

БЮЛЛЕТЕНЬ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 126, вып. 2 2021 Март – Апрель
Выходит 6 раз в год

BULLETIN OF MOSCOW SOCIETY OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 126, part 2 2021 March – April
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С О Д Е Р Ж А Н И Е

<i>Шевцова А.А., Королев А.В., Масленникова В.И., Кокаева З.Г., Берёзов А.Ю. Климов Е.А.</i> Вирусная концепция гибели пчелиных семей на пасеках европейской части России	3
<i>Матушкина К.А., Шпагина А.А.</i> Рост и развитие молоди приморского углозуба (<i>Salaman-</i> <i>drella tridactyla</i> Nikolsky, 1905) в лабораторных условиях	20
<i>Дусаева Г.Х., Калмыкова О.Г.</i> Влияние пожаров на растительный покров степей Евразии: обзор литературы	25
<i>Широкова Н.Г.</i> Изучение взаимосвязи между степенями развития мужской и женской генеративных сфер цветка <i>Spiraea salicifolia</i> L. (Rosaceae) из окрестностей г. Томск	38
<i>Джапова В.В., Бембеева О.Г., Джапова Р.Р., Аюшева Е.Ч.</i> Питание сайгака (<i>Saiga tatarica</i>) в степи долины Западного Маныча	46

Критика и библиография

<i>Шустов М.В.</i> Рецензия на книгу: Т.Ю. Толпышевой, Е.А. Шишконоковой «Лишайники природного парка «Нумто»: Краткий определитель»	55
--	----

УДК 638.12

ВИРУСНАЯ КОНЦЕПЦИЯ ГИБЕЛИ ПЧЕЛИНЫХ СЕМЕЙ НА ПАСЕКАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

А.А. Шевцова¹, А.В. Королев², В.И. Масленникова³, З.Г. Кокаева⁴, А.Ю. Берёзов⁵,
Е.А. Климов⁶

Рассмотрены причины, которые могут приводить к гибели пчелиных семей. Особое внимание уделено связи клеща *Varroa destructor*, присутствующего в пчелиных семьях, с наличием в организме пчел патогенных вирусов. Приведена общая характеристика основных патогенных вирусов медоносных пчел и их распространение. Даны рекомендации, направленные на снижение заклещёванности пчелиных семей клещами *Varroa* в течение всего активного периода жизни пчел, а также на снижение вирусоносительства пчелиных семей. Проведено исследование в европейской части России по наличию в пчелиных семьях шести патогенных вирусов: вируса мешотчатого расплода, вируса черных маточников, вируса деформации крыла, кашмир-вируса, израильского вируса острого паралича и вируса острого паралича. На пасеках исследована распространенность патогенных вирусов с помощью молекулярно-генетического метода ОТ-ПЦР. Определена клещевая нагрузка на пчелиные семьи. Установлено неоднородное распределение различных видов вирусов по пасекам. При невысокой клещевой нагрузке отмечена высокая вирусная нагрузка на пчелиные семьи в южном и центральном регионах европейской части России, низкая – в северном регионе.

Ключевые слова: медоносная пчела, *Apis mellifera*, вирус деформации крыла, вирус мешотчатого расплода, вирус черных маточников, кашмир-вирус, израильский вирус острого паралича, вирус острого паралича, ОТ-ПЦР.

Последние два десятилетия ученые всего мира констатируют высокую гибель пчел в своих странах. Впервые в 2006 г. отмечена массовая бессимптомная гибель пчел в США (van Engelsdorp et al., 2007). Впоследствии гибель пчелиных семей наблюдали в других странах Американского континента, Западной Европы и Азии (Berényi et al., 2006; Nielsen et al., 2008; Francis et al., 2013; Tantillo et al., 2015; Locke et al., 2017). На данный момент бессимптомная массовая гибель семей зафиксирована более чем в 40 странах мира.

Первые статистические данные о бессимптомной массовой гибели пчелиных семей на территории России были опубликованы в 2015 г. при констатации 100%-й гибели семей на некоторых пасеках в летне-осенний период 2014 г. (Королев,

2015). Установлено, что бессимптомная массовая гибель пчел на одних пасеках была обусловлена высокой заклещёванностью пчелиных семей, а на других пчеловоды в конце лета наблюдали отсутствие пчел в ульях, но при этом регистрировали полностью сформированные кормовые запасы. В опустевших семьях на центральных сотах мог остаться пестрый или сплошной печатный расплод.

По мнению ученых, существует множество причин, которые могут привести к гибели пчелиных семей, условно их можно разделить на две группы.

Первая группа – результат воздействия человека на окружающую среду.

Вырубка лесов и распашка лугов, приводящие к сокращению числа естественных медоносов.

¹ Шевцова Анна Александровна – аспирант кафедры генетики биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (anna-lunkova@mail.ru); ² Королев Александр Викторович – доцент кафедры частной зоотехнии животноводства, Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии – МВА имени К. И. Скрябина, канд. с.-х. наук (5274381@mail.ru); ³ Масленникова Валерия Ивановна – профессор кафедры частной зоотехнии Московской государственной академии ветеринарной медицины и биотехнологии – МВА имени К.И. Скрябина, докт. биол. наук (apis-pisces@mail.ru); ⁴ Кокаева Зарема Григорьевна – ст. науч. сотр. кафедры генетики биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (zaremak@inbox.ru); ⁵ Берёзов Александр Юрьевич – бакалавр биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (al.berezov@gmail.com); ⁶ Климов Евгений Александрович – вед. научн. сотр. кафедры генетики биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, доцент, докт. биол. наук (klimov_eugenev@mail.ru).

Изменение структуры землепользования (наличие больших площадей медоносов, выращиваемых в монокультуре), которая не может обеспечить разнообразия белков, необходимых для нормальной жизнедеятельности пчелиной семьи.

Выращивание генетически модифицированных растений, которые вырабатывают токсины, отравляющие пчел.

Применение пестицидов в сельском хозяйстве. Ученые обращают все большее внимание на группу инсектицидов, называемых неоникотиноидами, которые используются для уничтожения вредителей на хлопчатниках, цитрусовых, пшенице, кукурузе и других культурных растениях (Lu et al., 2014). Так, летом 2019 г. обработка пестицидами зерновых только в Ростовской обл. привела к гибели от химического токсикоза 3,5 тыс. пчелиных семей. Применение слаботоксичных препаратов для обработки подсолнечника в предуборочный период привело к накоплению гербицидов в меде, в результате чего пчелы в зимний период погибли.

Воздействие электромагнитного излучения вышек и мобильных телефонов, которое, по мнению многих исследователей, ослабляет иммунитет насекомых.

Высокая степень гибридизации пчел, усугубляющая рост их иммунодефицита. Метисы имеют низкую жизнеспособность, им сложно адаптироваться к новым условиям окружающей среды, что в свою очередь приводит к повышению восприимчивости организма к заболеваниям различной этиологии. Необходимость использования высокой степени инбридинга при создании новых высокопродуктивных линий медоносных пчел также приводит к снижению неспецифической резистентности последних.

Развитие торговли пчелами между странами и континентами, приводящее к стремительному распространению клеща *Varroa* (Francis et al., 2014).

Несоблюдение пчеловодами инструкций по применению высокотоксичных акарицидных препаратов в борьбе с клещами *Varroa*.

Вторая группа – естественные условия, не связанные с жизнедеятельностью человека.

Изменение климата и глобальное потепление, приводящие к изменению температурного и влажностного режима. В результате этих изменений снизилось выделение растениями нектара, который является пищей для пчел.

Потепление привело также к появлению новых паразитов медоносных пчел, которые до

этого паразитировали на видах, распространенных в более южных странах. Одним из них является клещ *Varroa jacobsoni* (Oudemans, 1904), паразитирующий на средней индийской пчеле (*Apis cerana*) в Индонезии. В середине прошлого столетия клещ нашел себе нового хозяина – медоносную пчелу (*Apis mellifera*). При переходе на медоносную пчелу клещ изменился и выделился в самостоятельный вид *Varroa destructor* (Anderson, Trueman, 2000).

Вследствие распространения клеща *Varroa* повысилась активность вирусов.

Клещ *Varroa destructor* и гибель пчел

Как отмечают российские и европейские ученые (Гробов, 2010; Спрыгин и др., 2016; Locke et al., 2017; MacMenamin et al., 2018; Nazzi et al., 2018), гибель семей в последнее время практически всегда связана с наличием в пчелиных семьях клеща *Varroa destructor*, а в организме пчел патогенных вирусов.

Гамазовый клещ *Varroa destructor* вызывает тяжело протекающее заболевание личинок, куколок и взрослых пчел – варрооз (варроатоз). Болезнь возникла в конце 1950-х годов в связи с переходом клеща, обитающего в гнездах среднеиндийской пчелы, на нового хозяина – медоносную пчелу. Заболевание зарегистрировано в странах Азии, Европы, Северной Африки и Америки. В СССР было установлено с 1964 г.

Наибольшую опасность для пчел представляет самка клеща (рис. 1). Она имеет красно-коричневый цвет, тело сильно сплюснуто в дорсо-вентральном направлении, размеры тела 1,0 × 1,9 мм. Самка имеет колюще-сосущий ротовой аппарат и четыре пары хорошо развитых конечностей. Самки проникают на дно ячейки рабочей пчелы за 1 день, а в ячейку трутневой пчелы за 1–3 дня до запечатывания, откладывая в среднем 3–4 яйца в ячейку рабочей пчелы и 4–6 яиц в трутневую ячейку. При проникновении нескольких самок в ячейку число отложенных ими яиц снижается.

Оптимальные условия для развития клеща: температура 34–36 °С и относительная влажность воздуха 60–80%. Клещ питается гемолимфой хозяина. Полный цикл развития составляет 5,5–6 суток для самца и 6,5–7 суток для самки. Самец оплодотворяет только молодых самок и впоследствии погибает. Молодые самки после вскрытия ячейки покидают ее вместе со старшей самкой – основательницей потомства. Самка-основательница в течение своей жизни

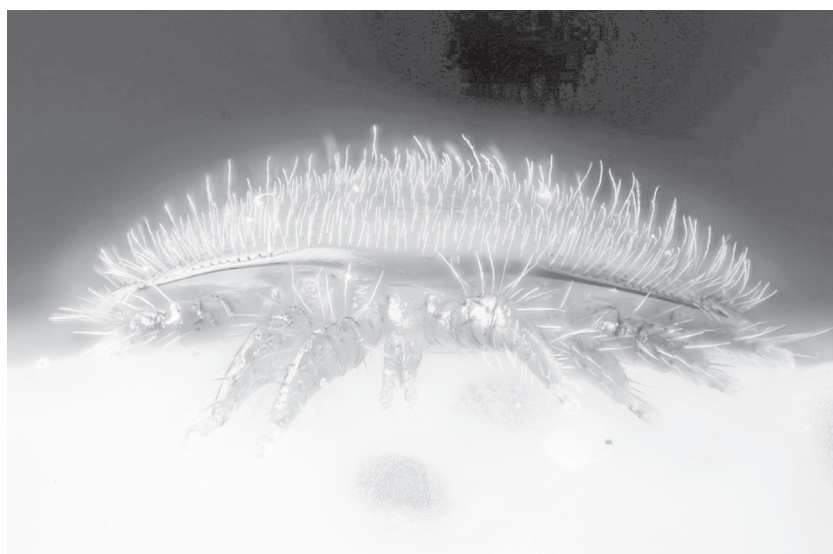


Рис. 1. Самка клеща *Varroa destructor*, паразитирующая на личинке пчелы

(весной–осенью за 2,5–4 месяца) способна отложить 25 яиц, для чего ей требуется до 4–6 ячеек пчелиного или трутневого расплода.

В расплоде в активный период жизнедеятельности гнезда может содержаться до 70–90% клещей. Темпы размножения клеща зависят от многих факторов, прежде всего, от температуры и влажности. На прирост клещей влияют климатические и природные условия, порода пчел, сила семей, соотношение пчелиного и трутневого расплодов в семье в течение сезона и т.д. Самки клещей зимуют на пчелах, глубоко проникая между брюшными сегментами, и питаются гемолимфой. В течение зимовки (150 дней) для сохранения жизнеспособности самке клеща требуется 5,5 мкл гемолимфы, а в организме зимующей пчелы ее содержание составляет в среднем 4,3 мкл. Устойчивость клеща во внешней среде зависит от температуры и влажности. В голодном состоянии в оптимальных для жизнедеятельности условиях паразит сохраняется до 5–7 суток. Опасность паразитирования клеща *Varroa* на медоносной пчеле заключается в следующем.

Высокая клещевая нагрузка приводит к гибели пчелиных семей.

Клещ является активным переносчиком инфекционных заболеваний.

Клещ снижает иммунный порог медоносных пчел, так как вводит вместе со слюной инфекционное начало непосредственно в гемолимфу (при отсутствии клеща *Varroa* вирусы попадают в пищеварительную систему, где не могут интенсивно развиваться). Как отмечает Ханг (Hung et al., 1996) для заражения пчелы клещами *Varroa* требуется всего 100 вирионов вируса острого па-

ралича при инокуляции (в теле клеща может содержаться до 10 млрд вирионов).

Клещ ослабляет иммунитет пчел, способствуя развитию вирусной инфекции. Во время инвазии у пчел наблюдается иммуносупрессия со снижением уровня экспрессии генов, кодирующих антимикробные пептиды (гликозиды, дефензины) и ферменты (фенолоксидазу, глюкозооксидазу, глюкозодегидрогеназу и лизоцим). При снижении активности глюкозодегидрогеназы в организме пчелы наблюдается большое количество гемоглобинов с вирусными частицами (Yang, Cox-Foster, 2007). Вирусы, активно размножаясь в организме ослабленной пчелы, приводят к значительному сокращению ее жизни, в результате уменьшается число особей и семья гибнет.

Клещ *Varroa* – активный переносчик вирусов не только среди взрослых пчел, но и среди личинок (рис. 2), предкуколок и куколок. Это приводит к появлению в гнезде большого числа молодых инфицированных вирусами пчел с малой продолжительностью жизни.

В 2016–2019 гг. на пасеках европейской территории России совместными усилиями Московской ветеринарной академии им. К.И. Скрябина и Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова были впервые проведены масштабные исследования, цель которых заключалась в определении уровня опасности гибели пчелиных семей в зависимости от степени их заклещеванности (клещами *Varroa*) в сочетании с патогенными для пчел вирусами.

Заклещеванность пчелиных семей клещом *Varroa* значительно варьирует на пасеках европейской части России. Минимальное значение

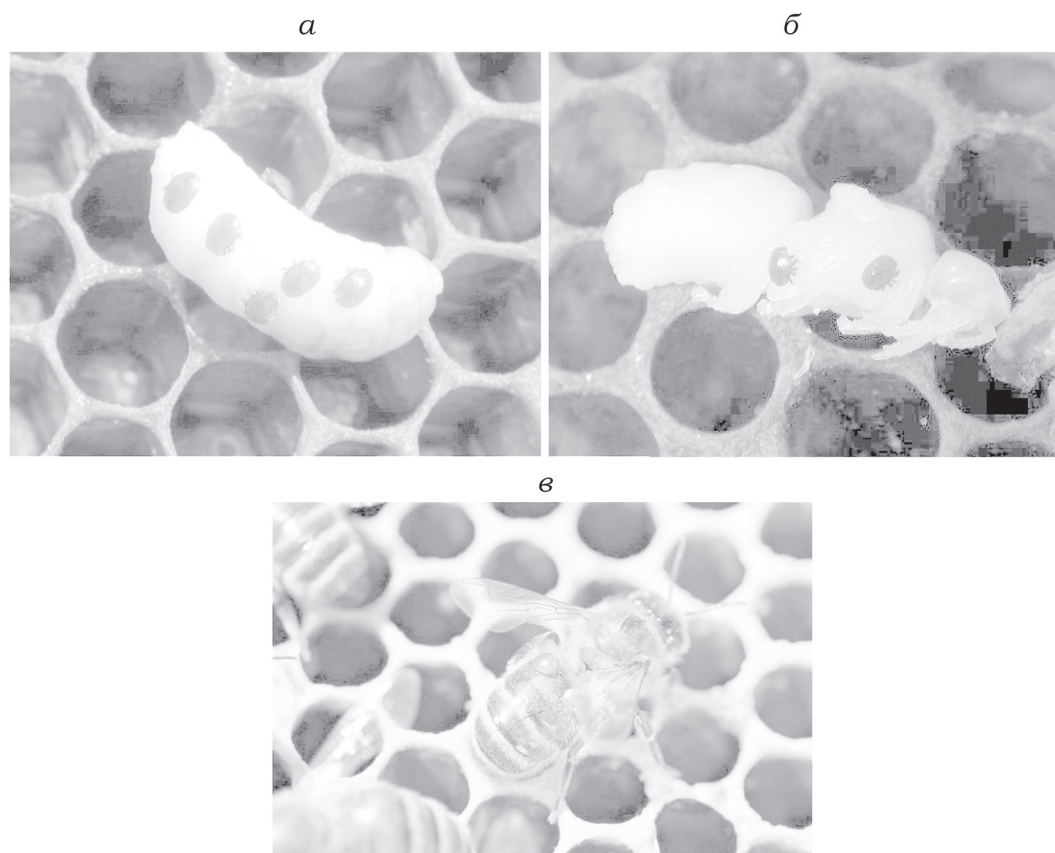


Рис. 2. Клещ варроа, паразитирующий на: а – личинке; б – куколке; в – взрослой рабочей пчеле

(0%) зафиксировано на пасеках Архангельской обл., а в Вологодской обл. этот показатель составлял 0,2%. Средняя заклещеванность по этим пасекам составила 0,1%. Большое колебание степени заклещеванности в пчелиных семьях на разных пасеках обусловлено множеством причин. Одной из основных является применение пчеловодами акарицидных препаратов против клещей *Varroa*. Одни активно применяли жесткие препараты на основе амитраз и флувалината в течение всего весенне-летнего периода, в результате средняя заклещеванность пчелиных семей была низкой и составила 0,1% на пасеках Архангельской обл. и 10,8% в Рязанской обл. Другие пчеловоды не так активно боролись с клещом, в результате средняя заклещеванность была довольно высока и составила на пасеках Рязанской, Владимирской и Московской областей соответственно 10,8; 14,5 и 19,5%.

На основании проведенного анализа по зараженности пчелиных семей клещами *Varroa* в европейской части России установлено, что большое колебание параметра заклещеванности в пчелиных семьях связано, вероятно, с продолжительностью применения пчеловодами акарицидных препаратов против клещей *Varroa*, кратностью обработки и качеством самих препаратов.

Общая характеристика основных патогенных вирусов медоносных пчел и их распространение

Вироzy пчел до 70-х годов прошлого столетия протекали, как правило, в виде инаппарентных инфекций. Однако эпизоотическая ситуация резко изменилась с появлением и распространением клещей *Varroa*, выступивших в роли активаторов репликации вирусов и их переносчика, в результате чего повсеместно погибли тысячи пчелиных семей. Попадая в организм пчелы, вирусы могут находиться в нем длительное время в скрытой (латентной) форме и передаваться от одной особи к другой без признаков заболевания. Однако при различного рода стрессах, высокой заклещеванности, наличии ядохимикатов в окружающей среде и гнезде, резком повышении или понижении температуры, уменьшении кормовой базы и т.д. вирусы начинают интенсивно размножаться и поражать клетки различных органов пчел, что приводит к сокращению их жизни и гибели.

Из 24 видов вирусов, обнаруженных в пчелах, 7 видов РНК-вирусов считаются патогенными, все они относятся к порядку Picornavirales.

1) DWV (Deformed wing virus, вирус деформации крыла).

2) BQCV (Black Queen cell virus, вирус черных маточников).

3) KBV (Kashmir bee virus, кашмир-вирус пчел).

4) SBV (Saccular brood virus, вирус мешотчатого расплода).

5) IAPV (Acute Paralysis Virus, израильский вирус острого паралича).

6) CPBV (Chronic bee paralysis virus, вирус хронического паралича пчел).

7) ABPV (Acute bee paralysis virus, вирус острого паралича пчел).

В ряде стран Западной Европы распространенность патогенных вирусов пчел описана еще в конце прошлого века.

Методы диагностики вирусной инфекции пчел

Для диагностики вирусной инфекции пчел и получения информации о геномах вирусов могут быть успешно использованы методы молекулярной диагностики – ОТ-ПЦР (RT-PCR) (метод ПЦР с обратной транскрипцией). В настоящее время с их помощью можно выявлять присутствие вирусной РНК в тканях пчел, личинок, клеща (Калашников, Удина, 2012; 2017; Масленникова и др., 2017).

Для электрофоретической детекции разработаны тест-системы, которые позволяют выявлять в одной пробирке три вируса пчел: ABPV, BQCV и SBV. Метод основан на проведении ПЦР одновременно по трем мишеням, продукт амплификации которых отличается по размеру.

В мировой практике методы анализа ДНК (маркеров ядерного и мтДНК) геномов пчел, а также вирусных инфекций используют для исследования состояния стабильности популяций, аборигенных популяций и промышленных пород пчел.

Однако в России практика генетического анализа применяется недостаточно эффективно и мало распространена, предпочтение отдается морфометрическому анализу породной принадлежности и пассивному сбору статистики при клиническом проявлении заболеваний пчел без идентификации возбудителей (Калашников, 2013).

В России первые исследования по распространению и идентификации вирусов пчел носили эпизодический характер (Батуев, 2010; Калашников, 2013). Масштабные исследования

2016–2019 гг., проведенные впервые на европейской территории России, охватили пасаки Северо-западного, Центрального, Южного и части Приволжского федеральных округов, куда вошли Архангельская, Вологодская, Московская, Рязанская, Владимирская, Пензенская, Белгородская, Воронежская, Ростовская области и Краснодарский край.

Работа проводилась на кафедре генетики Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова и на кафедре мелкого животноводства Московской государственной академии ветеринарной медицины и биотехнологии – МВА имени К.И. Скрябина. Объектами исследования служили пчелиные семьи, клещи *Varroa*, патогенные вирусы. Исследовали 18 пасек, на которых общее число семей составляло 1160 шт. Всего было отобрано 846 проб пчел и расплода от 419 пчелиных семей. Степень заклещеванности пчелиных семей клещами *Varroa destructor* определяли в условиях пасеки по методике, разработанной в НИИ пчеловодства. Для диагностики вирусов брали пробу живых пчел (30–50 ос.), помещали в контейнеры, этикетировали и отвозили в лабораторию. Живых пчел, поступивших в лабораторию, замораживали для проведения дальнейшего молекулярно-генетического анализа.

