понятие «функциональное среднее» и способ его поиска с помощью элективного счисления не были известны за рубежом. Но, в отличие от ординации, ни то, ни другое не получило там признания.

Мы полагаем, что теоретическая основа методики разработки экологических шкал Раменского имеет слишком общий и размытый характер, хотя изначально она закладывалась в качестве идеи. Практика требовала постоянной корректировки методики, которая диктовалась необходимостью ее упрощения и приближе-

ния к реальным, наблюдаемым в природе координатам расположения видов на оси одного определенного градиента среды, эмпирически элиминируя влияние других факторов. Можно сделать вывод, что разработка экологических шкал Раменского не была строгим объективным процессом. Поэтому фактически экологические шкалы Раменского, также как шкалы Элленберга и Ландольта, являются результатом экспертных решений, разработчики которых вкладывали «все свои знания о предмете, всю силу своего научного анализа и остроумия». Это обстоятельство ничуть не умаляет ценность шкал Раменского. В конце концов, важна не методика их разработки, а их эффективность. А то, что шкалы Раменского дают хороший результат для индикации условий среды, доказано во многих работах. Однако нельзя не отметить, что книга шкал для европейской части СССР значительно устарела хотя бы по номенклатурным соображениям. Наряду с учетом новых номенклатурных данных совершенствование экологических шкал Раменского должно сопровождаться их корректировкой, основывающейся на экспертном мнении специалистов по образцу шкал Элленберга и Ландольта.

Авторы выражают благодарность В.Э. Смирнову за обсуждение чернового варианта статьи.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 17-03-00077-ОГН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Голуб В.Б. Утраченная в СССР концепция «подвижного равновесия» // Историко-биологические исследования. 2017. Т. 9. № 1. С. 40–67 [Golub V.B. Utrachennaya v SSSR kontseptsiya « podvizhnogo ravnovesiya » // Istoriko-biologicheskie issledovaniya. 2017. T. 9. № 1. S. 40–67].
- Раменский Л.Г. Исследование лугов Воронежской губернии / Под ред. Ю.М. Шокальского. Материалы по естественно-историческому исследованию Воронежской губернии. Отд. I. Организационный. Вып. 1. Программы, организация и сметы естественно-исторического исследования Воронежской губернии. М., 1918. С. 63–93 [Ramenskii L.G. Issledovanie lugov Voronezhskoi gubernii / Pod red. Yu.M. Shokal'skogo. Materialy po estestvenno-istoricheskomu issledovaniyu Voronezhskoi gubernii. Otd. I. Organizatsionnyi. Vyp. 1. Programmy, organizatsiya i smety estestvenno-istoricheskogo issledovaniya Voronezhskoi gubernii. M., 1918. S. 63–93].
- Работнов Т.А. К методике составления экологических шкал // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 4. С. 518–527. [Rabotnov T.A. K metodike sostavleniya ekologicheskikh shkal // Bot. zhurn. 1958. T. 43. № 4. S. 518–527].
- Работнов Т.А. Элленберг Х. Растительность Средней Европы и Альп. С иллюстрациями и картой. Э. Клапп. Луговая растительность и местообитания на примере западной, средней и южной Германии // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 1. С. 123–128 [Rabotnov T.A. Ellenberg Kh. Rastitel'nost' Srednei Evropy i Al'p. S illyustratsiyami i kartoi. E. Klapp. Lugovaya rastitel'nost' i mestoobitaniya na primere zapadnoi, srednei i yuzhnoi Germanii // Bot. zhurn. 1967. T. 52. № 1. S. 123–128].
- Работнов Т.А. Актуальные вопросы экологии растений // Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 3. Актуальные вопросы экологии растений и геоботаники. М., 1979а. С. 5–70. [Rabotnov T.A. Aktual'nye voprosy ekologii rastenii // Itogi nauki i tekhniki. Botanika. T. 3. Aktual'nye voprosy ekologii rastenii i geobotaniki. M., 1979a. S. 5–70].
- Работнов Т.А. О применении экологических шкал для индикации эдафических условий произрастания растений // Журн. общей биологии. 1979б. Т. 40. № 1. С. 35–42 [Rabotnov T.A. O primenenii ekologicheskikh