Молекулярно-генетический анализ проб проводили методом ОТ-ПЦР (полимеразной цепной реакции с обратной транскрипцией) на следующие вирусы: вирус деформации крыла (DWV), вирус мешотчатого расплода (SBV), вирус черных маточников (BQCV), кашмир-вирус (KBV), израильский вирус острого паралича (IAPV) и вирус острого паралича (ABPV).

Для определения вирусоносительства пчелиных семей анализировали электрофореграммы фрагментов кДНК вирусов (рис. 3). Исследования показали очень высокую нагрузку на пчелиные семьи в Центральном и Южном федеральных округах со стороны вирусов деформации крыла, мешотчатого расплода, острого паралича и вируса черных маточников, которая в среднем превышала 90%. Нагрузка на пчелиные семьи израильского вируса острого паралича и кашмир-вируса была низкой и в среднем составляла менее 10%.

Вирус деформации крыла

Вирус деформации крыла (DWV) впервые был выделен на японских пасеках у взрослых пчел с особой деформацией крыльев (Bailey, Ball, 1991). Во всем мире, за исключением Океании, DWV является одним из самых широко распространен-

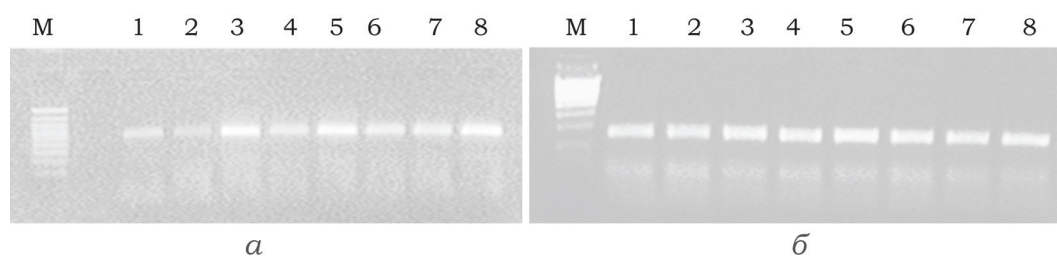


Рис. 3. Электрофореграмма продуктов амплификации вируса: *a* – деформации крыла (DWV), 250 п.о.; *б* – острого паралича (ABPV), 370 п.о.; М – маркеры 50 п.о., 100 п.о., лунки 1–8 – образцы

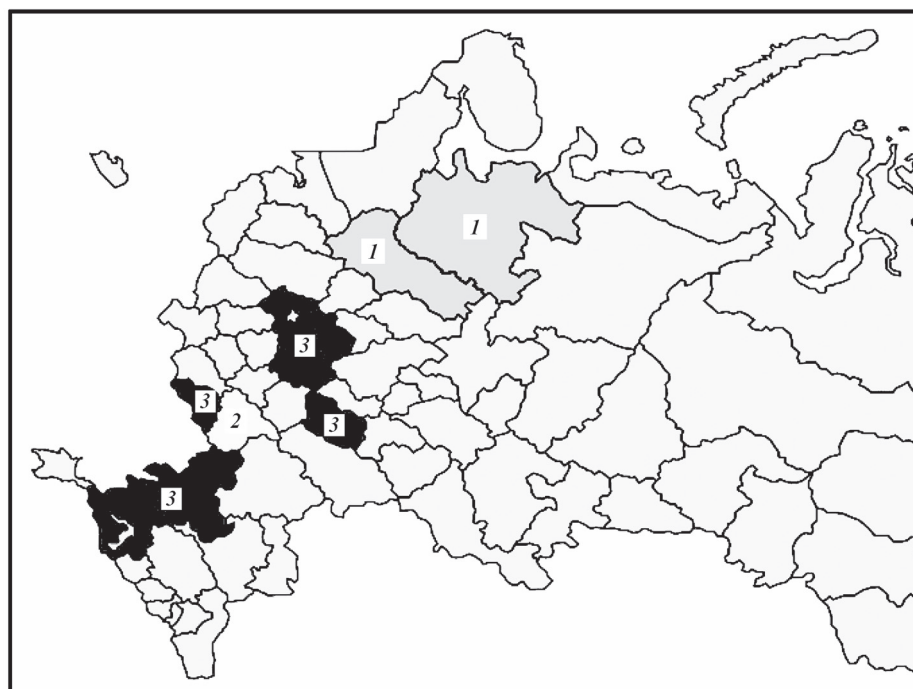


Рис. 4. Поражение пчелиных семей вирусом деформации крыла (DWV) в исследованных областях европейской части России, %: 1 – (0–25); 2 – (25–50); 3 – (75–100)

ных вирусов медоносных пчел. Инфекция DWV была зарегистрирована в Африке, Азии, Европе, Северной и Южной Америке. Во Франции в 97% ульев присутствуют взрослые пчелы, зараженные DWV (Масленникова и др., 2017).

В настоящем исследовании по распространению вируса деформации крыла у пчел европейской части России (рис. 4) установлено, что он присутствует во всех пробах (100%), взятых с пасек Владимирской, Московской, Рязанской, Пензенской, Белгородской областей и Краснодарского края. Меньшее его присутствие отмечено в пробах из Ростовской (79,5%) и Воронежской (41,7%) областей. Минимальное содержание вируса деформации крыла обнаружено в пробах Вологодской и Архангельской областей – 15 и 12,6% соответственно.

Распространенность DWV среди куколок более высокая, чем среди взрослых пчел; от-

мечено, что частота инфекций DWV увеличивалась от весны до осени (Tentcheva et al., 2006). Эти сезонные вариации частоты DWV также были гораздо более выраженными для куколок, чем для взрослых особей. Такие результаты, вероятно, связаны со слабой иммунной системой куколок по сравнению со взрослыми пчелами.

DWV – вирус с низкой патогенностью и часто именно он ответственен за скрытые инфекции, которые могут проявиться после стрессовой ситуации, такой как высокая зараженность клещом *Varroa*, нехватка корма или неправильный уход за семьями. DWV поражает на всех стадиях развития пчел, от яиц до взрослых особей (de Miranda, Genersch, 2010). DWV медленно размножается в своих хозяевах, не вызывая их гибели. Куколки могут завершить свой жизненный цикл развития в имаго, при этом симптомы заболевания могут

не проявиться или проявиться с внешними признаками болезни, что зависит от наличия или отсутствия стрессового фактора в семье. При этом для пчел с бессимптомным проявлением или с признаками заболевания замечено сокращение продолжительности жизни (Bailey, Ball, 1991). К характерным признакам инфекции DWV относятся усохшие деформированные крылья, которые делают полет невозможным, уменьшенный размер тела и обесцвечивание у взрослых особей. В любом случае типичные симптомы инфекции DWV часто обнаруживаются в пасаках, зараженных *V. destructor* (Tentcheva et al., 2006). Клещ ответствен за распространение DWV по всем тканям пчел за счет циркуляции гемолимфы и реактивации вирусных инфекций. Данные исследований (Chen et al., 2006; Yue et al., 2007) свидетельствуют о вертикальной и горизонтальной передаче вируса через пищевые контакты и половые пути.

Вирус мешотчатого расплода

Вирус мешотчатого расплода (SBV) – распространенное заболевание медоносной пчелы, впервые обнаруженное в 1913 г. в США (White, 1913). В нашей стране это заболевание было впервые обнаружено в 1917 г. на Северном Кавказе К.А. Горбачевым (1917).

Наши исследования показали, что вирус мешотчатого расплода в пробах пчел встречается реже, чем вирус деформации крыла. Тем не менее, он выделен из всех проб, взятых с пасек Владимирской, Московской, Пензенской областей и Краснодарского края (рис. 5). Почти одинаковое число семей было заражено данным вирусом в Ростовской (77,2%), Белгородской (74,6%) и Рязанской (75%) областях. Меньше зараженных семей обнаружено в Воронежской (65%) и Вологодской (50%) областях. В Архангельской обл. число семей, зараженных вирусом мешотчатого расплода (так же, как и вирусом деформации крыла) было минимальным (11,1%). Этот вирус может заражать личинок или взрослых особей, но личинки более чувствительны к инфекции. Действительно, SBV в первую очередь влияет на расплод пчел. Поддерживая высокий уровень репликации, он вызывает значительные морфологические изменения, приводящие к гибели личинок (Berenyi et al., 2006). Зараженные личинки не окукливаются, а экдизиальная жидкость с вирусными частицами SBV накапливается личиночными покровами, образуя «мешочек». Зараженные личинки меняют свой цвет от жемчужно-белого до бледно-желтого и после гибели образуют высушенную темно-коричневую «лодочку». У взрос-



Рис. 5. Поражение пчелиных семей вирусом мешотчатого расплода (SBV) в исследованных областях европейской части России, %: 1 – (0–25); 2 – (50–75); 3 – (75–100)

лых пчел инфекция присутствует в скрытом виде, проявляясь только как фактор уменьшения продолжительности жизни, без характерных симптомов (Berenyi et al., 2006). Скрытая форма заболевания способствует распространению SBV, потому что этот вирус накапливается в головных тканях и особенно в гипофарингиальных железах; инфицированные пчелы-воспитательницы, ответственные за кормление личинок, передают вирус через зараженный железистый секрет. Кроме того, взрослые пчелы обнаруживают и удаляют личинки, пораженные SBV, через день или два дня после запечатывания ячеек в сотах, в то время как вирус все еще заразен (Shen et al., 2005). Эти данные свидетельствуют о том, что SBV передается взрослым особям путем попадания в их организм тканей погибшей личинки, в первую очередь, экдизиальной жидкости.

Обнаружение SBV в пыльце подтверждает возможность передачи вируса от рабочих пчел другим взрослым особям через источники пищи внутри семьи. SBV может распространяться между семьями при кормлении пчел медом или пыльцой из зараженных пчелиных семей. Вирус SBV был обнаружен у большого

числа взрослых пчел из пасек, зараженных *V. destructor*. В этом эктопаразите были обнаружены высокие титры вируса, особенно в ротовом аппарате и в пищеварительном тракте (Chantawannakul et al., 2006). Отмечена положительная корреляция между распространением SBV в клещевых образцах и наличием SBV в образцах взрослых пчел (Tentcheva et al., 2006), что подтверждает роль клеща *Varroa* в качестве переносчика инфекции.

Частота заболевания SBV значительно выше в весенний период и начале лета, при резком похолодании. Отсутствие нектара и пыльцы в этот период, когда в семьях большое число восприимчивых к вирусу личинок часто приводит к характерной клинической картине. Вирус мешотчатого расплода рассматривается как основной фактор, способствующий гибели пчел, зараженных клещом *V. destructor*, а также является основной причиной смертности в ослабленных пчелиных семьях в России (Сотников, Королев, 2014).

Вирус черных маточников

Вирус черных маточников (BQCV) первоначально был выделен из личинок и куколок мерт-



Рис. 6. Поражение пчелиных семей вирусом черных маточников (BQCV) в исследованных областях европейской части России, %: 1 – (0–25); 2 – (25–50); 3 – (50–75); 4 – (75–100)

вых маток, запечатанных в маточниках (Bailey and Woods, 1974) и оказался наиболее распространенной причиной гибели маточных личинок в Австралии (Benjeddou et al., 2001). Инфекция BQCV была обнаружена в Америке, Европе, Азии, Африке и на Ближнем Востоке (Ellis, Munn, 2005).

По нашим данным, вирус черных маточников часто встречается и в пчелиных семьях (рис. 6) европейской части России. Во Владимирской, Московской областях и Краснодарском крае он выявлен во всех пробах. Минимальное число пчелиных семей, пораженных этим вирусом, так же как и в предыдущих случаях, находится в Архангельской и Вологодской областях 22,2 и 5,0% соответственно. В Пензенской обл. вирус не был обнаружен ни в одной из взятых проб, что, вероятно, связано с небольшим числом обследованных семей (9 шт.). Вирус черных маточников присутствовал на пасеках Воронежской (43,3%), Рязанской (50,0%), Ростовской (72,7%) и Белгородской (92,3%) областей.

В зараженных семьях BQCV распространен чаще у взрослых пчел, чем у куколок, хотя клинически он затрагивает в основном развитых личинок и куколок маток. Личинки становятся бледно-желтыми с жестким мешотчатым покровом, куколки – черными. Название было получено вирусом черных маточников вследствие наличия затемненных областей на стенках клеток инфицированных куколок; внутри погибших куколок находится много вирусных частиц (Leat et al., 2000).

При экспериментальных исследованиях было обнаружено, что вирус быстро размножается при непосредственном введении его в куколку (Leat et al., 2000). Тем не менее, вирус черных маточников способен размножаться и во взрослых особях, если переносится простейшим *Nosema apis* (Tentcheva et al., 2006). *Nosema* – микроспоридия, поражающая ткани кишечника взрослых пчел и увеличивающая восприимчивость этого органа к вирусу BQCV. Действительно, наблюдается четкая корреляция между частотой BQCV и зараженностью *Nosema apis* в пчелиных семьях с пиком заражения, приходящимся на весну и раннее лето (Benjeddou et al., 2001). Эти данные свидетельствуют о том, что именно вирус BQCV является причиной гибели пчел, зараженных *Nosema*. BQCV способен распространяться и среди здоровых трутней (Benjeddou et al., 2001). Вирусные частицы выявлены в фекалиях и в тканях кишечника матки (Chen et al., 2006), что доказывает передачу этого вируса

через пищу. Следовательно, возможно инфицирование расплода матки через железистые выделения зараженных пчел-воспитательниц во время кормления. На сегодняшний день имеются противоречивые данные о роли *V. destructor* при этой инфекции.

Вирус острого паралича

Вирус острого паралича пчел (ABPV) впервые был обнаружен во время лабораторных экспериментов как возможная причина бессимптомной инфекции взрослых особей пчел. Вирус является довольно распространенным инфекционным агентом пчел, часто обнаруживается во внешне здоровых пчелиных семьях по всему миру (Sanpa, Chantawannakul, 2009).

Наши исследования показали, что вирус острого паралича (рис. 7) встречался во всех отобранных пробах из всех областей (от 44,2 до 78,5%), кроме Белгородской и Ростовской.

Инфекции часто усугубляются и активизируются стрессовыми факторами, такими как заражение клещами, бактериальные инфекции, загрязнение, а также использование химических веществ и инсектицидов в сельскохозяйственных технологиях (Bakonyi et al., 2002). Активная инфекция ABPV характеризуется быстрой смертью взрослых особей; инфицированные взрослые пчелы демонстрируют быстро прогрессирующий паралич (дрожание тела, потеря способности к полету); брюшко постепенно темнеет, отмечается потеря волосков с груди и брюшка (Miranda, de, et al., 2010).

ABPV поражает все стадии развития *Apis mellifera*, но наиболее благоприятными хозяевами для размножения вируса являются куколки (Sanpa, Chantawannakul, 2009). Отмечено накопление вирусных частиц в головном мозге, особенно в гипофарингиальных железах, и в фекалиях (Miranda, de, et al., 2010), что подтверждает передачу вируса через пищу и через секрет слюнных желез инфицированных рабочих пчел при кормлении молодых личинок. Зараженные личинки либо умирают в ячейках расплода еще до распечатывания (если в их организм попало большое количество вирусных частиц), либо выживают, чтобы появиться в виде условно здоровых, но инфицированных взрослых особей. Выявление последовательностей вируса ABPV в сперме внешне здоровых трутней указывает на вертикальную передачу этого вируса (Yue et al., 2006).

ABPV рассматривается как основной фактор, способствующий гибели пчел, зараженных

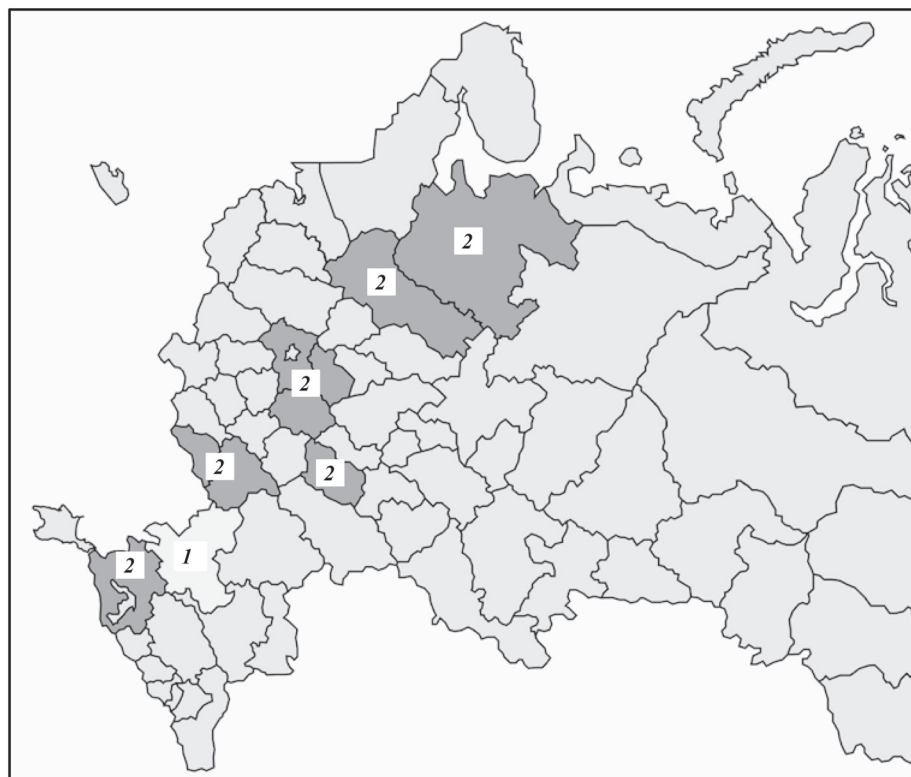


Рис. 7. Поражение пчелиных семей вирусом острого паралича (ABPV) в исследованных областях европейской части России, %: 1 – (25–50); 2 – (75–100)

клещом *V. destructor*, а также является основной причиной смертности в ослабленных семьях из Германии, Югославии, Франции, Венгрии и США (Forgàch et al., 2007). Кроме того, в нескольких исследованиях ABPV был выявлен у клещей *Varroa* (Chantawannakul et al., 2006). Из-за широкого распространения клещей на европейских пасеках в течение последнего десятилетия широко распространился и вирус острого паралича.

Кашмирский вирус

Кашмирский вирус KBV широко распространен в Австралии и в Соединенных Штатах, где является эндемичным. В Европе он встречается нечасто (Berènyì et al., 2006).

Кашмирский и израильский вирус острого паралича встречаются в пчелиных семьях европейской части России довольно редко, их максимальное присутствие обнаружено в семьях Белгородской обл. (19,2 и 18,5% соответственно). В Архангельской обл. кашмирский и израильский вирус острого паралича присутствуют соответственно в 6,3 и 7,9% проб, в Ростовской – в 3,4 и 2,3%. В других областях они встречаются очень редко или отсутствуют (рис. 8). Как и большинство Dicistroviridae (Miranda, de, et al., 2010),

KBV сохраняется в низких титрах в скрытой форме во внешне здоровых семьях до тех пор, пока стрессовые факторы не активируют вирусную репликацию, впоследствии вызывающую гибель семьи. В активной форме кашмирский вирус поражает различные стадии развития пчел без четко выраженных симптомов заболевания. В последнее десятилетие этот потенциально смертельный вирус приобретает все большую значимость для пчеловодов, поскольку является одним из нескольких вирусов, тесно связанных с синдромом разрушения пчелиных семей на пасеках, зараженных клещом *V. destructor* (Miranda, de, et al., 2010).

В ходе экспериментов кашмирский вирус проявил себя как чрезвычайно опасный для личинок и взрослых особей. Для гибели в течение нескольких дней достаточно менее ста вирусных частиц на пчелу (Ribière et al., 2008). В естественных условиях KBV может передаваться различными путями (Shen et al., 2005). Вирусные частицы были обнаружены в пище расплода, меде, маточном молочке и фекалиях, что подтверждает передачу инфекции орально-фекальным путем через зараженную пищу внутри семьи (Miranda, de, et al., 2010). Детекция последовательностей вирусного генома в слюнном



Рис. 8. Поражение пчелиных семей вирусом Кашмир (KBV) во всех исследованных областях европейской части России (I) составило от 0 до 25%

секрете клещей *Varroa* предполагает, что паразит может выступать в качестве переносчика KBV (Shen et al., 2005).

KBV генетически и серологически тесно связан с ABPV, оба вируса были обнаружены в процессе исследований передачи вируса хронического паралича CBPV (Miranda, de, et al., 2004). Вероятно, эти два вируса происходят от общего предка и эволюционировали независимо в географически изолированных регионах (Berényi et al., 2006). Оба вируса способны инфицировать одну и ту же семью или даже особь одновременно. Несмотря на тесную связь, их можно выделить и отличить друг от друга с помощью ПЦР в режиме реального времени, более того, белки VP4 вирусов ABPV и KBV серологически различны.

Израильский вирус острого паралича

Израильский вирус острого паралича (IAPV) впервые был выделен в 2004 г. на израильских

пасеках, где вызвал массовую гибель пчел и нанес серьезный урон израильскому пчеловодству. Помимо Израиля, IAPV широко распространен в Австралии и в нескольких штатах США, таких как Флорида, Калифорния, Мэриленд и Пенсильвания (Palacios et al., 2008). Анализ последовательности генома IAPV показал, что он является новым членом семейства Dicistroviridae (Blanchard et al., 2008), тесно связанным с KBV и ABPV. Кроме близких генетических отношений они имеют несколько сходных характеристик, таких как стадия жизни хозяина и широкая распространенность среди бессимптомных инфекций, что контрастирует с высокой вирулентностью в экспериментальных исследованиях (Miranda, de, et al., 2010). Несмотря на высокую гомологию между этими тремя вирусами, IAPV обладает значительными генетическими и серологическими отличиями (Maogi et al., 2007).

В естественных условиях IAPV сохраняется в семьях в низких титрах без явных симптомов.

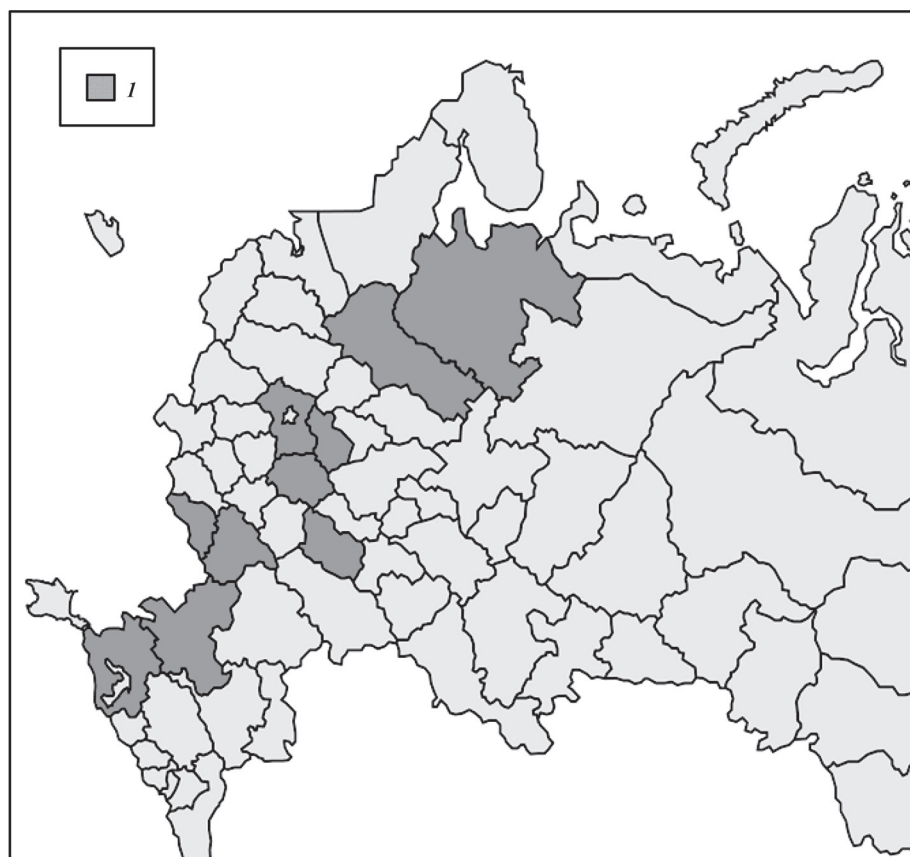


Рис. 9. Поражение пчелиных семей израильским вирусом острого паралича (IAPV) во всех исследованных областях европейской части России (1) составило от 0 до 25%

В стрессовых условиях иммунитет медоносных пчел падает, что приводит к активации инфекции и гибели пчел. Гибели зараженных взрослых особей предшествует быстро прогрессирующий паралич, потеря способности к полету и потемнение тела (Ribière et al., 2008). В европейской части России на данный момент IAPV встречается редко (рис. 9).

Анализ распространенности патогенных вирусов пчел на европейской части России позволил установить следующее.

Вирус деформации крыла, мешотчатого расплода, черных маточников и острого паралича очень часто встречаются в пчелиных семьях всех исследованных областей. Исключение составляет Пензенская обл., где в исследованных пробах пчел вирус черных маточников не обнаружен.

Вирус острого паралича встречается в пробах из всех областей европейской части России (от 44,3 до 78,5%), за исключением Белгородской и Ростовской областей.

Кашмирский вирус и израильский вирус острого паралича присутствуют в незначитель-

ном количестве проб из европейской части России. Наиболее часто они встречались на пасеках Белгородской (19,2 и 18,5%) и Рязанской (10,7 и 17,8%) областей.

Рассматривая зараженность семей вирусами деформации крыла, мешотчатого расплода и черных маточников от севера до юга европейской части России, можно заметить, что в северных областях (Архангельской и Вологодской) она значительно ниже, чем в Центральном (Московская, Рязанская, Пензенская) и южном (Воронежская, Белгородская, Ростовская области и Краснодарский край) регионах. На этом основании можно утверждать, что вектор распространения вирусов направлен на север.

Вышеприведенные сведения по распространению вирусов деформации крыла, мешотчатого расплода и черных маточников аналогичны данным, приведенным в работе (Королев, 2015).

Пути выхода из кризиса в пчеловодстве

В настоящее время клещ *Varroa* является самым серьезным паразитом медоносных пчел (*Apis mellifera*) и стал почти космополитиче-

ским видом. Некоторые исследователи считают (Rosenkranz et al., 2010), что пчеловодство в Европе невозможно без использования химических акарицидов для борьбы с клещом. Вполне возможно, что он со временем станет устойчивым к этим химическим веществам и их эффективность будет снижена (Pettis, 2004). В целях уменьшения количества используемых препаратов для борьбы с клещом ученые проводят исследования по выведению линий медоносных пчел, устойчивых к клещам.

У медоносной пчелы существуют несколько форм поведения, которые могут снизить выживаемость *V. destructor*, к ним относятся «чувствительная к *Varroa* гигиена» (VSH) и «груминг-поведение» (Evans, Spivak, 2010). Рабочие пчелы *A. mellifera* ухаживают за собой (автогруминг), а также за другими пчелами (аллогруминг). Этот тип поведения (Milum, 1955) можно рассматривать как селекционный признак в будущих селекционных программах по снижению восприимчивости колоний *A. mellifera* к заражению клещом *Varroa* (Delfinado-Baker et al., 1992). Однако неясно, насколько высока наследуемость аутогруминга у медоносных пчел (Harbo, Hoopingarner, 1997).

Ротенбулер (Rothenbuhler, 1964) впервые описал гигиеническое поведение у пчел, связанное со вскрытием и удалением расплода (мертвого, больного или зараженного паразитами). Эти две формы поведения определяют коллективное гигиеническое поведение, и каждая из них контролируется независимым локусом. Первая форма поведения у рабочих пчел, обусловленная *Uu*- и *UU*-генами, не предусматривает вскрытие ячеек с погибшими личинками, тогда как пчелы, имеющие гомозиготно-рецессивные *uu*-гены, способны это делать. Второй тип поведения описывается, когда рабочие пчелы, имеющие рецессивные гены в гомозиготе (*rr*) способны удалять мертвых личинок и куколок из ячеек, в то время как рабочие пчелы, которые являются гетерозиготными (*Rr*) и (*RR*), не способны удалять погибших личинок и куколок. Гомозиготно-рецессивные генотипы *uu* и *rr* должны присутствовать в случае VSH. Эти поведенческие реакции сложны и, вероятно, включают повторное вскрытие и удаление зараженных клещом личинок (Rosenkranz et al., 1993). Удаление клещей из расплода может вызвать перерыв в репродуктивном цикле клеща *Varroa* или гибель клещей.

Жизненный цикл клеща синхронизирован с продолжительностью развития медоносной

пчелы (Garrido, Rosenkranz, 2003). Исследователи отметили, что из последних яиц, отложенных в ячейку с личинкой пчелы, нормальные репродуктивные самки клеща не развиваются. Количество клещей было на 50% ниже в популяции *A. mellifera* на о. Готланд, и бесплодие клещей было одним из параметров, оказывающих влияние на снижение репродуктивных возможностей самок клеща (Locke, Fries, 2011).

Подавленное размножение клещей является наследуемой чертой, которая, как было показано, контролирует *V. destructor*. Пчелы удаляли репродуктивных клещей *Varroa* чаще, чем непродуктивных. Результаты исследований (Harbo, Harris, 2005) показали, что признак SMR может быть идентичен специфичной для *Varroa* гигиене, описанной в работе (Boecking et al., 2000).

В 2006 г. был завершен проект «Геном медоносной пчелы», который позволил лучше понять устойчивость к болезням в высоко социальном организме *A. mellifera* (Weinstock et al., 2006). Возможно, в будущем искусственный отбор будет включать использование технологических возможностей молекулярной генетики.

В настоящее время нет оптимальной схемы лечения пчелиных семей при их массовой гибели ввиду отсутствия медикаментозного лечения вирусных болезней пчел и препаратов, восстанавливающих их иммунитет. В связи с этим для борьбы с массовой гибелью пчел можно применять меры, направленные на снижение поражения семей клещами *Varroa* в течение всего активного периода жизни пчел, а также на снижение вирусоносительства семей.

В результате апробации комплекса зоотехнических приемов содержания и кормления при санитарно-ветеринарном обслуживании пчелиных семей выявлены приемы, сдерживающие распространение вирусных инфекций и снижающих бессимптомную гибель пчел (Масленникова и др., 2018).

Применение данных разработок позволило уменьшить осеннюю гибель пчел на научно-производственной пасеке с 82% в 2014 г. до 8% в 2018 г., а также снизить вирусоносительство в пчелиных семьях. Применение зоотехнических и ветеринарно-санитарных приемов ухода за пчелиными семьями на данном этапе широкого распространения массовой гибели пчел в осенний и зимний периоды дает возможность пчеловодам ограничить распространение вирусных

инфекций, а при высокой заклешеванности семей клещами *Varroa* – снизить гибель пчелиных семей.

Естественный процесс роевания следует рассматривать как механизм адаптации, направленный на увеличение генетического полиморфизма и последующего отбора наиболее приспособленных особей. Генетическое значение этого явления заключается в создании условий для увеличения комбинаторики генотипов молодых маток и селективного отбора наиболее приспособленных особей. Комбинативный полиморфизм генотипов молодых маток создается, с одной стороны, путем меж- и внутрихромосомных рекомбинаций при образовании материнских половых клеток, а с другой – разнообразием отцовских генотипов. Это дает большой спектр генетического разнообразия еще неоплодотворенных яиц, которое усиливается после оплодотворения в условиях полиандрии. С генетической точки зрения, роевание представляет собой не только способ размножения, но и биологический механизм адаптации к постоянно изменяющимся условиям среды (Монахова, 2008). О большом генетическом разнообразии маточников свидетельствует разнообразие их размеров, форм, скорости развития, но даже когда они кажутся фенотипически одинаковыми, вышедшие из них матки характеризуются большим спектром генетической комбинаторики и различаются между собой как дети одной матери и одного или нескольких отцов. Отбор маток осуществляется как рабочими пчелами, так и

в процессе борьбы между матками и носит приспособительный характер, так как в результате в семье остается только одна матка, которая обладает наилучшими физиологическими характеристиками и высокой яйценоскостью. Закладывание большого числа маточников – прогрессивное явление, дающее преимущество виду, поскольку чем больше генетическое разнообразие маток, тем больше возможностей для естественного отбора наиболее приспособленных особей и процветания вида в целом.

В последнее время одним из приемов рационального пчеловодства стало уничтожение трутневого расплода в целях экономии запасов меда. Однако функции трутня в пчелиной семье не исчерпываются их участием в оплодотворении. Гаплоидный геном трутня представляет собой естественный полигон для элиминации вредных рецессивных генов. Таким образом, происходит очищение популяции от генетического груза. Переход на гаплодиплоидный механизм определения пола дал огромные преимущества медоносной пчеле, связанные с появлением цитогенетического механизма адаптации, и выявил исключительную роль трутней в этом процессе. Именно на уровне генетической системы трутней идет отбор наиболее приспособленных к конкретным условиям существования генетических комбинаций, так как личинки трутней, обладающие сниженной жизнеспособностью уничтожаются рабочими пчелами.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 20-34-90165).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Батуев Ю.М., Горячева И.И. Идентификация вирусов пчел методами молекулярно-генетического анализа // Пчеловодство, 2010. № 7. С. 10–13 [Batuev Yu.M., Goryacheva I.I. Identifikatsiya virusov pchel metodami molekulyarno-geneticheskogo analiza // Pchelovodstvo, 2010. № 7. S. 10–13].
- Волыхина В. Вирусные заболевания пчел // Сельскохозяйственная биология. 2015. Т. 50. № 4. С. 409–419 [Volykhina V. Virusnye zabolevaniya pchel // Sel'skokhozyajstvennaya biologiya. 2015. T. 50. № 4. S. 409–419].
- Гробов О.Ф. Роль варроа в массовой гибели пчел // Тр. ВИЭВ. 2010. Т. 76. 260 с. [Grobov O.F. Rol' varroa v massovoj gibeli pchel // Tr. VIEV. 2010. T. 76. 260 s.].
- Гробов О.Ф., Лихотин А.К. Болезни и вредители пчел. М., 1989. 239 с. [Grobov O.F., Lihotin A.K. Bolezni i vrediteli pchel. M., 1989. 239 s.].
- Калашников А.Е. Изучение дифференциации отечественных популяций медоносной пчелы *Apis mellifera* и их инфицированности РНК-содержащими вирусами с помощью молекулярно – генетических методов. Дис. ... канд. биол. наук. М., 2013. 245 с. [Kalashnikov A.E. Izuchenie differentsiatsii otechestvennykh populyatsij medonosnoj pchely *Apis mellifera* i ikh infitsirovannosti RНК-soderzhashchimi virusami s pomoshch'yu molekulyarno-geneticheskikh metodov. Dis.na soisk. uch. st. kand. biol. nauk. M., 2013. 245 s.].
- Калашников А.Е., Удина И.Г. Распространение РНК-содержащих вирусов пчел у медоносной пчелы

- (*Apis mellifera*) в отдельных регионах России // Молекулярная генетика, микробиология и вирусология. 2017. Т. 35. № 1. С. 31–35 [Kalashnikov A.E., Udina I.G. Rasprostraneniye RNK-soderzhashchikh virusov pchel u medonosnoj pchely (*Apis mellifera*) v otdel'nykh regionakh Rossii // Molekulyarnaya genetika, mikrobiologiya i virusologiya. 2017. T. 35. № 1. S. 31–35].
- Королев А.В. Некоторые закономерности гибели пчелиных семей в 2014 году // Пчеловодство. 2015. № 8. С. 14–15 [Korolev A.V. Nekotorye zakonomernosti gibeli pchelinykh semej v 2014 godu // Pchelovodstvo. 2015. № 8. S. 14–15].
- Масленникова В.И., Королев А.В., Спрыгин А.В., Бабин Ю.Ю., Павелко В.И. Причины массовой гибели пчел в летний сезон 2014 года // Пчеловодство. 2015. № 10. С. 28–30 [Maslennikova V.I., Korolev A.V., Sprygin A.V., Babin Yu.Yu., Pavelko V.I. Prichiny massovoy gibeli pchel v letnij sezon 2014 goda // Pchelovodstvo. 2015. № 10. S. 28–30].
- Масленникова В.И., Климов Е.А., Королев А.В., Кокаева З.Г., Шевцова А.А. Оценка вирусной и клещевой нагрузки на пчелиные семьи в Белгородской области при массовой гибели пчел // Ветеринария, зоотехния и биотехнология. 2018. № 6. С. 89–95 [Maslennikova V.I., Klimov E.A., Korolev A.V., Kokaeva Z.G., Shevtsova A.A. Otsenka virusnoj i kleshchevoj nagruzki na pchelinye sem'i v Belgorodskoj oblasti pri massovoj gibeli pchel // Veterinariya, zootekhnika i biotekhnologiya. 2018. № 6. S. 89–95].
- Масленникова В.И., Климов Е.А., Королев А.В., Кокаева З.Г., Гареев Р.Р., Луныкова А.А. Оценка влияния вирусной и клещевой нагрузки на гибель пчел России // Пчеловодство. 2017. № 5. С. 28–30 [Maslennikova V.I., Klimov E.A., Korolev A.V., Kokaeva Z.G., Gareev R.R., Lun'kova A.A. Otsenka vliyaniya virusnoj i kleshchevoj nagruzki na gibel' pchel Rossii // Pchelovodstvo. 2017. № 5. S. 28–30].
- Монахова М.А. Генетическая природа роения // Пчеловодство. 2008. № 7. С. 6–9 [Monakhova M.A. Geneticheskaya priroda roeniya // Pchelovodstvo. 2008. № 7. S. 6–9].
- Монахова М.А. Генетические основы феномена пестрого расплода // Пчеловодство. 2008. № 1. С. 14–15 [Monakhova M.A. Geneticheskie osnovy fenomena pestrogo rasploda // Pchelovodstvo. 2008. № 1. S. 14–15].
- Сотников А.Н., Королев А.В. Мешотчатый расплод – угроза пчеловодству // Пчеловодство. 2014. № 5. С. 30–32 [Sotnikov A.N., Korolev A.V. Meshotchatyj rasplod – ugroza pchelovodstvu // Pchelovodstvo. 2014. № 5. S. 30–32].
- Спрыгин А.В., Бабин Ю.Ю., Ханбекова Е.М., Рубцова Л.Е. Угрозы распространения вирусных инфекций у пчел (*Apis mellifera* L.) и роль клеща *V. destructor* в развитии патологий // Сельскохозяйственная биология. 2016. Т. 51. № 2. С. 156–171 [Sprygin A.V., Babin Yu.Yu., Hanbekova E.M., Rubtsova L.E. Ugrozy rasprostraneniya virusnykh infektsij u pchel (*Apis mellifera* L.) i rol' kleshcha *V. destructor* v razvitii patologij // Sel'skokhozyajstvennaya biologiya. 2016. T. 51. № 2. S. 156–171].
- Bailey L., Ball B.V. Honey Bee Pathology. L., 1991. 208 p.
- Bailey L., Woods R.D. Three previously undescribed viruses from the honeybee // J. Gen. Virol. 1974. Vol. 25. P. 175–186.
- Bakonyi T., Farkas R., Szendroi A., Dobos-Kovacs M., Rusvai M. Detection of acute bee and *Varroa destructor* field samples: rapid screening of representative Hungarian apiaries // Apidologie. 2002. Vol. 33. P. 63–74.
- Benjeddou M., Leat N., Allsopp M., Davison S. Detection of Acute Bee Virus and Black Queen Cell Virus from honeybees by reverse transcriptase PCR // Appl. Environ. Microb. 2001. Vol. 67. P. 2384–2387.
- Berényi O., Bakonyi T., Derakhshifar I., Köglberger H., Nowotny N. Occurrence of six honeybee viruses in diseased Austrian apiaries // Applied Environmental Microbiology. 2006. Vol. 72. P. 2414–2420.
- Blanchard P., Olivier V., Iscache A.L., Celle O., Schurr F., Lallemand P., Ribière M. Improvement of RT – PCR detection of chronic bee paralysis virus (CBPV) required by the description of genomic variability in French CBPV isolates // J. Invertebr. Pathol. 2008. Vol. 97. P. 182–185.
- Boecking O., Bienefeld K., Drescher W. Heritability of the *Varroa* – specific hygienic behaviour in honey bees (Hymenoptera: Apidae) // Journal of Animal Breeding and Genetics, 2000. Vol. 117. N 6. P. 417–424.
- Chantawannaku P., Ward L.I., Boonham N., Brown M. A scientific note on the detection of honeybee viruses using real-time PCR (TaqMan) in *Varroa* mites collected from a Thai honeybee (*Apis mellifera*) apiary // J. Invertebrate Pathology. 2006. Vol. 91. N 1. P. 69–73.
- Chen Y.P., Pettis J.S., Collins A., Feldlaufer M.F. Prevalence and transmission of honeybee viruses // Appl. Environ. Microbiol. 2006. Vol. 72. N 1. P. 606–611.
- Delfinado-Baker M., Rath W., Boecking O. Phoretic bee mites and honey bee grooming behavior // Int. J. Acarol. 1992. Vol. 18. P. 315–322.
- Ellis J.D., Munn P.A. The worldwide health status of honeybees // Bee World. 2005. Vol. 86. P. 88–101.
- Evans J.D., Spivak M. Socialized medicine: Individual and communal disease barriers in honey bees // Journal of Invertebrate Pathology. 2010. Vol. 103. N 1. P. 62–72.
- Forgách P., Bakonyi T., Tapaszi Z., Nowotny N., Rusvai M. Prevalence of pathogenic bee viruses in Hungarian apiaries: Situation before joining the European Union // J. Invertebr. Pathol. 2007. Vol. 98. P. 235–238.
- Francis R.M., Nielsen S.L., Kryger P. *Varroa*-virus interaction in collapsing honey bee colonies // PLoS ONE. 2013. Vol. 8. P. e57540.
- Garrido C., Rosenkranz P. The reproductive program of female *Varroa destructor* mites is triggered by its host, *Apis mellifera* // Experimental and Applied Acarology. 2003. Vol. 31. N 3–4. P. 269–273.
- Harbo, J.R., Harris, J.W. Suppressed mite reproduction

- explained by the behaviour of adult bees // J. Apic. Res. 2005. Vol. 44. P. 21–23.
- Harbo J.R., Hoopingarner, R.W. Honey bees (Hymenoptera: Apidae) in the United States that express resistance to *Varroa jacobsoni* (Mesostigmata: Varroidae) // J. Econ. Entomol., 1997. Vol. 90. P. 893–898.
- Hung A.C.F., Shimanuki H., Knox D.V. The role of viruses in bee parasitic mite syndrome // Am. Bee J. 1996. Vol. 136. P. 731–732.
- Leat N., Ball B., Govan V., Davison S. Analysis of the complete genome sequence of black queen-cell virus, a picorna-like virus of honeybees // J. Gen. Virol. 2000. Vol. 81. P. 2111–2119.
- Locke B., Fries I. Characteristics of honey bee colonies (*Apis mellifera*) in Sweden surviving *Varroa destructor* infestation // Apidologie, 2011. Vol. 42. N 4. P. 533–542.
- Locke B., Semberg E., Forsgren E., de Miranda J.R. Persistence of subclinical deformed wing virus infections in honeybees following *Varroa* mite removal and a bee population turnover // PLoS ONE. 2017. Vol. 12. N 7. P. e0180910.
- Lu C., Warchol K.M., Callahan R.A. In situ replication of honeybee colony collapse disorder // Bulletin of Insectology. 2012. Vol. 65. N 1. P. 99–106.
- Maori E., Tanne E., Sela I. Reciprocal sequence exchange between non retro viruses and hosts leading to the appearance of new host phenotypes // Virology. 2007. Vol. 362. P. 342–349.
- MacMenamin A.J., Flenniken M.L. Recently identified viruses and their impact on bee pollinators // Current Opinion in Insect Science. 2018. Vol. 26. P. 120–129.
- Milum V.G. Honey bee communication // Am. Bee J. 1955. Vol. 95. P. 97–104.
- Miranda J.R., de, Genersch E. Deformed wing virus // J. Invertebr. Pathol. 2010. Vol. 103. N 1. P. 48–61.
- Nazzi F., Pennacchio F. Honey Bee Antiviral Immune Barriers as Affected by Multiple Stress Factors: A Novel Paradigm to Interpret Colony Health Decline and Collapse // Viruses. 2018. Vol. 10. N 4. P. 159.
- Nielsen, S.L., Nicolaisen M., Kryger P. Incidence of acute bee paralysis virus, black queen cell virus, chronic bee paralysis virus, deformed wing virus, Kashmir virus and sac brood virus in honeybees (*Apis mellifera*) in Denmark // Apidologie. 2008. . Vol. 39. P. 310–314.
- Palacios G., Hui J., Quan P.L., Kalkstein A., Honkavouri K.S., Bussetti A.V., Conlan S., Evans J., Chen Y.P., van Engelsdorp D., Efrat H., Pettis J., Cox-Foster D., Holmes E.C., Briese T., Lipkin W.I. Genetic analysis of Israel Acute Paralysis Virus: distinct clusters are circulating in the United States // J. Virol. 2008. Vol. 82. P. 6209–6217.
- Pettis J.S. A scientific note on *Varroa destructor* resistance to coumaphos in the United States // Apidologie. 2004. Vol. 35. P. 91–92.
- Ribièrè M., Ball B.V., Aubert M.F.A. Natural history and geographic distribution of honeybee viruses // Virology and the honeybee. Brussels. 2008. P. 15–18.
- Rosenkranz P., Aumeier P., Ziegelmann B. Biology and control of *Varroa destructor* // J. Invertebrate Pathology, 2009. Vol. 103. N 1. P. 96–119.
- Rothenbuhler W.C. Behaviour genetics of nest cleaning in honey bees. I. Responses of four inbred lines to disease-killed brood // Anim. Behav. 1964. Vol. 12. P. 578–583.
- Sanpa S., Chantawannakul P. Survey of six bee viruses using RT-PCR in Northern Thailand // J. Invertebr. Pathol. 2009. Vol. 100. P. 116–119.
- Shen M., Yang X., Cox-Foster D., Cui L. The role of *Varroa* mites in infections of Kashmir bee virus (KBV) and deformed wing virus (DWV) in honey bees // Virology. 2005. Vol. 342. N 1. P.141–149.
- Tantillo G., Bottaro M., Pinto A.D., Martella V., Pinto P.D., Terio V. DWV, Virus infections of honeybees *Apis mellifera*, Italia // Italian Journal of Food Safety. 2015. Vol. 4. P. 5364.
- Tentcheva D., Gauthier L., Bagny L., Fievet J., Dainat B., Cousserans F., Colin M.E., Bergoin M. Comparative analysis of deformed wing virus (DWV) RNA in *Apis mellifera* L. and *Varroa destructor* // Apidologie. 2006. Vol. 37. P. 41–50.
- Tentcheva D., Gauthier L., Bagny L., Fievet J., Dainat B., Cousserans F., Colin M. E., van Engelsdorp D., Cox-Foster D., Frazier M., Ostiguy N., Hayes J. Colony Collapse Disorder Preliminary Report // Mid-Atlantic Apiculture Research and Extension Consortium (MAAREC) – CCD Working Group. 2007. P. 22.
- Wilfert L., Long G., Leggett H.C., Schmid-Hempel P., Butlin R., Martin S.J.M., Boots M. Deformed wing virus is a recent global epidemic in honeybees driven by *Varroa* mites // Science. 2016. Vol. 351. P. 594–597.
- Weinstock G.M., Robertson G.E., Gibbs R.A., Worley K.C., Evans J.D., Maleszka R., Robertson H.M., Weaver D.B., Beye M., Bork P. et al. (Honeybee Genome Sequencing Consortium). Insights into social insects from the genome of the honeybee *Apis mellifera* // Nature. 2006. Vol. 443. P. 931–949.
- White G.F. Sacbrood [a Disease of Bees]. Bull. US Department of Agriculture, Bureau of Entomology. N 431. Washington, 1917. 55 p.
- Yang X., Cox-Foster D. Effects of parasitization by *Varroa destructor* on survivorship and physiological traits of *Apis mellifera* in correlation with viral incidence and microbial challenge // Parasitology. 2007. Vol. 134. N 3. P. 405–412.
- Yue C., Schröder M., Gisder S., Genersch E. Vertical-transmission routes for deformed wing virus of honeybees (*Apis mellifera*) // J. Gen. Virol. 2007. Vol. 88. P. 2329–2336.