- shkal dlya indikatsii edaficheskikh uslovii proizrastaniya rastenii // Zhurn. obshchei biologii. 1979b. T. 40. № 1. S. 35–42].
- Раменский Л. Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение (На основании геоботанических исследований в Воронежской губернии) // Вестн. опытного дела. 1924. Январь–декабрь. Воронеж, С. 37–73 [Ramenskii L.G. Osnovnye zakonomernosti rastitel'nogo pokrova i ikh izuchenie (Na osnovanii geobotanicheskikh issledovaniy v Voronezhskoi gubernii) // Vestn. opytnogo dela. 1924. Yanvar'-dekabr'. Voronezh. S. 37–73].
- Раменский Л. Г. К методике сравнительной обработки и систематизации списков растительности и других объектов, определяемых несколькими несходно действующими факторами // Тр. совещаний по вопросам луговедения и опытного луговодства. Вып. 2. Тр. совещания геоботаников-луговедов, созданного Государственным Луговым институтом 15–20 января 1928 г. в Ленинграде. Журнал-доклады. Дмитров, 1929. С. 11–36 [Ramenskii L.G. K metodike sravnitel'noi obrabotki i sistematzatsii spiskov rastitel'nosti i drugih ob'ektov, opredelyaemykh neskol'kimi neskhodno deystvuyushchimi faktorami // Trudy soveshchaniy po voprosam lugovedeniya i opytnogo lugovodstva. Vyp. 2. Tr. soveshchaniya geobotanikov-lugovedov, sozvanogo Gosudarstvennym Lugovym institutom. 15–20 yanvarya. 1928 g. v Leningrade. Zhurnal-doklady. Dmitrov, 1929. S. 11–36].
- Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938. 620 с. [Ramenskii L.G. Vvedenie v kompleksnoe pochvenno-geobotanicheskoe issledovanie zemel'. M., 1938. 620 s.].
- Раменский Л. Г. Опыт рационализации комплексного почвенно-геоботанического изучения земель. Рукопись. 1939. 390 с. Российский государственный архив экономики. Фонд. 399. Оп. 3. Д. 35 [Ramenskii L.G. Opyt ratsionalizatsii kompleksnogo pochvenno-geobotanicheskogo izucheniya zemel'. Rukopis'. 1939. 390 s. Rossiiskii gosudarstvennyi arkhiv ekonomiki. Fond. 399. Op. 3. D. 35].
- Раменский Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Бот. журн. 1952. Т. 37. № 2. С. 181–210 [Ramenskii L.G. O nekotorykh printsipial'nykh polozheniyakh sovremennoi geobotaniki // Bot. zhurn. 1952. T. 37. № 2. S. 181–210].
- Флорова В. М., Раменский Л. Г. Определитель растений в нецветущем состоянии для средней части СССР. М.; Л., 1932. 256 с. [Florova V.M., Ramenskii L.G. Opredelitel' rastenii v netsvetushchem sostoyanii dlya srednei chasti SSSR. M.; L., 1932. 256 s.].
- Флорова В. М., Раменский Л. Г. Определитель растений в нецветущем состоянии для средней части СССР. 2-е изд. Т. 1. Сведения по морфологии органов вегетации. Растения с листьями однодольного типа жилкования, безлистные и незеленые. М., 1937. 430 с. [Florova V.M., Ramenskii L.G. Opredelitel' rastenii v netsvetushchem sostoyanii dlya srednei chasti SSSR 2-e izd. T. 1. Svedeniya po morfologii organov vegetatsii. Rasteniya s list'yami odnodol'nogo tipa zhilkovaniya, bezlistnye i nezelenye. M., 1937. 430 s.].
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антунин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с. [Ramenskii L.G., Tsatsenkin I.A., Chizhikov O.N., Antunin N.A. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodii po rastitel'nomu pokrovu. M., 1956. 472 s.].
- Goodall D.W. Vegetational classification and vegetational continua // *Angewandte Pflanzensoziologie*. Wien, 1954. Vol. 1. P. 168–182.
- Dengler J., Hüllbusch E., Bita-Nicolae C., Chytý M., Didukh Y. P., Diekmann M., Dierschke H., Englisch T., Ermakov N., Feldhaar H., Fosaa A. M., Frank D., Gillet F., Guarino R., Hennekens S. M., Hill M. O., Jelaska S. D., Jiménez-Alfaro B., Ju-Ive P., Kącki Z., Karrer G., Nobis M. P., Ozinga W. A., Pignatti S., Raus T., Řezníčková M., Ruprecht E., Šilc U., Steinbauer M. J., Theurillat J.-P., Tichý L., Jansen F. Ecological indicator values of Europe (EIVE) 1.0: A powerful open-access tool for vegetation scientists // 25th meeting of the of the European vegetation survey. Roma. 6–9 April 2016. Book of abstracts. Lectures. 2016. P. 31–32.
- Ellenberg H. *Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie*. I. Unkrantgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden. Stuttgart, 1950. 141 s.
- Ellenberg H. *Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie*. II. Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Bewertung. Stuttgart, 1952. 143 s.
- Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas // *Scripta Geobotanica*. 1974. Vol. 9. S. 1–97.
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulißen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 3 Auflage // *Scripta Geobotanica*. 1992. Vol. 18. S. 1–258.
- Sobolev L. N., Utekhin V. D. Russian (Ramensky) Approaches to Community Systematization // *Ordination of Plant Communities*. The Hague-Boston-L., 1978. P. 71–98.
- Landolt E. *Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora* // Veröffentlichungen des Geobotanischen Instituts der ETH Zürich, Stiftung Rübel. 1977. Vol. 64. S. 1–208.
- Landolt E., Bäumler B., Erhardt A., Hegg O., Klötzli F., Lämmler W., Nobis M., Rudmann-Maurer K., Schweingruber F. H., Theurillat J.-P., Urmi E., Vust M., Wohlgenuth T. *Flora indicativa. Ökologische Zeiterwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen*. 2010. 2nd ed. Bern, 378 s.
- Ramensky L. G. Zur Methodik der vergleichenden Bearbeitung und Ordnung von Pflanzenlisten und anderen Objecten, die durch mehrere, verschiedenartig wirkende Faktoren bestimmt werden // *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*. Breslau, 1930. Bd 18. H. 2. S. 269–304.