Поступила в редакцию / Received 16.09.2020

Принята к публикации / Accepted 30.12.2020

VIRAL CONCEPT OF BEES COLONY COLLAPSE IN THE APIARIES OF THE EUROPEAN RUSSIA

A.A. Shevtsova¹, A.V. Korolev², V.I. Maslennikova³, Z.G. Kokaeva⁴, A.Yu. Berezov⁵,
E.A. Klimov⁶

The manuscript addresses the reasons that can lead to death in bee colonies. The relation between infestation with the ectoparasitic mite *Varroa destructor* is considered with the presence of pathogenic viruses in bees. The main features of pathogenic viruses of honey bees and their distribution are summarized. Recommendations for reducing the *Varroa* mites rates in bee colonies during the entire active period of bees' life, as well as reducing the virus infection of bee colonies are provided. The occurrence of six bee viruses sacbrood virus (SBV), black queen cell virus (BQCV), deformed wing virus (DWV), Kashmir bee virus (KBV), Israeli acute paralysis virus (IAPV), acute bee paralysis virus was investigated in *Apis mellifera* colonies. The samples originated from the European part of Russia. Viruses in samples from apiaries were detected using the RT-PCR technique. The *Varroa* mite load on bee colonies was determined. A heterogeneous distribution of viruses at apiaries was established. With a low mite load, there was a high viral load on bee colonies in the southern and central regions of the European part of Russia, and a low one in the northern region.

Key words: honey bee, *Apis mellifera*, deformed wing virus, sacbrood virus, black queen cell virus, Kashmir bee virus, Israeli acute paralysis virus, acute paralysis virus, RT-PCR.

Acknowledgements. The research was carried out with the financial support of the Russian Foundation for Basic Research (project № 20-34-90165).

¹ Shevtsova Anna Aleksandrovna, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University (anna-lunkova@mail.ru); ² Korolev Aleksandr Viktorovich, Department of Private Animal Science of the Moscow State Academy of Veterinary Medicine and Biotechnology-Scriabin MBA (5274381@mail.ru); ³ Maslennikova Valeriya Ivanovna, Department of Private Animal Science of the Moscow State Academy of Veterinary Medicine and Biotechnology-Scriabin MBA (apis-pisces@mail.ru); ⁴ Kokaeva Zarema Grigor'evna, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University (zaremak@inbox.ru); ⁵ Beryozov Aleksandr Yur'evich, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University (al.berezov@gmail.com); ⁶ Klimov Evgenij Aleksandrovich, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University (klimov_eugeney@mail.ru).

УДК 59.006: 597.95

РОСТ И РАЗВИТИЕ МОЛОДИ ПРИМОРСКОГО УГЛОЗУБА, *SALAMANDRELLA TRIDACTYLA* NIKOLSKY, 1905 В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

К.А. Матушкина¹, А.А. Шпагина²

Сведения о выращивании молоди приморского углозуба – *Salamandrella tridactyla* в лабораторных условиях. Животные в возрасте двух лет, статистически значимо отличались от природных особей, отловленных при размножении только по двум показателям: длина передней конечности и длина тела. Самки достигали половой зрелости в возрасте 17 месяцев.

Ключевые слова: приморский углозуб, *Salamandrella tridactyla* лабораторное содержание, зоокультура.

Всех представителей рода *Salamandrella* Dybowski, 1870 на территории России длительное время рассматривали в рамках одного вида – сибирский углозуб, *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870. Однако многие авторы неоднократно указывали на отличия морфологии, экологии и раннего развития Приморских популяций (Кузьмин, 2012). Позднее на основе анализа молекулярно-генетических данных приморской форме был присвоен видовой статус (Берман и др., 2009; Поярков, 2010).

В отличие от широко распространенного на территории России сибирского углозуба, приморский углозуб (*Salamandrella tridactyla* Nikolsky, 1905) в нашей стране встречается только на равнинной части Еврейской АО, на юге Хабаровского края и в Приморье.

Содержание и разведение земноводных в лабораторных условиях предоставляет уникальную возможность для изучения их биологии и развития. В нашей стране накоплен существенный опыт по разведению в искусственных условиях хвостатых и бесхвостых земноводных (Кидов и др., 2015; Матушкина и др., 2017; Kidov et al., 2014; Matushkina et al., 2020). Однако, несмотря на широкое распространение и значительный интерес исследователей к представителям рода *Salamandrella*, сведения о содержании и выращивании молоди этих видов в лаборатории носят весьма отрывочный характер (Махалин, 1966; Обухова, 1981; Махалин, 1984; Nietzsche, 1977; Herrmann, 1990). А получить потомство от животных, длительное время

содержащихся в лаборатории или выращенных в искусственных условиях, до настоящего времени никому не удавалось. Известны только случаи откладки нежизнеспособной икры (Махалин, 1984; Shubray et al., 1985; Hubener, 1968; Thorn, 1968). В нашей работе мы представляем первые результаты длительного выращивания молоди приморского углозуба в лабораторных условиях.

Материалы и методы

Исследования проводили в 2018–2020 гг. в лабораторном кабинете кафедры зоологии на базе РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева.

Материалом для исследования послужили кладки приморского углозуба, собранные в окрестностях с. Каймановка Уссурийского р-на Приморского края.

Инкубацию проводили в пластиковых контейнерах IKEA («SAMLA», Россия) размером 39 × 28 × 14 см, при комнатной температуре без дополнительного обогрева, аэрации и освещения.

Через сутки после отделения предличинок от яйцевых оболочек (рис. 1) мы начали добавлять в воду небольшое количество живых науплий артемии, *Artemia salina* (Linnaeus, 1758), для установления времени перехода молоди на экзогенное питание.

После перехода на экзогенное питание личинок помещали по 20 шт. в контейнеры IKEA («SAMLA», Россия) размером 39 × 28 × 14 см (уровень воды 10 см). По мере роста молоди

¹ Матушкина Ксения Андреевна – доцент Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К.А. Тимирязева, канд. биол. наук (matushkinaka@gmail.com); ² Шпагина Анастасия Алексеевна – студентка Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К.А. Тимирязева (stasiashpagina@gmail.com).

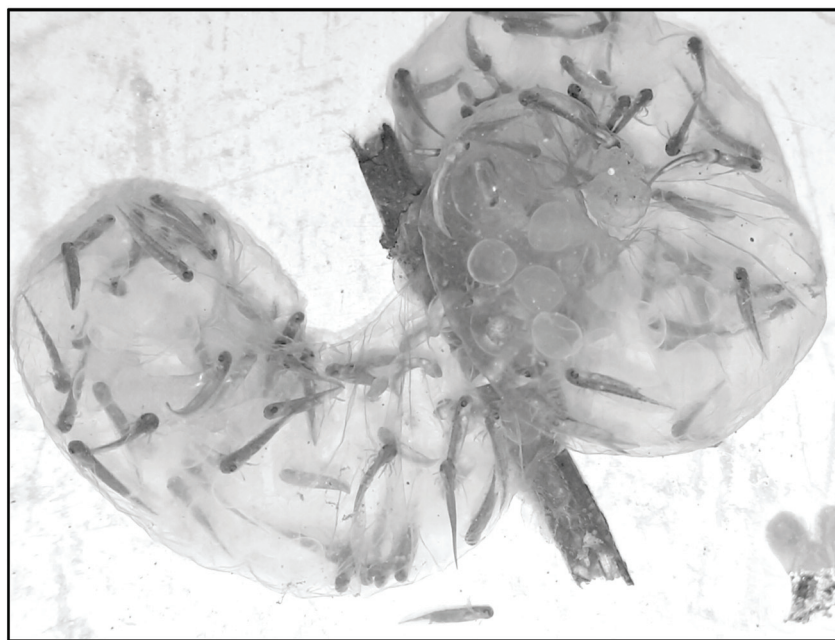


Рис. 1. Отделение предличинок от яйцевых оболочек

мы постепенно увеличивали инкубационные контейнеры.

Стоит отметить, что личинки углозуба, как и многих других хвостатых, склонны к каннибализму и легко могут травмировать друг друга при дефиците корма или высокой плотности посадки, а высокая степень загрязненности воды приводит к быстрой гибели травмированных животных. Во избежание этих проблем мы в течение всего периода инкубации осуществляли ежедневную смену воды.

Первое время кормом для личинок служили науплии артемии, кормление осуществляли ежедневно. По мере роста молоди стартовый корм постепенно заменили на дафний, отлавливаемых в природных водоемах. Позднее личинкам в качестве пищи предлагали трубочника и нарезанного красного мотыля.

В период метаморфоза личинок высаживали в наклонный контейнер с уровнем воды не более 2 см, чтобы молодь имела возможность выйти на сушу. После завершения метаморфоза сеголеток содержали в пластиковом контейнере на вискозных салфетках, в качестве укрытий использовали керамические черепки, а источником влаги служил бассейн с водой.

На суше кормом для молоди углозубов служил двупятнистый сверчок, *Grillus bimaculatus* De Geer, 1773 и туркестанский таракан, *Shelfordella tartara* (Sauss., 1874) соответствующего размера. Во избежание нарушений минерального обмена к кормам добавляли премикс «TerraVit» («JBL», Германия).

Фотопериод поддерживали в течение 14 ч в сутки с помощью люминесцентных ламп «ReptiLight» с ультрафиолетовым спектром («NARVA», Германия) мощностью 30 Вт и световым потоком 1150 лм.

Ежегодно в зимний период животных вводили в искусственную зимовку на 150 суток. Во время гибернации углозубов содержали в тех же контейнерах, но с глубоким (не менее 10 см) слоем увлажненного субстрата из дубовых листьев при стабильной температуре 4–9 °С.

Попытки размножить приморских углозубов были предприняты после второй зимовки. При повышении средней температуры животные становились более активными и их перемещали в нерестовые контейнеры. Для дополнительной стимуляции размножения использовали синтетический аналог гипофизарного гормона люлиберина – сурфагон. Курс стимуляции включал в себя 4 инъекции (1530 мкг/кг) с интервалом в 24 ч.

Измерение морфометрических показателей осуществляли в возрасте 12 и 24 месяца по общепринятой схеме (Банников и др., 1977) с помощью электронного штангенциркуля (погрешность 0,1 мм).

Перечень фиксируемых показателей

TL. – общая длина (расстояние от кончика морды до кончика хвоста);

L. – длина тела (расстояние между кончиком морды и передним краем клоакального отверстия);

S.V.L. – длина тела от кончика морды до заднего края клоакальных губ;



Рис. 2. Вскрытая самка приморского углозуба

L.c.d. – длина хвоста (расстояние между передним краем клоакального отверстия и кончиком хвоста);

Li.E. – расстояние между конечностями (расстояние между задним краем основания передней конечности и передним краем задней);

L.p.c. – расстояние от кончика морды до переднего края основания передних конечностей;

Lm. – длина морды (расстояние между кончиком морды и внутренним углом межчелюстного сустава);

Lc. – длина головы (расстояние между кончиком морды и задним краем боковой «жаберной» складки);

L.t.c. – ширина головы (расстояние между задними углами рта);

Pa. – длина передней конечности (расстояние между кончиком самого длинного пальца и основанием конечности);

Pr. – длина задней конечности (расстояние между кончиком самого длинного пальца и основанием конечности).

Поскольку все измерения делали прижизненно, дифференцировать животных по полу не представлялось возможным.

Для статистической обработки полученного материала использовали пакет программ Microsoft Excel и Statistica. При оценке достоверности различий использовали непараметрический *U*-критерий Манна–Уитни ($U_{\text{мп}}$).

Результаты и обсуждение

В лабораторных условиях продолжительность инкубации кладок приморского углозуба

при средней температуре 15 °С составила 18 суток. Длительность личиночного развития составляла 28–35 суток. Выживаемость молоди за весь период исследования составила 53,5%.

При сравнении размеров годовалой молоди с природными особями, отловленными в репродуктивный сезон (наши данные) в том же водоеме, где была найдена кладка, мы наблюдали статистически значимые различия по всем измеряемым морфометрическим показателям.

У двухлетних особей нам удалось выявить достоверные различия только по двум показателям: длина передней конечности (Pa.) и длина тела (L.) (таблица).

Стоит также отметить, что длина тела молоди, выращенной в лабораторных условиях (в среднем $44,1 \pm 0,36$), лежала в пределах значений, известных для природных особей (Кузьмин и др., 1995), отловленных, вероятно, при размножении. Это позволило нам предположить возможность достижения ими половой зрелости.

После высадки в нерестовый контейнер и проведения курса гормональных инъекций мы наблюдали значительное увеличение массы углозубов (в среднем на 19%) и брачное поведение, однако получить потомство нам не удалось.

Изучение возрастной структуры сибирского углозуба показало, что в большинстве случаев первое размножение у молоди происходит после 3-й зимовки (Кузьмин и др., 1995). Однако при вскрытии лабораторных животных, погибших в возрасте старше 17 месяцев, мы наблюдали у самок хорошо развитые икранные мешки (рис. 2),

**Характеристика морфометрических показателей углозубов, выращенных в лабораторных условиях
возрасте двух лет в сравнении с природными (наши данные)**

Показатели	$M \pm m(\sigma)$ min – max (n)		$U_{\text{эмп}}$
	молодь в возрасте двух лет	природные особи	
TL. общая длина	$81,1 \pm 0,84(5,47)$ 68,7 – 95,9(43)	$83,2 \pm 3,33(8,17)$ 75,2 – 95,8(7)	–
L. длина тела	$44,1 \pm 0,36(2,34)$ 38,4 – 49,3(43)	$47,5 \pm 1,71(4,19)$ 44,1 – 53,4(7)	76,50*
S.V.L. длина тела от кончика морды до заднего края клоакальных губ	$46,8 \pm 0,36(2,34)$ 41,4 – 51,6(43)	$50,2 \pm 1,83(4,48)$ 45,8 – 56,7(7)	–
L.c.d. длина хвоста	$26,2 \pm 0,40(2,64)$ 19,2 – 30,6(43)	$35,3 \pm 1,50(3,68)$ 30,1 – 39,1(7)	–
L.i.E. расстояние между конечностями	$26,2 \pm 0,40(2,64)$ 19,2 – 30,6(43)	$28,8 \pm 1,17(2,88)$ 25,6 – 33,3(7)	–
L.p.c. расстояние от кончика морды до переднего края основания передних конечностей	$14,3 \pm 0,13(0,87)$ 12,4 – 16,6(43)	$15,3 \pm 0,68(1,66)$ 13,5 – 18,7(7)	–
Lm. длина морды.	$7,1 \pm 0,07(0,49)$ 5,6 – 8,0(43)	$7,3 \pm 0,22(0,54)$ 6,3 – 7,8(7)	–
Lc. длина головы.	$11,5 \pm 0,11(0,76)$ 8,6 – 13,0(43)	$11,9 \pm 0,33(0,81)$ 10,7 – 13,1(7)	–
L.t.c. ширина головы.	$7,8 \pm 0,06(0,39)$ 7,0 – 8,7(43)	$8,0 \pm 0,26(0,65)$ 7,2 – 9,0(7)	–
Pa. длина передней конечности.	$10,3 \pm 0,18(1,19)$ 7,6 – 12,6(43)	$11,5 \pm 0,43(1,06)$ 10,2 – 12,8(7)	69,00*
P.p. длина задней конечности	$11,8 \pm 0,19(1,22)$ 8,9 – 14,3(43)	$12,5 \pm 0,42(1,02)$ 1,1 – 13,7(7)	–

* Разность достоверна при $p \leq 0,01$; ** Разность достоверна при $p \leq 0,05$.

что свидетельствует о достижении ими половой зрелости. При этом размеры гонад самцов были значительно меньше, чем у природных особей при размножении (Yartsev, 2015).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ
[REFERENCES]

- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М., 1977. 415 с. [Bannikov A.G., Darevsky I.S., Ishchenko V.G., Rustamov A.K., Shcherbak N.N. Opre-delitel' zemnovodnykh i presmykayushchikhsya fauny SSSR. M., 1977. 415 s.].
- Берман Д.И., Деренко М.В., Малярчук Б.А., Булахова Н.А., Гржибовский Т., Крюков А.П., Лейрих А.Н. Ареал и генетический полиморфизм углозуба Шренка (*Salamandrella schrenckii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) // Зоологический журнал. 2009. № 88 (5). С. 530–545 [Berman D.I., Derenko M.V., Malyarchuk B.A., Bulakhova N.A., Grzhibovsky T., Kryukov A.P., Leirich A.N. Areal i geneticheskij polimorfizm uglozuba Shrenka (*Salamandrella schrenckii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) // Zoologicheskii jurnal. 2009. № 88 (5). S. 530–545].
- Кидов А.А., Матушкина К.А., Африн К.А. Первые результаты лабораторного размножения и реинтродукции тритона Карелина, *Triturus karelinii* Strauch, 1870 талышской популяции // Вестн. Бурятского государственного университета. 2015. № 4 (1). С. 81–89 [Kidov A.A., Matushkina K.A., Afryn K.A. Первые результаты лабораторного размножения и реинтродукции тритона Карелина, *Triturus karelinii* Strauch, 1870 талышской популяции // Вестн. Бурятского государственного университета. 2015. № 4 (1). С. 81–89].

- Afrin K.A. Pervye rezultaty laboratornogo razmnojeniya i reintroduktsii tritona Karelina, *Triturus karelinii* Strauch, 1870 talyshskoj populyatsii // Vestn. Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta. 2015. № 4 (1). S. 81–89].
- Кузьмин С.Л., Ищенко В.Г., Марголис С.Э., Година Л.Б. Сибирский углозуб: экология, поведение, охрана. М., 1995. С.124–140 [Kuzmin S.L., Ishchenko V.G., Margolis S.E., Godina L.B. Sibirskij uglozub: ekologiya, povedenie, okhrana. M., 1995. S. 124–140].
- Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М., 2012. 370 с. [Kuz'min, S.L. Zemnovodnye byvshego SSSR. M., 2012. 370 s.].
- Матушкина К.А., Кидов А.А., Литвинчук С.Н. Первые результаты лабораторного размножения батурской жабы, *Bufotes baturae* Stoeck, Schmid, Steinlein et Grosse, 1999 // Вестн. Тамбовского университета. Серия естественные и технические науки. 2017. Т. 22, № 5–1. С. 955–959 [Matushkina K.A., Kidov A.A., Litvinchuk S.N. Pervye rezultaty laboratornogo razmnojeniya baturskoj jaby, *Bufotes baturae* Stoeck, Schmid, Steinlein et Grosse, 1999 // Vestn. Tambovskogo universiteta. Seriya estestvennye i tekhnicheskie nauki. 2017. T. 22, №. 5–1. S. 955–959].
- Махалин М.Д. Таинственный мир террариума. Алма-Ата, 1984. 208 с. [Mahalin M.D. Tainstvennij mir terrariuma. Alma-Ata, 1984. 208 s.].
- Махалин М.Д. Террариум. М., 1966. 46 с. [Makhalin M.D. Terrarium. M., 1966. 46 p.].
- Поярков Н.А. Филогенетические связи и систематика хвостатых амфибий семейства углозубов (Amphibia: Caudata: Hynobiidae). М., 2010. 290 с. [Poyarkov N.A. Filogeneticheskie svyazi i sistematika khvostatykh amfibij semejstva uglozubov (Amphibia: Caudata: Hynobiidae). M., 2010. 290 s.].
- Herrmann H.J. *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870. Amphibien Reptilien-Kartei. Sauria Suppl. 1990. № 12 (1/4). S. 169–174.
- Hubener H.E. Haltung und Zucht einiger Winkelzahnmolche (Amphibia, Hynobiidae) // Salamandra. 1968. N 4 (2/3). S. 60–68.
- Kidov A.A., Matushkina K.A., Uteshev V.K., Timoshina A.L., Kovrina E.G. The first captive breeding of the Eichwald's toad (*Bufo eichwaldi*) // Russian Journal of Herpetology. 2014. Vol. 21. N 1. P. 40–46.
- Matushkina K.A., Kidov A.A., Litvinchuk S.N. Keeping, breeding, and maintenance of zooculture of the Ladakh toad, *Bufotes latastii* (Boulenger, 1882) // Russian Journal of Herpetology. 2020. Vol. 27. N P. 284–290.
- Nietzke G. Die Terrarientiere 1. Stuttgart, 1977. 351 p.
- Obukhova N.Yu. The method of keeping of aquarium culture of *Hynobius keyserlingii* throughout the year // The Problems of Herpetology. Leningrad, 1981. P. 92–93.
- Shubray O.I., Uteshev V.K., Serbinova I.A., Goncharov B.F. Elaboration of the methods of keeping and breeding in captivity of rare, extincting and “problemal” species of Amphibia // The Problems of Herpetology. Leningrad, 1985. P. 239–240.
- Thorn R. Les Salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord. Paris, 1968. 377 p.
- Yartsev V.V., Kuranova V.N. Seasonal dynamics of male and female reproductive systems in the Siberian salamander, *Salamandrella keyserlingii* (Caudata, Hynobiidae) // Asian Herpetology. 2015. N 6 (3). P. 169–183.

Поступила в редакцию / Received 16.09.2020

Принята к публикации / Accepted 30.01.2021

GROWTH AND DEVELOPMENT OF *SALAMANDRELLA TRIDACTYLA* NIKOLSKY, 1905 IN THE LABORATORY SETTING

K.A. Matushkina¹, A.A. Shpagina²

The paper reports information on the cultivation of juveniles of the *Salamandrella tridactyla* in the laboratory setting. Animals at the age of two years statistically significantly differed from natural individuals caught in the breeding period in only two parameters: the length of the forelimb and the length of the body. Females reached sexual maturity at 17 months of age.

Key words: *Salamandrella tridactyla*, laboratory content, zooculture.

¹ Matushkina Kseniya Andreevna, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (matushkinaka@gmail.com); ² Shpagina Anastasiya Alekseevna, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (stasiashpagina@gmail.com).

УДК 502.58:614.84

ВЛИЯНИЕ ПОЖАРОВ НА РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ СТЕПЕЙ ЕВРАЗИИ: ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Г.Х. Дусаева¹, О.Г. Калмыкова²

Оценка влияния пожаров на степную растительность неоднозначна: от крайне отрицательной до положительной, когда пожары рассматривают как естественное и порой необходимое условие для сохранения степей. Было выявлено, что даже в пределах одной ботанико-географической подзоны в зависимости от региона наблюдались различия в проявлении эффектов воздействия пожаров на степные фитоценозы и их интерпретации исследователями. Большинство исследователей отмечают, что пожары, происходящие летом, оказывают наиболее губительное влияние на растительный покров. Что касается весенних и осенних пожаров, то отношение к ним различно. Однократные пожары оказывают быстро проходящее воздействие, частые пожары имеют сильное негативное влияние на степной растительный покров. Для большинства аналогов степей характерно уменьшение проективного покрытия и видового богатства.

Ключевые слова: пожары, степная растительность.

Пожары происходят в сообществах различных типов растительности, но особенно широко они распространены в степях и пустынях (Родин, 1981). Пожары возникают как по естественным причинам, так и по вине человека. Степные пожары, возникающие в результате деятельности человека, обычны в степной зоне. В условиях типичного для степей жаркого и сухого лета мощный густой и высокий травостой представляет собой превосходный горючий материал, что способствует распространению огня на большие пространства (Иванов, 1952). По мнению некоторых исследователей (Родин, 1946; Комаров, 1951; Иванов, 1958; Лысенко, 2006), современная растительность степей сложилась в значительной степени под влиянием огня. При этом деятельность человека привела к многократному возрастанию частоты пожаров (Ильина, 2011). В последние годы воздействие пожаров на степные ландшафты достигает катастрофических масштабов. Анализ доступных космических изображений Landsat территорий Заволжско-Уральского региона, сделанных в 1984–2014 гг., свидетельствует о повсеместном увеличении числа и площади пожаров с конца 1990-х годов (Павлейчик, 2016). Сходные выводы сформулированы и по другим регионам РФ: Калмыкии (Дубинин и др., 2010) и Забайкальскому краю (Ткачук, 2015).

Влияние пожаров на основные характеристики степных фитоценозов

К основным характеристикам фитоценозов, где отмечали изменения после пожара, относятся общее проективное покрытие, флористический состав, соотношение и роль жизненных форм, а также запас надземной фитомассы. Оценка влияния пожаров на степную растительность неоднозначна. Есть крайне отрицательные оценки, представляющие пожар катастрофическим фактором, значительно изменяющим растительный покров, а есть и положительные, когда пожары рассматривают как естественное и порой необходимое условие для сохранения степей. Из таблицы видно, что противоречивые результаты изучения воздействия пожаров присутствуют при анализе данных почти для всех показателей, изменяющихся в фитоценозе после пожара.

Регулирование продукционно-деструкционных процессов в степных фитоценозах в целях снижения запасов мортмассы и увеличения живой фитомассы зачастую приводится в качестве причины, определяющей необходимость ведения целенаправленных палов в степях. В связи с этим особого внимания заслуживает вопрос влияния пожаров на запасы надземной фитомассы и ее отдельных компонентов. В частности, А.А. Титлянова и А.Д. Самбуу (2016)

¹ Дусаева Гульнара Хусаиновна – науч. сотр. отдела ландшафтной экологии Института степи УрО РАН (16guluy@mail.ru);

² Калмыкова Ольга Геннадьевна – ст. науч. сотр. отдела ландшафтной экологии Института степи УрО РАН (o.k.81@list.ru).

Сравнение результатов исследований изменения основных характеристик степных фитоценозов после пожара

Показатель	Результат наблюдений	
Общее проективное покрытие (ОПП)	Под влиянием пожара общее проективное покрытие уменьшается на 20-65% (Иванов, 1952; Кандалова, 2007; Рябинина, 2014; Ткачук, Денисова, 2015)	
Флористический состав и число видов в фитоценозе	В первый год после пала число видов на выгоревших участках меньше, чем на контрольной точке. На второй год растительность практически восстанавливается, а на третий происходит полное восстановление (Давылдай, 2012). Уменьшение в год пожара видового разнообразия лугово-степных фитоценозов в заповеднике «Хакасский» сопровождается заметным увеличением обилия сорных видов, несвойственных этим сообществам (Буйволов и др., 2013).	Увеличивается видовой состав фитоценоза (Малышева, Малаховский, 2000; Титлянова, Самбуу, 2016). В лесостепной зоне Даурии в первые годы после пожара наблюдается «взрыв» однолетников и корневищных видов, которые на последующих стадиях снижают обилие или выпадают из травостоя, сменяясь видами, характерными для коренных степей данного района (Буйволов и др., 2013).
Жизненность и фитоценотическая роль злаков	После пожара усиливается роль злаков в травостое, особенно дерновинных и корневищных (Teetzmann, 1845; Бегучев, 1939; Ларин 1941; Родин, 1981). Ряд корневищных злаков, которые имеют глубоко погруженные корневища, мало страдают от пожара (Данилов, 1936). Дерновинные злаки (<i>Stipa</i> sp., <i>Festuca</i> sp., <i>Koeleria</i> sp.) после воздействия огня отрастают очень быстро (Федюнькин, 1953). <i>Stipa</i> sp. мало страдают от пожаров (Ильина, 2011), так как их почки возобновления находятся ниже поверхности почвы. Под воздействием пирогенного фактора проявляется их перестройка в направлении усиления «злаковости» за счет усиления ценотической роли <i>Stipa</i> sp., а также снижения ценотической роли некоторых корневищных злаков (Осичнюк, Істоміна, 1970). Несколько больше страдает <i>Festuca</i> sp., поскольку его дерновины менее погружены в почву (Шалыт, Калмыкова, 1935; Зданчук, Артамонова, 1938; Родин, 1946).	Злаки после пожаров оказываются значительно угнетенными, что находит отражение в выпадении рыхлокустовых и отмирании части плотнокустовых (Иванов, 1952). У плотно- и рыхлокустовых злаков снижается участие в травостое, под влиянием многократно повторяющихся пожаров они значительно понижают свое участие в травостое (Данилов, 1936). Происходит сокращение проективного покрытия плотно-дерновинных злаков после пожара (Ткачук, Денисова, 2015). Значительно повреждаются дерновины <i>Stipa</i> sp., происходит снижение их урожайности (Евсеев, 1935; Данилов, 1936; Иванов, 1952; Мирошниченко, 1971; Борисова, Попова, 1972).
Жизненность и фитоценотическая роль разнотравья	Пожары полезны для большинства двудольных растений: защищенная кутикулой и волокнистым или чешуйчатым покровом верхняя часть совершенно не страдает от огня, великолепно предохранены и зачатки ростков (Данилов, 1936). В фитоценозах после пала возрастает роль разнотравья (Федюнькин, 1953). Многолетники почти не уничтожаются огнем (Шалыт, Калмыкова, 1935). При частых пожарах увеличивается число видов растений, но это происходит за счет появления сорных и нехарактерных для степи представителей разнотравья (Кандалова, 2007).	После пожара исчезает мезофитное разнотравье (Рябинина, 2014). Значительная часть многолетних двудольных растений задерживается в развитии или даже временно выбывает из травостоя (Федюнькин, 1953).

Окончание таблицы

Показатель	Результат наблюдений	
Жизненность и фитоценотическая роль полукустарничков	После пожара происходит увеличение числа побегов <i>Artemisia maritima</i> . реже <i>Artemisia austriaca</i> , численность кустов возрастает в среднем на 25–30% (Иванов, 1952). Устойчивы к огню <i>Artemisia dracunculus</i> , <i>Artemisia campestris</i> и др. (Федюнькин, 1953).	Палы негативно влияют на полукустарнички, почки возобновления которых находятся над уровнем почвы (Рябцов, 2006). Заметно ослабляется роль <i>Artemisia</i> sp. в травостое (Тереножкин, 1936; Бейдеман, 1940; Ларин, 1941; Родин, 1946). Наблюдается снижение проективного покрытия <i>Artemisia frigida</i> (Ткачук, Денисова; 2015).
Жизненность и фитоценотическая роль кустарников	У видов этих жизненных форм полностью сгорают или сильно повреждаются надземные части. Популяции степных кустарников могут восстановиться лишь через 20–25 лет после пожара (Ильина, 2011).	Кустарники <i>Prunus</i> sp., <i>Amygdalus</i> sp. и <i>Caragana frutex</i> успешно переносят пожары. Несмотря на обгорание надземной части, они через два года восстанавливаются до уровня, предшествующего пожару (Гавриленко, 2008).
Запас надземной фитомассы	Увеличивается запас растительной массы (Данилов, 1936; Бегучев, 1939; Ларин, 1941, Родин, 1946). Урожайность на выгоревших участках ниже в первый год после пала, а в последующие годы она выше, чем на негоревших участках, а для разнотравья этот показатель выше в два раза (Федюнькин, 1953).	После пожаров запас фитомассы степи снижается на 50% (в случае выпадения осадков) и даже на 75% (если осадков мало) (Рожанец-Кучеровская, 1926). Происходит снижение продуктивности надземной фитомассы (под продуктивностью автор понимает запас надземной фитомассы) в среднем на 40–50% (Рябини́на, 2014).

выявили увеличение зеленой фитомассы сообществ в первые годы после пожара и постепенное ее снижение в последующие годы. За шесть лет восстановления сообществ запасы живых и отмерших подземных органов ($B + V$) увеличились. Масса живых подземных органов в сообществах ключевых участков возросла приблизительно в два раза.

Весенние палы в степных фитоценозах Хакасии, деградированных под влиянием перевыпаса, препятствовали естественному ходу восстановления растительности, замедляя рост проективного покрытия, продукции надземной фитомассы, снижая видовую устойчивость сообществ и приводя к прогрессирующему иссушению местообитания. На месте старой залежи в этом же регионе под влиянием пожара наблюдалось уменьшение проективного покрытия, продуктивности фитоценоза. При этом негативное влияние пожара на прирост надземной фитомассы имело место не только в год пожара, но и после него, независимо от количества осадков (Кандалова, 2007).

Такое разнообразие оценок определяется прежде всего субъективным пониманием авто-

рами того состояния степной растительности, при котором ее можно считать восстановившейся. При этом каждый исследователь опирается на данные о компонентах или показателях, характеризующих фитоценоз. Значение имеют внешние условия, складывающиеся до и после пожара.

Зональные и региональные особенности воздействия пожаров на степную растительность

Значительные противоречия в оценке воздействия пожаров на степную растительность заставляют обратиться к выделению зональных, подзональных и региональных особенностей влияния данного фактора на степной тип растительности. В связи с тем, что различные авторы по-разному определяли зональное положение исследуемой ими территории, для обобщения имеющихся данных мы использовали схему зонального и подзонального деления, предложенную в работе И.Н. Сафроновой, Т.К. Юрковской (2015). Для определения расположения и границ зон и подзон использовали карту, представленную в вышеуказанной работе, а также карты зон

и типов поясности России и сопредельных территорий (Зоны и типы поясности..., 1999 а).

Растительный покров **зоны лесостепи** носит более или менее мезофитный характер и включает леса и кустарниковые заросли на серых лесных почвах, а также остепненные луга и луговые степи на черноземах (Зоны и типы поясности..., 1999б; Сафронова, Юрковская, 2015). По указаниям ряда авторов (Скользнев, Скользнев, 2003; Данилов и др., 2005), в луговых степях пожары, как правило, возникают не ежегодно, а лишь в засушливые годы. Скользнев, Скользнев (2003) считают, что восстановительные сукцессии идут достаточно быстро. В то же время Е.М. Лавренко (1950) при изучении влияния осеннего пожара в Попереченской степи (Пензенская обл.) отмечал, что пожар оказал катастрофическое воздействие на растительность луговых степей. Это объяснялось очень густым травостоем, наличием более или менее значительного количества ветоши и сплошным моховым покровом, в результате чего обнажалась почва, на которой поселялись преимущественно однолетние сорняки. При повторном изучении этой же территории (спустя 70 лет) А.Ю. Кудрявцев (2016) указывал, что на ровных плато с преобладанием степной растительности при небольшой частоте пожары носят беглый характер и имеют значительные масштабы. Автор считает, что пожары, воздействуя на растительные сообщества лесостепи с разной степенью интенсивности, формируют мозаичность растительного покрова, что способствует увеличению экосистемного и поддержанию видового разнообразия.

На примере заповедника «Михайловская целина» было показано, что запас мортмассы сгоревших участков был значительно ниже контрольных. Это обстоятельство свидетельствует о существенном воздействии огня на мортмассу, при этом величины живой фитомассы сгоревших и контрольных участков практически совпадают. Тем не менее, автор считает, что единовременное воздействие пирогенного фактора на луговую степь «Михайловской целины» не оказало катастрофического влияния ни на растительный покров, ни на ряд экологических характеристик, и предполагает наличие у лугово-степных экосистем адаптационных механизмов (Лысенко, 2006; Степные пожары..., 2015). Исследования луговых степей в азиатской части Евразии позволили авторам сделать выводы, что весенние пожары оказывают воздействие в пер-

вые годы восстановления растительного покрова в луговых степях, а разовые весенние палы не вызывают больших изменений ее видового состава (Данылдай, 2012). Отмечено, что в первый год после пожара число видов на выгоревшем участке уменьшается, но жизненное состояние многих видов улучшается – на горевшем участке было много цветущих и плодоносящих растений. Уже на второй год после пожара происходит увеличение числа видов почти в два раза. На шестой год число видов и проективное покрытие почти полностью восстанавливаются (Титлянова, Самбуу, 2016).

В **степной зоне** господствует степной тип растительности. Степи объединяют сообщества более или менее ксерофильных микротермных дерновинных травянистых растений. Господствующей экобиоморфой в них являются дерновинные злаки из родов *Stipa* sp., *Festuca* sp., *Agropyron* sp., *Koeleria* sp., *Poa* sp. и др. Степная зона делится на три широтные подзоны: северную, среднюю и южную (Зоны и типы поясности..., 1999б).

В **северной подзоне** степной зоны зональными являются разнотравно-типчаково-ковыльные (засушливые) степи, характеризующиеся высоким участием в сообществах ксеромезофильного и мезоксерофильного разнотравья (Зоны и типы поясности..., 1999б, Сафронова, Юрковская, 2015). В этой подзоне степной зоны работа по изучению влияния пожара на растительный покров была проведена в Оренбургской обл., на заповедном участке «Буртинская степь» (Рябцов, 2005). Следует отметить, что данные об изменении растительного покрова вследствие пожара и оценка таких изменений различны даже в работах одного и того же автора, они нередко противоречивы и не всегда подтверждены фактическим материалом. Так, С.Н. Рябцов (2002) указывает, что после пожара в большей степени страдали старовозрастные растения *Stipa lessingiana* и *Festuca* sp. «вследствие накопления ими отмерших сухих побегов». В качестве примера он приводит смену ковылково-типчаково-мохнатогрудницевой (*Crinitaria villosa* + *Festuca valesiaca* + *Stipa lessingiana*) ассоциации на полынно-типчаково-ковылковую (*Stipa lessingiana* + *Festuca valesiaca* + *Artemisia austriaca*), однако из всего вышесказанного делает вывод, что «ковылок и типчак сохранили свое положение в сообществе» (Рябцов, 2002). В одной из работ (Рябцов, Сафонов, 2002) авторы констатируют, что через некоторое время после пожара в составе сообще-

ства появляются бобовые. Семейство *Fabaceae* автор относит к числу семейств, для которых характерно увеличение числа видов в фитоценозах после пожара (Рябцов, 2005). Этот же автор (Рябцов, 2006) впоследствии отмечал, что бобовые, особенно полукустарнички (в том числе виды рода *Oxytropis* sp.), в значительной степени страдают от пожаров. При изучении влияния пожара на растительный покров участка «Буртинская степь» в 2015–2016 гг. было отмечено, что полного восстановления растительного покрова степей не происходит (ОПП, участие и покрытие отдельных видов, общие запасы надземной фитомассы, мортмассы, ветоши, ветоши злаков, подстилки) не достигают соответствия таковым на контрольных участках (Dusaeva et al. 2019). На основании наблюдений за пирогенными изменениями растительности на территории мелкосопочника в районе урочища Шимбутак и в долине Ташкак (участок «Айтуарская степь» ГПЗ «Оренбургский») З.Н. Рябининой (2003) делает вывод, что степные сообщества легко переносят огонь, а больше всего страдают заросли степных кустарников и березово-осиновые колки.

В **средней подзоне** степной зоны к зональному типу относятся типчаково-ковыльные (сухие) степи. Они значительно беднее разнотравьем (по числу видов и участию), которое представлено здесь более ксерофильными видами (Зоны и типы поясности..., 1999б, Сафронова, Юрковская, 2015). Г.С. Малышева и П.Д. Малаховский (2000) при изучении восстановления ковылково-типчакового фитоценоза в сухой степи Саратовского Заволжья наблюдали трансформацию сообщества в типчаковое с другим видовым составом, другой структурой и другими фитоценотическими отношениями, снижение конкуренции в фитоценозе и появление новых видов из разнотравья. Существенные изменения растительного покрова после пожара в полосе средних степей в северо-восточной части Восточно-Донской гряды на протяжении многих лет наблюдала Н.О. Рябининой (2013, 2014). Под влиянием пожаров в целинных ковыльниках происходило снижение продуктивности надземной фитомассы. Запасы ветоши, составлявшие до пожара в среднем 6,5–7,0 ц/га, сгорели полностью и начали восстанавливаться при благоприятных условиях на второй-третий год, а в условиях многолетней засухи – только на пятый год. Если пожары повторялись каждые 3–4 года, то в целинных ковыльниках наблюдались изменения структуры фитоценоза, и вместо ковылей

доминантами становились типчаки. Сходные изменения растительного покрова после пожара наблюдала О.П. Гофман (2015) при изучении влияния пожара на участок «Старый» Биосферного заповедника «Аскания-Нова», отметившая, что коренная типчаково-ковыльная ассоциация после пожара сменилась на разнотравно-ветвистоголовок-ковыльную, общее проективное покрытие травостоя снизилось с 90 до 55–65%, ухудшилось виталитетное состояние плотнотравных злаков. Однако в отличие от варианта изменения растительного покрова, описанного Н.О. Рябининой (2013, 2014), в данном случае в травостое возросло участие однолетнего и многолетнего разнотравья. Противоположную оценку происходящим в растительном покрове изменениям после пожара дали М.С. Шалыт и А.А. Калмыкова (1935), изучая влияние пожара на растительный покров заповедника «Аскания-Нова». Они отмечали, что растительность после пожара восстанавливалась быстро, а через несколько месяцев сообщества могли быть использованы для выпаса. Многолетники и двулетники почти не уничтожались огнем. Ковыли не цвели в течение одного-двух лет после пожара. Вывод о быстром восстановлении растительного покрова абсолютно заповедной степи был сделан В.А. Тимошенковым и В.В. Тимошенко (2007) по результатам наблюдений за влиянием пожара на Хомутовскую степь в Украинском степном заповеднике. При этом отмечалось, что из растений больше пострадали кустарники и полукустарнички.

В **южной подзоне** зональный тип представлен полукустарничково-типчаково-ковыльными (опустыненными) степями, характеризующимися участием полукустарничков в качестве содоминантов в составе ковыльных сообществ (Зоны и типы поясности..., 1999б, Сафронова, Юрковская, 2015). В южной подзоне степной зоны повсеместно отмечается, что одним из наиболее уязвимых компонентов степных фитоценозов является *Artemisia* sp. (Борисова, Гордеева, 1976; Попова, Гордеева, 1976; Дымова, 2008). В Жанааркинском пустынно-степном стационаре наблюдалась смена доминантов в фитоценозах и выпадение некоторых видов из травостоя (например, происходило преобразование тонковатополынно-типчаково-ковылкового фитоценоза в типчаково-ковылковое, так как из травостоя выпал подъярус *Artemisia gracilescens* (Борисова, Гордеева, 1976; Попова, Гордеева, 1976). Т.В. Дымова (2008), изучая восстановление

растительного покрова после пожара в Астраханской обл. отмечала, что со старикой сгорало значительное количество семян, вследствие чего в изучаемом сообществе уменьшилась роль термофитов и гемикриптофитов, размножающихся семенами, в травостое уменьшалось участие многолетников, почки возобновления которых находились над поверхностью почвы.