LEONTIY GRIGORIEVICH RAMENSKY: THE METHODS OF DEVELOPMENT OF ECOLOGICAL INDICATOR VALUES

V.B. Golub¹, Shitikov V.K.²

Methods of creating ecological indicator values by L.G. Ramensky considered. Ramensky tried to create the ecological indicator values on the theoretical base. Western European phytocenologists created ecological indicator values based primarily on expert opinion on plant ecology. It was the main difference in the principles of development of ecological indicator values by the Western European geobotanists and Ramensky. Ramensky was guided by the idea of “moving equilibrium” between environmental factors and the composition of plant communities. He introduced the concept of “functional mean” when developing ecological indicator values. It is the list of plants corresponding to a habitat with average value of the studied factor where influence of other factors is minimized. Ramensky supposed that the existing mathematical methods cannot be used to determine the “functional mean”. Therefore, Ramensky developed a heuristic method for determining the “functional mean”, which he called the « elective notation», and the result obtained was the “elective mean”. Ramensky simplified the method of determining the « functional mean» in the process of working on ecological indicator values. He went further and further away from the theoretically grounded definition of the “functional mean” environmental factor to an empirical one. As a result, the development of ecological indicator values, which was carried out by Ramensky, turned out to be not a strict objective process, as he planned at the start to work making they. In fact, the Ramensky’s ecological indicator values, as well as the ecological indicator values of Western European phytocenologists (for example, by Ellenberg and Landolt), are the result of expert decisions. The ideas of Ramensky on “functional mean” and “elective notation”, as basic concepts for the development of ecological indicator values, were well known abroad. Nevertheless, they did not get recognition there.

Key words: phytocoenology, indication, functional mean, elective notation.

Acknowledgement. The work was supported the Russian Foundation for Basic Research (RFBR): grant no 17-03-00077-OGN.

¹ Golub Valentin Borisovich, Institute of Ecology of the Volga Basin, Russian Academy of Sciences (vbgolub2000@mail.ru); ² Shitikov Vladimir Kirillovich, Institute of Ecology of the Volga Basin, Russian Academy of Sciences (stok1946@gmail.com).

Biological series
Volume 124. Part 4
2019

C O N T E N T S

<i>Avilova K.V., Kiyatkina N.P.</i> Bioeconomic Aspects of The City's Ecosystem Services on the Example of the Role of the Nightingale (<i>Luscinia luscinia</i>)	3
<i>Snit'ko V.P., Snit'ko L.V.</i> Bats of the Nature Park "Muradymovky George" (Republic of Bashkortostan)	10
<i>Sviridov A.V.</i> Quo vadis, admiral?	15
<i>Stolyarov A.P.</i> Species Diversity and Trophic Structure of the Littoral Communities of the Macroenthos of the Estuary of the Black River (Kandalaksha Bay, White Sea)	19
<i>Antonova L.D., Tkachenko O.B.</i> Two Rare Species of Fungi, <i>Hericium coralloides</i> and <i>Polyporus umbellatus</i> , on the Territory of the Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences	29
<i>Gmoshinskiy V.I., Mishulin A.A., Matveev A.V.</i> First Record of Didymium Projectile (<i>Myxomycetes</i>) in Russia	34
<i>Popova K.B., Lysenkov S.N., Talyzina I.A., Cellarius F.A.</i> Intraspecific Variability of Specific Leaf Area and Ecological Strategies in <i>Silene latifolia</i> Poir. (Caryophyllaceae)	37
<i>Pchvolkin A.V.</i> The Use of Preserved Lichens in the Learning Process	48
<i>Shirokova N.G.</i> Investigation of the Extent of the Male Generative Sphere Reduction in the Flowers of <i>Spiraea salicifolia</i> L. (Rosaceae) in Connection with the Degree of Soil Moisture in the Sites of its Growth	55
<i>To the history of science</i>	
<i>Golub V.B., Shitikov V.K.</i> Leontiy Grigorievich Ramensky: The Methods of Development of Ecological Indicator Values	61

**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:

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

Конспект флоры Рязанской Мещеры / Под ред. В.Н. Тихомирова. М., 1975. 328 с. [или С. 15–25, 101–123].

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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