Из приведенных выше фактов видно, что даже в пределах одной подзоны и региона наблюдаются различия в проявлении эффектов воздействия пожара в растительном покрове и их интерпретации исследователями. Неоднозначны оценки зональных особенностей роли пирогенного фактора в преобразовании растительного покрова в сравнительном аспекте. Так, Ильина (2011) считает более значительными последствия пожаров, происходящих в подзоне южных степей, указывая на большую сохранность растительности луговых степей при воздействии палов. По мнению М.И. Тереножкина (1936), травостой южных степей заметно сильнее страдает от огня и медленнее восстанавливается по сравнению с травостоем ковыльных степей. Е.М. Лавренко (1950), напротив, делает вывод, что пожары в разнотравно-типчаково-ковыльных и типчаково-ковыльных степях не производят разрушительного воздействия и оставляют структуру степного травостоя мало нарушенной, в отличие от луговой степи.

Значение сезона возникновения пожаров для динамики растительного покрова степей

Сезонные различия в степени и характере влияния пожаров на степную растительность отмечались многими исследователями, но взгляды на такие особенности нередко противоречивы и в значительной степени определяются экологическими условиями исследуемой территории.

Большинство исследователей придерживается мнения, что **весенние** пожары менее губительны для растительного покрова степей (Иванов, 1952; Ильина, 2011). В.Н. Ильина (2011) при изучении влияния пожаров на степную растительность Самарской обл. пришла к выводу, что ранневесенние пожары менее губительны для растений и их диаспор, поскольку почва еще насыщена влагой, при этом большинство видов трав успевают накопить значительную фитомассу, отличающуюся высоким содержанием воды. Несмотря на некоторую устойчивость, воздействие огня все же проявляется: сгоревшие растения повторно отрастают в более поздние сро-

ки, что влечет за собой смещение фаз развития. Растения виргинильного и сенильного периодов в этом случае почти полностью выпадают. В целом развитие взрослых особей задерживается на 1–2 недели, что проявляется в смещении и всех последующих фенологических фаз. Популяции характеризуются неполночленными онтогенетическими спектрами с максимумом на генеративных стадиях. Отдельные исследователи (Е.П. Веденьков (1996) при изучении степных фитоценозов заповедника «Аскания-Нова») отмечают, что глубокое воздействие на травостой пожары оказывали в первую половину вегетационного периода. По данным В.В. Иванова (1952), весеннее выжигание ковыльно-типчаковых и типчаковых степей Центрального Казахстана часто проводилось жителями. Ни по своим размерам, ни по силе огня весенние пожары не могут быть сравнимы с летними. Сыроватая в отдельных местах степь, зачастую с полегшим травостоем, горит очень медленно.

После весеннего пала резко уменьшаются запасы живой надземной фитомассы степного травостоя (Мирошниченко, 1971; Веденьков, 1996). По наблюдениям У.Б. Юнусбаева и др. (2007, 2010), при ранневесенних пожарах полностью сгорает опад, в то же время при ранних сроках выжигания пожар как экологический фактор не влияет на продукцию живой надземной фитомассы.

Летние пожары считаются наиболее губительными для растительного покрова степей (Евсеев, 1935; Иванов, 1952; Рябинина и др., 2010 и др.). Частые летние пожары в злаковых группировках описаны В.В. Ивановым (1952), который указывает, что они возникали в наиболее сухое время при обилии горючего материала. Летние пожары полностью оголяли за собой почву, выжигали значительную часть полупогруженных дерновин злаков, что влекло за собой изменения в составе степи. Учитывая небольшое количество осадков второй половины лета, роль которых к тому же уменьшалась из-за высокой температуры, легко прийти к выводу, что летние пожары оказывают максимальное влияние на растительность. Летние пожары приводят к снижению проективного покрытия, величины надземной биомассы и общего запаса органического вещества растений в почве (Анилова и др., 2011), а также продуктивности фитоценозов (Иванов, 1958). В сухих степях летние пожары вызывают выпадение и уменьшение численности злаков (ковыль, типчак,

тонконог), взамен которых начинают появляться полны (Евсеев, 1935).

В большинстве наблюдений авторы (Комаров, 1951; Веденьков, 1996; Гавриленко, 2005) приходят к выводу, что **осенние** пожары не оказывают глубокого воздействия на структуру и состав естественных степных сообществ. Поздний осенний пал удаляет отмершие надземные части растений и вредит лишь немногим вегетирующим осенью видам (Комаров, 1951). В.С. Гавриленко (2005) при изучении влияния пожаров в заповеднике «Аскания-Нова» отмечал, что при осеннем пожаре пострадала часть куртин *Stipa lessingiana*, *S. ucrainica* и *S. capillata*. Как правило, на следующий после пожара год уцелевшие куртины приносили обильный урожай семян, т.е. включался компенсаторный механизм восстановления степного травостоя. По данным Е.П. Веденькова (1996), в условиях юга степной Украины после осеннего пожара на восстановление фитоценозов в депрессиях требовалось 2–3 года, в плакорных местообитаниях на это уходит 5–7 лет. Интересный подход к оценке воздействия пожаров использовали В.А. Зданчук и А.И. Артамонова (1938), учитывавшие не период возникновения пожара, а вегетационное состояние растений, которое, как известно, у разных видов различается по сезонам. Этими авторами были обследованы типчакowo-ковыльные, типчаковые, ковыльные фитоценозы степных пастбищ на территории Актюбинской и Сталинградской (ныне Волгоградской) областей. Выжигание на поздних стадиях растения переносили трудно, потому что значительное количество пластических веществ уже было израсходовано в процессе их роста. Наоборот, на ранних стадиях развития растения переносили выжигание более или менее безболезненно, компенсируя частичную гибель вегетативных органов образованием новых стеблей и побегов. Повреждение огнем вегетативных органов в летний период сказывалось отрицательно на накоплении запасных пластических веществ, а следовательно и на формировании и развитии в будущем ростковых почек.

Значение частоты повторяемости пожаров для динамики растительного покрова степей

Различные эффекты воздействия достигаются в результате однократного и повторяющихся пожаров. Однократные (случайные) пожары при прочих благоприятных условиях оказывают быстро проходящее воздействие. Нередко частая повторяемость пожаров является ключевым фактором, обеспечивающим проявление и усугубление

губление действия палов (Иванов, 1958; Осичнюк, Істоміна, 1970; Калмыкова, 2006; Кандалова, 2007; Ткачук, Зябликова, 2007; Дымова, 2008; Дапылдай, 2012 и др.).

Т.Е. Ткачук и М. С. Зябликова (2007) при изучении влияния однократных пожаров на степные фитоценозы в Даурском заповеднике наблюдали лишь кратковременные флуктуации в структуре сообществ. Это было подтверждено и в условиях луговой степи на примере «Михайловской целины», где единовременное воздействие огня снизило количество мортмассы, показатели фитомассы изменились мало, причем это показано для всех типов сообществ (Лысенко, 2006; Степные пожары..., 2015). При повторном пожаре в степных сообществах Даурии было выявлено сокращение общего проективного покрытия и снижение проективного покрытия двух дерновинных злаков (*Stipa krylovii*, *Achnatherum splendens* и полукустарничка *Artemisia frigida* (Ткачук, Денисова, 2015). Отмечалось резкое снижение всех фитоценологических показателей, в том числе видового богатства сообществ, что может вызвать необратимые изменения в составе и структуре степной растительности. Восстанавливающиеся сообщества имели более равномерную и сложную структуру. Можно заключить, что огонь в большинстве случаев не грозил существованию степного типа растительности, но повторяющиеся пожары способствовали выпадению из травостоя видов, малоустойчивых к действию огня, приводя к формированию пирогенного сообщества (Ткачук, Зябликова, 2007).

Было выявлено, что периодически повторяющиеся палы приводят к иссушению местообитания, препятствуют естественному ходу восстановления растительности, замедляя увеличение проективного покрытия и продукции надземной фитомассы, а также снижая видовую устойчивость сообщества (Осичнюк, Істоміна, 1970; Кандалова, 2007).

В злаковых фитоценозах пожары, которые повторялись из года в год и сопровождалась последующим выпасом, играли роль опустынивающего фактора, но в полынных группировках они, наоборот, являлись причиной остепнения. От пожаров больше страдают эдификаторы – полны, а злаки начинают быстро занимать освобожденное место (Буйволов, 2013).

Влияние пожаров на растительный покров аналогов степей

Исследования, посвященные изучению влияния пирогенного фактора на растительный

покров аналогов степей (прерии, пампы, злаковники) проводились в Европе (Deák et al., 2014; Valcó et al., 2016, 2017; Pereira et al., 2015; Kertész et al., 2017), Америке (Fuhlendorf & Engle, 2001; Davies et al. 2007; Bates et al., 2009; Augustine et al., 2009, 2010; Twidwell et al., 2012; Winter et al., 2015; Dufek et al., 2018) и Австралии (Allan et al. 2003). Описанная в этих работах растительность хотя и аналогична степной, но существенно отличается по флористическому составу, структуре сообществ, сезонной динамике, имеет особенности в динамике запасов фитомассы и т.д.

Изменения проективного покрытия и видового состава под воздействием пирогенного фактора были выявлены Ruprecht et al. (2015) в степных экосистемах Венгрии. Огонь негативно повлиял на доминирующие виды *Stipa pulcherrima* и *Carex humilis*, уменьшилось видовое богатство сообществ. В северо-восточном Орегоне виды *Festuca idahoensis* и *Hesperostipa comata* (ранее *Stipa comata*), поврежденные огнем восстанавливались медленно (Weddell, 2001). На медленное восстановление полынных сообществ (*Artemisia tridentata*), их низкую устойчивость к пожарам указывают Ricardo Mata-González et al. (2018), выполнявшие исследования в течение 15 лет на ООПТ (Орегон, США). Bates et al. (2020), проводя исследования в этом же штате, выявили медленное восстановление полынных сообществ, они считали, что проективное покрытие полыни вернется к допожарному уровню через 115 лет. В горной степи с *Artemisia tridentata* в штате Юта было выявлено, что выжигание снижает покрытие кустарников в целом и *Artemisia tridentata* в частности. Удаление травянистых многолетников усиливает приживание всходов полыни после пожаров (Chambers et al., 2017).

Большинство зарубежных исследований по изучению влияния пирогенного фактора на растительный покров проводили на пастбищах, где пожары несут серьезные экологические и экономические последствия (Davies et al., 2017; Bates et al., 2009; Winter et al., 2015, Mata-González et al., 2018). Многие исследователи указывают, что рациональный выпас скота после пожара низкой тяжести не будет препятствовать восстановлению травяной растительности и может иметь нейтральные или положительные последствия для животноводства (Bates et al., 2009; Augustine et al., 2009, 2010; Pereira et al., 2013). Valkó et al. (2017) на севере Венгрии при регулярном сжигании пастбищ отмечали, что на выжженных пастбищах значительно сократилось разнообразие

растений и число цветущих побегов. На горевших участках обнаружено значительное сокращение элементов степной флоры. Изменение структуры растительного покрова (по сравнению с близлежащими негоревшими ландшафтными участками), снижение фитомассы (особенно злаков) наблюдались после пожара на пастбищах в прериях Оклахомы (Winter et al., 2015).

Объективными показателями, позволяющими оценить воздействие пожара на растительный покров, являются запасы надземной фитомассы и их динамика. Подобные работы ведутся в граслендах Турции (Erkovan et al., 2016; Gullap et al., 2018) и степях Венгрии (Valcó et al., 2016, 2017). Широко представлено это направление исследований в Северной Америке, где оценивается влияние частоты, тяжести и интенсивности пожаров на надземную фитомассу сообществ прерий (Davies et al., 2007; Augustine, Milchunas, 2009; Bates et al., 2009; Augustine et al., 2010; Dufek et al., 2018) с учетом их пастбищного использования. Рассматриваются вопросы контроля частоты и интенсивности пожаров посредством регулирования запасов фитомассы (Davies et al., 2017). Ряд авторов считает, что пожар незначительно влияет на надземную фитомассу или даже приводит к ее увеличению. Некоторые американские (Augustine et al., 2009, 2010) и европейские (Valcó et al., 2016) исследователи не отмечают снижения надземной фитомассы на сгоревших площадках. Однако сами авторы (Valcó et al., 2016) указывают, что одной из причин таких результатов является обширный выпас или сенокосение на исследуемых территориях, при которых значительная часть мертвой фитомассы уничтожается как на выжженных, так и на контрольных участках, в результате запасы ветоши и подстилки становятся одинаково низкими. В работах Pereira et al. (2015) и Valcó et al. (2016) отмечается увеличение живой фитомассы горевших площадок по отношению к контролю.

Для степных фитоценозов характерно снижение запасов подстилки после пожара и ее постепенное накопление впоследствии. Подтверждая эту тенденцию, некоторые авторы (Hansson and Fogelfors, 2000; Antonsen, Olsson, 2005) рассматривают снижение запасов подстилки как положительное влияние пожара на растительный покров степей и их аналогов (Deák et al., 2014). Сжигание уменьшает подстилку, однако этот эффект недолговечен там, где однолетние растения вторгаются на сожженные участки. В севе-

ро-восточном Орегоне сжигание первоначально уменьшило количество подстилки, но в течение нескольких лет подстилка превысила допозарный уровень из-за дополнительной биомассы, вносимой однолетними растениями (Weddell, 2001).

Закономерности влияния пожара на растительный покров степей и их аналогов во мно-

гом специфичны и определяются зональным положением исследуемой территории. Все вышеуказанное определяет разницу в результатах исследований, проводившихся на разных территориях, их оценке и формировании представлений о значении пирогенного фактора для динамики степей (и их географических аналогов) в целом.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института степи УрО РАН (проект № ГР АААА-А21-121011190016-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Анилова Л.В., Шорина Т.С., Пятинина Е.В. К вопросу о влиянии пирогенного фактора на растительный покров степей Оренбургского Предуралья // Вестн. ОГУ. 2011. № 12 (134). С. 19–20 [Anilova L.V., Shorina T.S., Pyatina E.V. K voprosu o vliyaniy pirogen-nogo faktora na rastitel'nyi pokrov stepei Orenburgskogo Predural'ya // Vestn. OGU. 2011. № 12 (134). S. 19–20].
- Бегучев П.П. Влияние выжигания на растительность залежных угодий // Тр. Саратовской обл. оп. станции по животноводству. 1939. Вып. 1. С. 213–222 [Beguchev P.P. Vliyanie vyzhiganiya na rastitel'nost' zaleznykh ugodii // Tr. Saratovskoi obl. op. stantsii po zhivotnovodstvu. 1939. Vyp. 1. S. 213–222].
- Борисова И.В., Гордеева Т.К. Влияние пожара на растительность участка / Биоконплексные исследования в Казахстане. Ч. 3. Комплексная характеристика основных растительных сообществ пустынных степей Центрального Казахстана. Л., 1976. С. 86–89 [Borisova I.V., Gordeeva T.K. Vliyanie pozhara na rastitel'nost' uchastka // v kn.: Biokompleksnye issledovaniya v Kazakhstane. Ch. 3. Kompleksnaya kharakteristika osnovnykh rastitel'nykh soobshchestv pustynnykh stepei Tsentral'nogo Kazakhstana. L., 1976. S. 86–89].
- Борисова И.В., Попова Т.А. Динамика численности и возрастного состава ценопопуляций дерновинных злаков в пустынных степях Центрального Казахстана // Ботанический журнал. 1972. Т. 57. № 7. С. 779–793 [Borisova I.V., Popova T.A. Dinamika chislennosti i voznastnogo sostava tsenopopulyatsii dervnovinnykh zlakov v pustynnykh stepyakh Tsentral'nogo Kazakhstana // Botanicheskii zhurnal. 1972. T. 57. № 7. S. 779–793].
- Буйволов Ю.А., Быкова Е.П., Гавриленко В.С., Грибков А.В., Баженов Ю.А., Бородин А.П., Горошко О.А., Кирилюк В.Е., Корсун О.В., Крейндин М.Л., Куксин Г.В., Рябинина З.Н. Анализ отечественного и зарубежного опыта управления пожарами в степях и связанных с ними экосистемах, в частности, в условиях ООПТ. М., 2013. 140 с. [Buivolov Yu.A., Bykova E.P., Gavrilenko V.S., Gribkov A.V., Bazhenov Yu.A., Borodin A.P., Goroshko O.A., Kirilyuk V.E., Korsun O.V., Kreindlin M.L., Kuksin G.V., Ryabinina Z.N. Analiz otechestvennogo i zarubezhnogo opyta upravleniya pozharami v stepyakh i svyazannykh s nimi ekosistemakh, v chastnosti, v usloviyakh OOPT. M., 2013. 140 s.].
- Веденьков Е.П. О роли пирогенного фактора в динамике растительности степи «Аскания-Нова» // Тр. междунар. конф. «Rezumatele lucrurilor Simpozionului jubilar “Reservatia naturala «Codrii». (19–20 sept. 1996). Lozova, 1996. С. 185–188 [Veden'kov E.P. O roli pirogen-nogo faktora v dinamike rastitel'nosti stepi «Askaniya-Nova» // Tr. mezhdunar. konf. “Rezumatele lucrurilor Simpozionului jubilar “Reservatia naturala «Codrii». (19–20 sept. 1996). Lozova, 1996. С. 185–188].
- Гавриленко В.С. Степной пожар в биосферном заповеднике «Аскания-Нова» имени Ф.Э. Фальц-Фейна // Степной бюллетень. 2005. № 19. С. 26–27 [Gavrilenko V.S. Stepnoi pozhar v biosfernom zapovednike «Askaniya-Nova» imeni F.E. Fal'ts-Feina // Stepnoi byulleten'. 2005. № 19. С. 26–27].
- Гофман О.П. Возрастная структура *Festuca valesiaca* s.l. (Poaceae) при влиянии пирогенного и паскального факторов в Биосферном заповеднике «Аскания-Нова» // Мат.-лы VII международного симпозиума «Степи Северной Евразии». Оренбург, 2015. С. 270–272 [Gofman O.P. Vozrastnaya struktura *Festuca valesiaca* s.l. (Poaceae) pri vliyaniy pirogen-nogo i paskval'nogo faktorov v Biosfernom zapovednike «Askaniya-Nova» // Mat.-ly VII mezhdunarodnogo simpoziuma «Stepi Severnoi Evrazii». Orenburg, 2015. S. 270–272].
- Данилов В.И., Недосекина Т.В., Сарычева Л.А., Цуриков М.Н., Архарова О.В., Недосекин В.Ю. Влияние различных регуляционных режимов на степные сообщества заповедника «Галичья гора» // Мат.-лы Междунар. научно-практической конференции, посвященной 70-летию Центрально-Черноземного заповедника. Тула, 2005. С. 68–70 [Danilov V.I., Nedosekina T.V., Sarycheva L.A., Tsurikov M.N., Arkharova O.V., Nedosekin V.Yu. Vliyanie razlichnykh regulyatsionnykh rezhimov na stepnye soobshchestva zapovednika «Galich'ya gora» // Mat.-ly Mezhdunar. nauchno-prakticheskoi konferentsii, posvyashchennoi 70-letiyu Tsentral'no-Chernozemnogo zapovednika. Tula, 2005. S. 68–70].
- Данилов С.И. Пал в Забайкальских степях и его влияние на растительность // Вестн. Дальневосточного филиала. Академии наук СССР. 1936. № 21. С. 63–81 [Danilov S.I. Pal v Zabaikal'skikh stepyakh i ego vliyanie na rastitel'nost' // Vestn. Dal'nevostochnogo filiala. Akademii nauk SSSR. 1936. № 21. S. 63–81].

- Данылдай А.Б. Динамика видового состава под влиянием пирогенного фактора в луговой степи Центрально-Тувинской котловины // Мат-лы молодежн. науч. конф. с междунар. участием «Природные системы и экономика приграничных территорий Тувы и Монголии: фундаментальные проблемы, перспективы рационального использования». Кызыл, 2012. С. 116–117 [Danyldai A.B. Dinamika vidovogo sostava pod vliyaniem pirogen-nogo faktora v lugovoi stepi Tsentral'no-Tuvinskoi kotloviny // Mat-ly molodezhn. nauch. konf. s mezhdunar. uchastiem «Prirodnye sistemy i ekonomika prigranichnykh territorii Tuvy i Mongolii: fundamental'nye problemy, perspektivy ratsional'nogo ispol'zovaniya». Kyzyl, 2012. S. 116–117].
- Дубинин М.Ю., Луцкекина А.А., Раделоф Ф.К. Оценка современной динамики пожаров в аридных экосистемах по материалам космической съемки (на примере Черных земель) // Аридные экосистемы. 2010. № 16 (3). С. 5–16 [Dubinin M.Yu., Lushchekina A.A., Radelof F.K. Otsenka sovremennoi dinamiki pozharov v aridnykh ekosistemakh po materialam kosmicheskoi s'emki (na primere Chernykh zemel') // Aridnye ekosistemy. 2010. № 16 (3). S. 5–16].
- Дымова Т.В. Особенности восстановления растительного покрова после пожара на песчаных почвах дельты Волги // Юг России: экология, развитие. 2008. № 4. С. 70–75 [Dymova T.V. Osobennosti vosstanovleniya rastitel'nogo pokrova posle pozhara na peschanykh pochvakh del'ty Volgi // Yug Rossii: ekologiya, razvitie. 2008. № 4. S. 70–75].
- Евсеев В.И. Рациональная система использования пастбищ в сухой и засушливой степи. М.; Куйбышев, 1935. 72 с. [Evseev V.I. Ratsional'naya sistema ispol'zovaniya pastbishch v sukhoi i zasushlivoi stepi. M.; Kuibyshev, 1935. 72 s.].
- Зданчук В.А., Артамонова А.И. Влияние выжигания на степную растительность и улучшение пастбищных угодий // Сборник «Кормодобывание». Оренбург, 1938. С. 3–20 [Zdanchuk V.A., Artamonova A.I. Vliyanie vyzhiganiya na stepnyuyu rastitel'nost' i uluchshenie pastbishchnykh ugodii // Sbornik «Kormodobyvanie». Orenburg, 1938. S. 3–20].
- Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. Карта для высших учебных заведений. М. 1 : 8 000 000 / Под ред. Г.Н. Огуреевой. М., 1999 а. 2 л. [Zony i tipy poynasnosti rastitel'nosti Rossii i sopredel'nykh territorii. Karta dlya vysshikh uchebnykh zavedenii. M. 1 : 8 000 000 / Pod red. G.N. Ogureevoi. M., 1999a. 2 l.].
- Зоны и типы поясности. Пояснительный текст и легенда к карте м. 1 : 8 000 000 / Под ред. Г.Н. Огуреевой. М., 1999б. 64 с. [Zony i tipy poynasnosti. Poynasnitel'nyi tekst i legenda k karte m. 1 : 8 000 000 / Pod red. G.N. Ogureevoi. M., 1999b. 64 s.].
- Иванов В.В. К вопросу о роли степных пожаров // Бюл. МОИП. Отдел биологический. 1952. Т. 57. № 1. С. 62–69 [Ivanov V.V. K voprosu o roli stepnykh pozharov // Byul. MOIP. Otdel biologicheskii. 1952. T. 57. № 1. S. 62–69].
- Иванов В.В. Степи западного Казахстана в связи с динамикой их покрова. М.; Л., 1958. 288 с. [Ivanov V.V. Step'i zapadnogo Kazakhstana v svyazi s dinamiko'i ikh pokrova. M.; L., 1958. 288 s.].
- Ильина В.Н. Пирогенное воздействие на растительный покров // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2011. Т. 20. № 2. С. 4–30 [Il'ina V.N. Pirogennoe vozdeistvie na rastitel'nyi pokrov // Samarskaya Luka: problemy regional'noi i global'noi ekologii. 2011. T. 20. № 2. S. 4–30].
- Кандалова Т.Г. Влияние степных пожаров на настоящие и луговые степи госзаповедника «Хакасский» // Степной бюллетень. 2007. № 23–24. С. 19–24 [Kandalova T.G. Vliyanie stepnykh pozharov na nastoyashchie i lugovye stepi goszapovednika «Khakasskii» // Stepnoi byulleten'. 2007. № 23–24. S. 19–24].
- Калмыкова О.Г. Факторы, определяющие разнообразие и особенности растительного покрова Буртинской степи // Степи Северной Евразии: Мат-лы IV междунар. симпоз. Оренбург, 2006. С. 333–337 [Kalmykova O.G. Faktory, opredelyayushchie raznoobrazie i osobennosti rastitel'nogo pokrova Burtinskoi stepi // Step'i Severnoi Evrazii: Mat-ly IV mezhdunar. simpoz. Orenburg, 2006. S. 333–337].
- Комаров Н.Ф. Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. М., 1951. 328 с. [Komarov N.F. Etapy i faktory evolyutsii rastitel'nogo pokrova chernozemnykh stepei. M., 1951. 328 s.].
- Кудрявцев А.Ю. Влияние пожаров на экосистемы «Попереченской степи» // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: Мат-лы всерос. науч. школы-конференции, посвященной 115-летию со дня рождения А.А. Уранова. Пенза, 2016. С. 242–244 [Kudryavtsev A.Yu. Vliyanie pozharov na ekosistemy «Poperechenskoi stepi» // Sovremennye kontseptsii ekologii biosistem i ikh rol' v reshenii problem sokhraneniya prirody i prirodopol'zovaniya: Mat-ly vseros. nauch. shkoly-konf., posvyashchennoi 115-letiyu so dnya rozhdeniya A.A. Uranova. Penza, 2016. S. 242–244].
- Лавренко Е.М. Некоторые наблюдения над влиянием пожара на растительность северной степи (Попереченская степь Пензенской области) // Ботан. журн. 1950. Т. 35. № 1. С. 77–78 [Lavrenko E.M. Nekotorye nablyudeniya nad vliyaniem pozhara na rastitel'nost' severnoi stepi (Poperechenskaya step' Penzenskoi oblasti) // Botan. zhurn. 1950. T. 35. № 1. S. 77–78].
- Ларин И.В. Предварительные итоги стационарных исследований Центрально-Казахстанского пустынного отряда Ботанического института им. В.Л. Комарова Академии наук СССР // Советская ботаника. 1941. № 1–2. С. 153–161 [Larin I.V. Predvaritel'nye itogi statsionarnykh issledovaniy Tsentral'no-Kazakhstanskogo pustynnogo otryada Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova Akademii nauk SSSR // Sovetskaya botanika. 1941. № 1–2. S. 153–161].
- Лысенко Г.Н. Стабильность степных фитоценоструктур: термодинамический аспект // Степи Северной Евразии: Мат-лы IV междунар. симпоз. Оренбург, 2006. С. 449–451 [Lysenko G.N. Stabil'nost' stepnykh fitotsenostruktur: termodinamicheskii aspekt // Step'i Severnoi Evrazii: Mat-ly IV mezhdunar. simpoz. Orenburg, 2006. S. 449–451].
- Малышева Г.С., Малаховский П.Д. Пожары и их влияние на растительность сухих степей // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 96–103 [Malysheva G.S., Malakhovskii P.D. Pozhary i ikh vliyanie na rastitel'nost' sukhikh stepei // Bot. zhurn. 2000. T. 85. № 1. S. 96–103].

- Мирошниченко Ю.М. Влияние выжигания на тырсовые степи в МНР // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 6. С. 857–863 [Miroshnichenko Yu.M. Vliyanie vyzhiganiya na tyrsovye stepi v MNR // Bot. zhurn. 1971. T. 56. № 6. S. 857–863].
- Осичнюк В.В., Истоміна Г.Г. Вплив випалювання на степову рослинність // Український ботаничний журнал. 1970. Т. 27. № 3. С. 284–290 [Osichnyuk V.V., Istomina G.G. Vpliv vipalyuvannya na stepovu roslinnist' // Ukrainskii botanicheskii zhurnal. 1970. T. 27. № 3. S. 284–290].
- Павлейчик В.М. Многолетняя динамика природных пожаров в степных регионах (на примере Оренбургской области) // Вестн. ОГУ. 2016. № 6 (194). С. 74–80 [Pavleichik V.M. Mnogoletnyaya dinamika prirodnykh pozharov v stepnykh regionakh (na primere Orenburgskoi oblasti) // Vestn. OGU. 2016. № 6 (194). S. 74–80].
- Попова Т.А., Гордеева Т.К. Влияние пожара на растительность участка // Биоконфлексные исследования в Казахстане. Ч. 3. Комплексная характеристика основных растительных сообществ пустынных степей Центрального Казахстана. Л., 1976. С. 150–152 [Popova T.A., Gordeeva T.K. Vliyanie pozhara na rastitel'nost' uchastka // Biokompleksnye issledovaniya v Kazakhstane. Ch. 3. Kompleksnaya kharakteristika osnovnykh rastitel'nykh soobshchestv pustynnykh stepei Tsentral'nogo Kazakhstana. L., 1976. S. 150–152].
- Родин Л.Е. Выжигание растительности как прием улучшения злаково-полынных пастбищ // Советская ботаника. 1946. № 3. С. 147–162 [Rodin L.E. Vyzhiganie rastitel'nosti kak priem uluchsheniya zlakovo-polyannykh pastbishch // Sovetskaya botanika. 1946. № 3. S. 147–162].
- Родин Л.Е. Пирогенный фактор и растительность аридной зоны // Ботанический журнал. 1981. Т. 66. № 12. С. 1673–1684 [Rodin L.E. Pirogennyi faktor i rastitel'nost' aridnoi zony // Botanicheskii zhurnal. 1981. T. 66. № 12. S. 1673–1684].
- Рожанец-Кучеровская С.Е. Очерк растительности Оренбургской губернии. Оренбург, 1926. 16 с. [Rozhanets-Kuchervskaya S.E. Ocherk rastitel'nosti Orenburgskoi gubernii. Orenburg, 1926. 16 s.]
- Рябинина З.Н. Растительный покров степей Южного Урала (Оренбургская область). Оренбург, 2003. 224 с. [Ryabinina Z.N. Rastitel'nyi pokrov stepei Yuzhnogo Urала (Orenburgskaya oblast'). Orenburg, 2003. 224 s.]
- Рябинина З.Н., Янтурин С.И., Рябцов С.Н., Абдулина К.Х., Юнусбаев У.Б. Роль степных пожаров в формировании растительного покрова Южного Урала. Уфа, 2010. 219 с. [Ryabinina Z.N., Yanturin S.I., Ryabtsov S.N., Abdulina K.Kh., Yunusbaev U.B. Rol' stepnykh pozharov v formirovanii rastitel'nogo pokrova Yuzhnogo Urала. Ufa, 2010. 219 s.]
- Рябинина Н.О. Природные и антропогенные факторы изменчивости динамики биопродуктивности геосистем целинных типчаково-ковыльных степей восточно-донской гряды // Вестн. ВГУ Сер. 11. Естественные науки. 2013. № 2. С. 62–67 [Ryabinina N.O. Prirodnye i antropogennye faktory izmenchivosti dinamiki bioproduktivnosti geosistem tselinnykh tipchakovo-kovyl'nykh stepei vostochno-donskoi gryady // Vestn. VGU Ser. 11. Estestvennye nauki. 2013. № 2. S. 62–67].
- Рябинина Н.О. Влияние пожаров на степные ландшафты Восточно-Донской гряды // Антропогенная трансформация геопространства: история и современность: Мат-лы Всерос. науч.-практ. конф. Волгоград, 2014. С. 41–48 [Ryabinina N.O. Vliyanie pozharov na stepnye landshafty Vostochno-Donskoi gryady // Antropogennaya transformatsiya geoprostranstva: istoriya i sovremennost': Mat-ly Vseros. nauch.-prakt. konf. Volgograd, 2014. S. 41–48].
- Рябцов С.Н. К вопросу об истории изучения восстановления степной растительности после пирогенной нагрузки // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Мат-лы II междунар. конф. Оренбург, 2002. С. 106–107. [Ryabtsov S.N. K voprosu ob istorii izucheniya vosstanovleniya stepnoi rastitel'nosti posle pirogennoi nagruzki // Bioraznoobrazie i bioresursy Urала i sopredel'nykh territorii: Mat-ly II mezhhdunar. konf. Orenburg, 2002. S. 106–107].
- Рябцов С.Н. Влияние пирогенной нагрузки на растительный покров степи Южного Предуралья: дис. ... канд. биол. наук. Оренбург, 2005. 203 с. [Ryabtsov S.N. Vliyanie pirogennoi nagruzki na rastitel'nyi pokrov stepi Yuzhnogo Predural'ya: dis. ... kand. biol. nauk. Orenburg, 2005. 203 s.]
- Рябцов С.Н. Динамика структуры растительных сообществ под воздействием пала. Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Мат-лы III междунар. науч. конф. Оренбург, 2006. С. 101–103 [Ryabtsov S.N. Dinamika struktury rastitel'nykh soobshchestv pod vozdeistviem pala. Bioraznoobrazie i bioresursy Urала i sopredel'nykh territorii: Mat-ly III mezhhdunar. nauch. konf. Orenburg, 2006. S. 101–103].
- Рябцов С.Н., Сафонов М.А. Влияние пирогенной нагрузки на растительность степи // Тр. Института биоресурсов и прикладной экологии. 2002. № 2. С. 41–42 [Ryabtsov S.N., Safonov M.A. Vliyanie pirogennoi nagruzki na rastitel'nost' stepi // Tr. Instituta bioresursov i prikladnoi ekologii. 2002. № 2. S. 41–42].
- Сафронова И.Н., Юрковская Т.К. Зональные закономерности растительного покрова равнин Европейской России и их отображение на карте // Ботан. журн. 2015. Т. 100. № 11. С. 1121–1142 [Safronova I.N., Yurkovskaya T.K. Zonal'nye zakonomernosti rastitel'nogo pokrova ravnin Evropeiskoi Rossii i ikh otobrazhenie na karte // Botan. zhurn. 2015. T. 100. № 11. S. 1121–1142].
- Скользнев Л.Н., Скользнев Н.Я. Некоторые вопросы охраны степных экосистем // Степи Северной Евразии. Эталонные степные ландшафты: проблемы охраны, экологической реставрации и использования. Мат-лы III междунар. симпоз. Оренбург, 2003. С. 479–482 [Skol'zneva L.N., Skol'znev N.Ya. Nekotorye voprosy okhrany stepnykh ekosistem // Stepі Severnoi Evrazii. Etalonnnye stepnye landshafty: problemy okhrany, ekologicheskoi restavratsii i ispol'zovaniya. Mat-ly III mezhhdunar. simpoz. Orenburg, 2003. S. 479–482].
- Тереножкин И.И. О влиянии пожаров на растительность полупустыни // Природа. 1936. № 9. С. 45–59 [Terenozhkin I.I. O vliyaniі pozharov na rastitel'nost' polupustyni // Priroda. 1936. № 9. S. 45–59].
- Ткачук Т.Е. Динамика площадей степных пожаров на юге Даурии в первом десятилетии XXI века // Ученые записки Забайкальского государственного университета. 2015. № 1 (60). С. 72–79 [Tkachuk T.E. Dinamika ploshchadei stepnykh pozharov na yuge Dau-

- rii v pervom desyatiletii XXI veka // Uchenye zapiski Zabaikal'skogo gosudarstvennogo universiteta. 2015. № 1 (60). S. 72–79].
- Ткачук Т.Е., Денисова Ю.Ю. Влияние экспериментального выжигания на структуру степных фитоценозов на юге Даурии // Степи Северной Евразии. Мат-лы VII междунар. симпозиума. Оренбург, 2015. С. 847–849 [Tkachuk T.E., Denisova Yu.Yu. Vliyanie eksperimental'nogo vyzhiganiya na strukturu stepnykh fitotsenozov na yuge Daurii // Step'i Severnoi Evrazii. Mat-ly VII mezhduнар. simpoziuma. Orenburg, 2015. S. 847–849].
- Ткачук Т.Е., Зябликова М.С. К изучению пирогенной динамики степной растительности Южной Даурии // Ботанические исследования в Даурском заповеднике. 2007. Вып. 4. С. 235–246 [Tkachuk T.E., Zyablikova M.S. K izucheniyu pirogennoi dinamiki stepnoi rastitel'nosti Yuzhnoi Daurii // Botanicheskie issledovaniya v Daur'skom zapovednike. 2007. Vyp. 4. S. 235–246].
- Тимошенко В.А., Тимошенкова В.В. Пожары в Хомутовской степи: причины, информация, последствия // Степной бюллетень. 2007. № 23–24. С. 27–30 [Timoshenkov V.A., Timoshenkova V.V. Pozhary v Khomutovskoi stepi: prichiny, informatsiya, posledstviya // Stepnoi byulleten'. 2007. № 23–24. S. 27–30].
- Титлянова А.А., Самбуу А.Д. Сукцессии в травяных экосистемах. Новосибирск, 2016. 191 с. [Titlyanova A.A., Sambuu A.D. Suktsessii v travyanykh ekosistemakh. Novosibirsk, 2016. 191 s.].
- Федюнькин Д.Ф. Влияние мертвых растительных остатков и степных пожаров на развитие растительности лесостепного Зауралья // Изв. естественно-научного института при Молотовском государственном университете имени А.М. Горького. 1953. Т. 13. № 7. С. 621–639 [Fedyun'kin D.F. Vliyanie mertvykh rastitel'nykh ostatkov i stepnykh pozharov na razvitiye rastitel'nosti lesostepnogo Zaural'ya // Izv. estestvenno-nauchnogo instituta pri Molotovskom gosudarstvennom universitete imeni A.M. Gor'kogo. 1953. T. 13. № 7. S. 621–639].
- Шалыт М.С., Калмыкова А.А. Степные пожары и их влияние на растительность // Ботан. журн. 1935. Т. 20. № 1. С. 101–110 [Shalyt M.S., Kalmykova A.A. Stepnye pozhary i ikh vliyanie na rastitel'nost' // Botan. zhurn. 1935. T. 20. № 1. S. 101–110].
- Юнусбаев У.Б., Абдулина К.Х. Влияние разных сроков пала на отрастание надземной фитомассы степей Башкирского Зауралья // Экология. 2010. № 1. С. 63–65 [Yunusbaev U.B., Abdulina K.Kh. Vliyanie raznykh srokov pala na otrastanie nadzemnoi fitomassy stepей Bashkirskogo Zaural'ya // Ekologiya. 2010. № 1. S. 63–65].
- Юнусбаев У.Б., Абдулина К.Х., Янтурин С.И. Роль пожаров в формировании надземной фитомассы степных пастбищ Зауралья республики Башкортостан // Аграрная Россия. 2007. № 5. С. 24–25 [Yunusbaev U.B., Abdulina K.Kh., Yanturin S.I. Rol' pozharov v formirovanii nadzemnoi fitomassy stepnykh pastbishch Zaural'ya respubliki Bashkortostan // Agrarnaya Rossiya. 2007. № 5. S. 24–25].
- Allan G.E., Phillips N.R., Hookey P. Learning lessons from an exceptional period of fires in Central Australia: 1999 to 2002 / «Proceedings of the 3rd International Wildland Fire Conference». Sydney, 2003. P. 163. (CD-ROM).
- Antonsen H., Olsson P.A. Relative importance of burning, mowing and species translocation in the restoration of a former boreal hayfield: responses of plant diversity and the microbial community // Journal of Applied Ecology. 2005. Vol. 42. P. 337–347.
- Augustine D.J., Derner J.D., Milchunas D.G. Prescribed fire, grazing, and herbaceous plant production in shortgrass steppe // Rangeland Ecology & Management. 2010. Vol. 63. P. 317–323.
- Augustine D.J., Milchunas, D.G. Vegetation responses to prescribed burning of grazed shortgrass steppe // Rangeland Ecology & Management. 2009. Vol. 62. P. 89–97.
- Bates J.D., Boyd C.S., Davies K.W. Longer-term post-fire succession on Wyoming big sagebrush steppe // International Journal of Wildland Fire. 2020. Vol. 29. № 3. P. 229–239.
- Bates J.D., Rhodes E., Davies K., Sharp R. Grazing after fire in the sagebrush steppe // Rangeland Ecology and Management. 2009. Vol. 62. P. 98–110.
- Chambers J.C., Beck J.L., Bradford J.B. et al. 2017. Science framework for conservation and restoration of the sagebrush biome: Linking the Department of the Interior's Integrated Rangeland Fire Management Strategy to long-term strategic conservation actions. Part 1. Science basis and applications. RMRSGTR-360. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 213 p.
- Davies K.W., Bates J.D. Short-Term Effects of Burning Wyoming Big Sagebrush Steppe in Southeast Oregon // Rangeland Ecology & Management. 2007. Vol. 60 (5). P. 515–522 (DOI: 10.2458/azu_jrm_v60i5_davies).
- Davies K.W., Gearhart A., Boyd C.S., Bates J.D. Fall and spring grazing influence fire ignitability and initial spread in shrub steppe communities // International Journal of Wildland Fire. 2017. Vol. 26. P. 485–490 (DOI: 10.1071/WF17065).
- Deák B., Valkó O., Végvári Zs., Hartel T., Kapocsi I. Grassland fires in Hungary – experiences of nature conservationists on the effects of fire on biodiversity // Applied Ecology and Environmental Research. 2014. Vol. 12 (1). P. 267–28 (DOI: 10.15666/aeer/1201_267283).
- Dufek N.A., Augustine D.J., Blumenthal D.M., Kray J.A., Derner J.D. Dormant-Season Fire Inhibits Sixweeks Fescue and Enhances Forage Production in Shortgrass Steppe // Fire Ecology. 2018. Vol. 14. N 1. P. 33–49 (DOI: 10.4996/fireecology.140132048).
- Dusaeva G.Kh., Kalmykova O.G., Dusaeva N.V. Fire influence on dynamics of above-ground phytomass in steppe plant communities in the Burtinskaya Steppe (Orenburg State Nature Reserve, Russia) // Nature Conservation Research. 2019. Vol. 4 (Suppl.1). P. 78–92 (<https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2019.050>).
- Erkovan Ş., Koç A., Güllap M.K., Erkovan H.İ., Bilen S. The effect of fire on the vegetation and soil properties of ungrazed shortgrass steppe rangeland of the Eastern Anatolia region of Turkey // Turkish Journal of Agriculture and Forestry. 2016. N 40. P. 290–299.
- Fuhlendorf S.D., Engle D.M. Restoring heterogeneity on rangelands: ecosystem management based on evolutionary grazing patterns // Bioscience. 2001. Vol. 51. P. 625–632 (DOI: 10.1641/0006-3568(2001)051[0625:RHOREM]2.0.CO;2).
- Güllap M.K., Erkovan S., Erkovan H.I., Koc A. Effects of fire on litter, forage dry matter production, and forage quality in steppe vegetation of Eastern Anatolia, Turkey // J. Agricultural Science and Technology. 2018. Vol. 20. N 1. P. 61–70.

- Hansson M., Fogelfors H. Management of a semi-natural grassland; results from a 15-year-old experiment in southern Sweden // *J. Vegetation Science*. 2000. Vol. 11. P. 31–38 (DOI: 10.2307/3236772).
- Kertész M., Aszalós R., Lengyel A., Ónodi G. Synergistic effects of the components of global change: Increased vegetation dynamics in open, forest-steppe grasslands driven by wildfires and year-to-year precipitation differences. *PLoS ONE* Vol. 2017. 12(11). e0188260 (DOI: 10.1371/journal.pone.0188260).
- Mata-González R., Reed-Dustin C.M., Rodhouse T.J. Contrasting effects of long-term fire on sagebrush steppe shrubs mediated by topography and plant community // *Rangeland Ecology & Management*. 2018. Vol. 71. N 3. P. 336–344.
- Pereira P., Cerdà A., Lopez A.J., Zavala L.M., Mataix-Solera J., Arcenegui V., Misiune L., Keesstra S., Novara A. Vegetation recovery after a grassland fire in Lithuania. The effects of fire severity, slope position and aspect // *Land Degradation and Development*. 2015. Vol. 27. P. 1523–1534 (DOI: 10.1002/ldr.2498).
- Ruprecht E., Enyedi M.Z., Szabo A., Fenesi A. Biomass removal by clipping and raking vs burning for the restoration of abandoned Stipa-dominated European steppe-like grassland // *Applied Vegetation Science*. 2016. Vol. 19. P. 78–88 (DOI: 10.1111/avsc.12199).
- Teetzmann F. Ueber den Steppenbrand in den Taurischen steppen // *Beitr. z. Kennntn. d. Russ. Reiches*. 1845. N 11. P. 43–46.
- Twidwell D., Rogers W.E., McMahon E.A., Thomas B.R., Kreuter U.P., Blankenship T.L. Prescribed extreme fire effects on richness and invasion in coastal Prairie // *Invasive Plant Science and Management*. 2012. Vol. 5. P. 330–340 (DOI: 10.1614/IPSM-D-12-00017.1).
- Valkó O., Deák B., Magura T., Török P., Kelemen A., Tóth K., Horváth R., Nagy D.D., Debnár Z., Zsigrai G., Kapocsi I., Tóthmérész B. Supporting biodiversity by prescribed burning in grasslands — a multi-taxa approach // *Science of The Total Environment*. 2016. Vol. 572. P. 1377–1384 (DOI: 10.1016/j.scitotenv.2016.01.184).
- Valkó O., Kelemen A., Migléc T., Török P., Deák B., Tóth K., Tóth J.P., Tóthmérész B. Litter removal does not compensate detrimental fire effects on biodiversity in regularly burned semi-natural grasslands // *Science of The Total Environment*. 2017. Vol. 622–623. P. 783–789 (DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.11.356).
- Weddell B.J. Fire in Steppe Vegetation of the Northern Intermountain Region // *Technical bulletin / Idaho Bureau of Land Management*. 2001. № 01–14. https://www.researchgate.net/profile/Bertie_Weddell/publication/238592411_Fire_in_Steppe_Vegetation_of_the_Northern_Intermountain_Region/links/53e90a9c0cf28f342f3e60c8/Fire-in-Steppe-Vegetation-of-the-Northern-Intermountain-Region.pdf
- Winter S.L., Allred B.W., Hickman K.R., Fuhlendorf S.D. Tallgrass prairie vegetation response to spring fires and bison grazing // *The Southwestern Naturalist*. 2015. Vol. 60. N 1. P. 30–35 (DOI: 10.1894/FMO-19.1).

Поступила в редакцию / Received 07.10.2020
Принята к публикации / Accepted 20.02.2021

INFLUENCE OF FIRES ON VEGETABLE COVER OF STEPPES: LITERATURE REVIEW

G.Kh. Dusaeva¹, O.G. Kalmykova²

Assessment of the impact of fires on steppe vegetation is ambiguous: from extremely negative to considering fires as a natural and sometimes necessary condition for steppes. It was found that even within the same botanical subzone, depending on the region, differences were observed in the manifestation of the effects of impact on the steppe phytocenoses and their interpretation by researchers. Most researchers note that fires are the most destructive for the vegetation cover; opinions differ in relation to spring and autumn fires. Single fires have a rapidly passing effect, frequent fires are more destructive for the steppe vegetation cover. For incredible analogs, a decrease in projective cover and species richness is characteristic.

Key words: fires, steppe vegetation.

Acknowledgements. The work is done in the framework of the state assignment to the Institute of steppe, Ural branch of RAS (project № AAAA-A21-12101190016-1).

¹ Dusaeva G. G.Kh., Researcher at the Laboratory of Landscape Ecology, Institute of steppe Ural Branch of Russian Academy of Sciences 16guluy@mail.ru; ² Kalmykova O.G., Senior Researcher at the Laboratory of Landscape Ecology, Institute of steppe Ural Branch of Russian Academy of Sciences (o.k.81@list.ru).

УДК 581.4/581.5

ИЗУЧЕНИЕ ВЗАИМОСВЯЗИ МЕЖДУ СТЕПЕНЯМИ РАЗВИТИЯ МУЖСКОЙ И ЖЕНСКОЙ ГЕНЕРАТИВНЫХ СФЕР ЦВЕТКА *SPIRAEA SALICIFOLIA* L. (ROSACEAE) ИЗ ОКРЕСТНОСТЕЙ Г. ТОМСК

Н.Г. Широкова¹

Проведено исследование мужской и женской генеративных сфер цветка *Spiraea salicifolia* L. из окрестностей г. Томск. Результаты сопоставлены с данными, полученными ранее для *S. salicifolia* из ГБС РАН и Ботанического сада МГУ. Как и у этих образцов, у *S. salicifolia* из Томска практически не было обнаружено проявлений редукции женской генеративной сферы. В то же время у нее была выявлена тенденция к отрицательной зависимости между содержанием дефектной пыльцы в пыльнике и некоторыми показателями, характеризующими степень развития женской генеративной сферы. Это отличает ее от ранее изученных образцов, у которых отсутствовали корреляции между показателями, отражающими степень нарушений в мужской генеративной сфере, и характеристиками степени развития женских генеративных органов.

Ключевые слова: половой полиморфизм, *Spiraea salicifolia*, пыльца, пыльники, плодолистики.

Известно, что видам, для которых характерен половой полиморфизм, свойственно большое разнообразие его проявлений. Так, у разных популяций или рас одного вида (Кордюм, Глущенко, 1976; Sun et al., 1997) и даже в пределах одной его популяции (Старшова, 1996; Koelewijn, van Damme, 1996; Dufay et al., 2010) нередко наблюдаются различные варианты полового полиморфизма. Кроме того, в пределах одного варианта полиморфизма соотношение цветков или растений, относящихся к различным половым типам (мужскому, женскому, обоеполю), в определенной степени лабильно и связано с действием многих внешних и внутренних факторов (Кордюм, Глущенко, 1976; Демьянова, Пономарев, 1979; Верещагина, 1980; Abbott, Schmidt, 1985; Koelewijn, van Damme, 1996; Ashman, 1999; Caruso, Case, 2007; Alonso et al., 2007).

К числу факторов, определяющих разнообразие проявлений полового полиморфизма, относится связь между степенью развития мужской и женской генеративных сфер цветка. Показано, что у некоторых видов эта связь является обратной, например, нарушения развития женской генеративной сферы встречаются в цветках с нормально развитыми пыльниками и пыльцой (Юрцева, Фи-

лософова, 1969; Демьянова, 1990; Ashman, 2003). Такая связь отмечена даже у вида с обоеполыми цветками (*Campanula rapunculoides* L.) и проявляется в отрицательной зависимости между числом пыльцевых зерен в пыльнике и числом семян в завязи. (Vogler et al., 1999). Однако в ряде случаев между показателями, характеризующими степень развития мужской и женской функций цветка, напротив, наблюдается прямая связь (Демьянова, Клименко, 2011; Robertson et al., 1994).

Для характеристики степени развития мужской генеративной сферы цветка используются следующие показатели: число пыльцевых зерен на цветок, число фертильных пыльцевых зерен на цветок и длина тычиночных нитей. Развитие женской генеративной сферы характеризуется отношением числа завязавшихся плодов к числу цветков, числом семян на цветок (завязь), длиной столбика (стилодия), размером (длиной и шириной) завязи, размером и массой семени, числом проросших семян на цветок (Годин, Басаргин, 2007; Ashman, 1992; 2003; Atlan et al., 1992; Robertson et al., 1994; Klinkhamer, Van-de Veen-van Wijk, 1999; Vogler et al., 1999). Различия в значениях этих показателей могут быть обусловлены редукцией андроеца в пестичных цветках и гинецея в тычиночных. Так,

¹ Широкова Нина Глерьевна, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра биологической эволюции (ngs9346@gmail.com).

у *Potentilla bifurca* L., для которой характерен половой полиморфизм, размеры рыльца, стилодия и завязи в тычиночных цветках в два раза меньше, чем в пестичных (Годин, Басаргин, 2007).

В работах, посвященных половому полиморфизму, размеры элементов андрогинея и гинецея, а также их отдельных частей – тычиночных нитей, завязей, стилодиев (столбиков) и рылец – обычно измеряются однократно, без учета их возможных изменений с возрастом цветка. Однако их последовательное измерение в цветках разных возрастов позволило бы отличить проявления редукции этих элементов от изменений в размерах, вызванных временным замедлением роста.

Несмотря на то, что проблемы полового полиморфизма часто привлекают внимание исследователей, многие виды до сих пор остаются не исследованными в этом отношении. К их числу принадлежит большинство представителей рода *Spiraea*. Однако известно, что у *S. bella* Sims наряду с обоеполыми встречаются также раздельнополые – мужские и женские цветки (Шульгина, 1954). У *S. blumei* G. Don (наряду с популяцией, состоящей только из обоеполых растений) выявлена популяция, в которой некоторые растения имеют цветки, полностью лишённые пыльников, а пыльца цветков остальных растений отличается низкой жизнеспособностью (Sun et al., 1997). Это явление рассматривается исследователями (Хохлов, Зайцева, 1975; Stout, 1919) как признак редукции мужской генеративной сферы цветка и предпосылка к редукции андрогинея, типичной для ряда вариантов полового полиморфизма.

Была изучена (Широкова, 2015) мужская генеративная сфера у *S. salicifolia*, произрастающей в ГБС РАН (образец привезен из окрестностей г. Советская Гавань, Хабаровский край) и в Ботаническом саду МГУ (образец доставлен из окрестностей заповедника «Кедровая Падь», Приморский край). При этом у обоих изученных образцов были обнаружены проявления редукции мужской генеративной сферы цветка – повышенное содержание дефектной пыльцы в пыльнике и стерильные (т.е. частично или полностью лишённые пыльцы) пыльники. В то же время признаков редукции женской генеративной сферы ни у одного из образцов не наблюдалось (Широкова, 2016).

Для более полной характеристики разнообразия проявлений полового полиморфизма, в частности соотношения между степенями развития мужской и женской генеративных сфер цветка, необходимо исследование представителей других популяций *S. salicifolia*.

Цель настоящей работы состояла в совместном изучении мужской и женской сфер цветка *S. salicifolia*, произрастающего в окрестностях г. Томск, и сопоставление полученных результатов с данными исследований, проведенных ранее в ГБС РАН и Ботаническом саду МГУ.

Задачи работы

1. Выявление возможных признаков редукции женской генеративной сферы цветка *S. salicifolia* и их связи с нарушениями в мужской сфере. Редукция рассматривается как значительное уменьшение размеров частей плодолистика и семян (не менее чем вдвое по сравнению с максимальным из отмеченных значений), не обусловленное временным отставанием в росте и сохраняющееся до увядания цветка. Кроме того, к проявлениям редукции относится отсутствие семян в завязи или сокращение их числа до одной.

2. Оценка взаимосвязи между показателями, характеризующими состояние мужской и женской генеративных сфер цветка.

Материал и методика

Материал был собран в 2019 г. в сосновом (с примесью кедра) лесу, расположенном в окрестностях г. Томск. На пяти кустах были отмечены соцветия (по одному или два на каждом кусте), цветки которых собирали и фиксировали 70%-м спиртом в следующих возрастах: бутоны за сутки до распускания, только что распускившиеся цветки и цветки в возрасте пяти дней после распускания (по нашим наблюдениям, к этому сроку цветки обычно увядают). Размер выборки для каждого возраста составлял не менее 15 бутонов или цветков.

Для характеристики степени развития женской генеративной сферы использовали следующие показатели: длина стилодия; длина завязи; ширина завязи; ширина рыльца; число семян в завязи; длина семязачатка; ширина семязачатка. Длину стилодия, длину и ширину завязи, а также ширину рыльца измеряли у каждого плодолистика в цветке. В завязи каждого плодолистика подсчитывали число семян и определяли длину и ширину наиболее крупной и наиболее мелкой из них. Для каждого показателя определяли минимальное и максимальное значения, а также вычисляли среднее. В случае двукратного и более различия между минимальным и максимальным значениями считали возможным отставание в росте у некоторых элементов гинецея. Двукратное различие было принято

в качестве критического на основании данных В.Н. Година и Е.А. Басаргина (2007) о различиях между размерами рыльца, стилодия и завязи у тычиночных (с редуцированным гинецеем) и пестичных (с нормальным гинецеем и редуцированным андроцеем) цветков *Potentilla bifurca* L. В целях оценки постоянства указанного отставания сравнивали результаты, полученные для только что распустившихся цветков, с данными для бутонов за сутки до распускания и цветков на пятый день после распускания.

Степень нарушения в мужской генеративной сфере цветка характеризуют следующие показатели: процентное содержание дефектной пыльцы в пыльнике, общая доля дефектных пыльников в цветке и доля пыльников, полностью лишенных пыльцы. Качество пыльцы оценивали на препа-

ратах, окрашенных ацетокармином. Критерии выделения дефектной пыльцы (мелкой, дегенерирующей и полностью лишенной содержимого) описаны в ранее опубликованных работах (Широкова, 2015; Широкова, 2018). Кроме того, для каждого соцветия определяли число пыльцевых зерен в пыльнике. Пыльники, еще не успевшие вскрыться, извлекали из 10 бутонов или только что распустившихся цветков. Для статистической обработки данных использовали программы, входящие в пакет программ STATISTICA 6,0 для Windows.

Результаты и их обсуждение

Женская генеративная сфера. В табл. 1 приведены объединенные (по всем соцветиям) данные о показателях, характеризующих степень развития женской генеративной сферы цветка *S. salicifolia*

Т а б л и ц а 1

Показатели, характеризующие степень развития женской генеративной сферы цветка *Spiraea salicifolia* (средние данные по всем исследованным соцветиям)

Показатель		Бутоны	День цветения	
			1-й	5-й
LST, мм	M ± SE	1,35 ± 0,005	1,48 ± 0,005	1,59 ± 0,07
	lim	1,00–1,65	1,10–1,90	1,05–2,00
LO, мм	M ± SE	1,10 ± 0,006	1,28 ± 0,006	1,58 ± 0,01
	lim	0,85–1,45	0,90–1,70	1,15–1,20
DO, мм	M ± SE	0,53 ± 0,008	0,54 ± 0,002	0,59 ± 0,003
	lim	0,30–0,65	0,50–0,75	0,50–0,75
DS, мм	M ± SE	0,15 ± 0,0009	0,16 ± 0,001	0,21 ± 0,002
	lim	0,11–0,28	0,11–0,40	0,13–0,39
N	M ± SE	5,01 ± 0,04	5,34 ± 0,04	5,31 ± 0,05
	lim	0–8	2–9	0–7
LS _{min} , мм	M±SE	0,33 ± 0,003	0,37 ± 0,002	0,48 ± 0,004
	lim	0,20–0,48	0,18–0,48	0,20–0,62
LS _{max} , мм	M ± SE	0,41 ± 0,003	0,44 ± 0,002	0,57 ± 0,004
	lim	0,22–0,62	0,26–0,61	0,35–0,72
DS _{min} , мм	M±SE	0,11 ± 0,0003	0,11 ± 0,0003	0,12 ± 0,0006
	lim	0,09–0,13	0,09–0,13	0,09–0,15
DS _{max} , мм	M ± SE	0,12 ± 0,0005	0,12 ± 0,0005	0,13 ± 0,0005
	lim	0,11–0,15	0,11–0,15	0,11–0,15

О б о з н а ч е н и я: LST – длина стилодия; LO – длина завязи; DO – ширина завязи; DS – ширина рыльца; N – число семязачатков в завязи; LS_{min} – длина наиболее мелкой из семязачатков в завязи; LS_{max} – длина наиболее крупной из семязачатков в завязи; DS_{min} – ширина наиболее мелкой из семязачатков в завязи; DS_{max} – ширина наиболее крупной из семязачатков в завязи; M – среднее значение показателя; SE – ошибка среднего; lim – предельные значения.

Т а б л и ц а 2

Показатели, характеризующие степень нарушений в мужской генеративной сфере цветка *Spiraea salicifolia* (средние данные для каждого из исследованных соцветий)

Куст	Соцветие	BP	DA	SA
1	1	4,25	0,18	0
2	1	5,22	0	0
	2	5,79	0	0
3	1	7,67	2,27	0,66
4	1	0,79	0	0
5	1	0,22	0,78	0
	2	0,93	10,61	4,51

О б о з н а ч е н и я: BP – процентное содержание дефектных пыльцевых зерен в пыльнике; DA – доля дефектных пыльников в цветке; SA – доля полностью стерильных пыльников в цветке.

в трех возрастах: бутоне за сутки до распускания, только что распутившемся цветке (1-й день после распускания) и увядающем цветке (5-й день после распускания).

Длина стилодия (LST) и длина завязи (LO) варьируют в сравнительно небольших пределах. Минимальное и максимальное значения этих показателей как в только что распутившихся цветках и бутонх за день до распускания, так и в увядающих цветках обычно различаются менее чем в два раза (табл. 1). В то же время предельные значения ширины завязи (DO) в бутонх отличаются друг от друга более чем вдвое; однако уже в цветках 1-го дня после распускания они значительно увеличиваются, а интервал между ними сокращается (табл. 1). Таким образом, не выявлено случаев резкого и стабильного уменьшения значений этих трех показателей, что указывает на отсутствие редукции стилодиев и завязей – лишь у некоторых плодolistиков наблюдается временное замедление роста завязей в ширину.

Ширина рыльца (DS) варьирует в более широких границах: предельные значения в только что распутившихся цветках, бутонх за день до распускания и цветках на 5-й день после распускания различаются более чем в два раза. При этом минимальные значения этого показателя остаются почти неизменными в течение всего периода наблюдений (табл. 1). Вероятно, для рылец некоторых плодolistиков характерно стойкое отставание в росте, что может указывать на их редукцию. Это явление обнаружено только в цветках из соцветия 1 (куст 1); проследить его связь со степенью нарушений в мужской генеративной сфере не удалось.

Отсутствие семязпочек в завязи было отмечено всего в двух цветках. Связь этого отклонения от нормы со степенью нарушений мужской генеративной сферы также не была выявлена.

Длина самой мелкой (LS_{min}) и самой крупной (LS_{max}) семязпочек в завязи варьирует в достаточно широких пределах; в бутонх минимальные и максимальные значения обоих показателей различаются в два раза. Однако в цветках старших возрастов этот интервал сокращается и оба предельных значения увеличиваются (табл. 1). Таким образом, прекращения роста семязпочек, как правило, не происходит, а небольшая длина некоторых из них обусловлена, скорее всего, не редукцией, а относительно замедленным ростом.

Среди показателей, характеризующих степень развития женской генеративной сферы *S. salicifolia*, наиболее слабо варьирует ширина семязпочек – DS_{min} и DS_{max} (табл. 1).

Полученные результаты в основном совпадают с данными работы, проведенной ранее на образцах *S. salicifolia* из ГБС РАН и Ботанического сада МГУ, у которых также практически отсутствуют признаки редукции женской генеративной сферы цветка (Широкова, 2016).

Мужская генеративная сфера. В целом для исследованной *S. salicifolia* характерны слабые нарушения в мужской генеративной сфере. Так, среднее содержание дефектной пыльцы в пыльниках ни у одного соцветия не достигает критического значения – 11% (по данным П.Г. Куприянова и В.Г. Жолобовой (1975)). Полностью стерильные пыльники в цветках отсутствуют или встречаются редко; чаще стерильными оказываются небольшой

Т а б л и ц а 3

Значения коэффициентов корреляции между показателями, определяющими степень нарушений в мужской генеративной сфере, и показателями, характеризующими степень развития женской сферы

Показатели	О	1–1	2–1	2–2	3–1	4–1	5–1	5–2
BP–LST	–0,45	–0,61*	0,04	–0,27	–0,55	–0,21	–0,25	–0,23
BP–LO	–0,82*	–0,18	–0,12	–0,08	–0,26	–0,11	–0,53	–0,32
BP–DO	–0,86*	–0,18	–0,55	–0,29	–0,51	–0,11	–0,11	–0,47*
BP–DS	–0,62	–0,2	–0,63	–0,008	–0,26	–0,02	0,19	0,12
BP–N	–0,43	–0,02	–0,52	–0,33	–0,49	0,33	–0,26	0,23
BP–LS _{min}	–0,58	0,002	0,19	–0,07	–0,20	0,23	–0,33	–0,48*
BP–LS _{max}	–0,49	–0,22	0,20	–0,32	–0,20	–0,14	–0,47	–0,39
BP–DS _{min}	–	–	–	0,35	0,24	–0,37	–0,07	0,24
BP–DS _{max}	0,18	0,27	0,42	0,11	0,58	0,27	–0,29	0,04
DA–LST	–0,49	–0,39	–	–	0,34	–	–0,54	0,13
DA–LO	0,52	0,13	–	–	0,32	–	–0,45	–0,006
DA–DO	0,32	0,27	–	–	0,47	–	–0,51	0,22
DA–DS	0,27	–0,29	–	–	0,53	–	–0,60	–0,21
DA–N	0,63	0,26	–	–	–0,09	–	–0,37	–0,29
DA–LS _{min}	–0,26	0,28	–	–	–0,03	–	–0,53	0,25
DA–LS _{max}	–0,41	0,04	–	–	0,04	–	–0,57	0,08
DA–DS _{min}	–	–	–	–	0,59	–	–0,20	–0,16
DA–DS _{max}	0,50	–	–	–	0,26	–	–0,13	–0,10
SA–LST	–0,40	–	–	–	0,19	–	–	0,21
SA–LO	0,27	–	–	–	–0,06	–	–	0,08
SA–DO	0,20	–	–	–	0,52	–	–	0,21
SA–DS	0,16	–	–	–	0,20	–	–	–0,35
SA–N	0,53	–	–	–	–0,19	–	–	–0,19
SA–LS _{min}	–0,36	–	–	–	–0,32	–	–	0,24
SA–LS _{max}	–0,45	–	–	–	–0,25	–	–	0,15
SA–DS _{min}	–	–	–	–	0,29	–	–	–0,16
SA–DS _{max}	0,75	–	–	–	0,22	–	–	0,07

О б о з н а ч е н и я: О – объединенные данные по всем соцветиям; 1–1 – куст 1 (соцветие 1); 2–1 – куст 2 (соцветие 1); 2–2 – куст 2 (соцветие 2); 3–1 – куст 3 (соцветие 1); 4–1 – куст 4 (соцветие 1); 5–1 – куст 5 (соцветие 1); 5–2 – куст 5 (соцветие 2). Звездочкой (*) отмечены значения коэффициентов корреляции, достоверные при $p < 0,05$.

фрагмент пыльника или одна из его половин. В то же время между отдельными соцветиями существуют различия по степени выраженности нарушений. В частности, наибольшее содержание дефектной пыльцы отмечено у соцветия 1 (куст 3), а наименьшее – у соцветия 1 (куст 5). Наибольшее число стерильных пыльников выявлено у соцветия 2 (куст 5), а в цветках из соцветий 1 и 2 (куст 2) и соцветия 1 (куст 4) стерильные пыльники полностью отсутствуют (табл. 2).

Взаимосвязь между степенью развития мужской и женской генеративных сфер цветка была оценена у только что распустившихся цветков. В этих целях для объединенных (по всем соцветиям) данных, а также для каждого соцветия в отдельности были вычислены непараметрические коэффициенты корреляции Спирмена.

При анализе данных, объединенных по всем соцветиям, между содержанием дефектной пыльцы в пыльнике (ВР) и длиной завязи, а также ее шириной обнаружена достоверная (при $p < 0,05$) отрицательная корреляция. Значения обоих коэффициентов корреляции превышают 0,70, что указывает на тесную связь между показателями (Ивантер, Коросов, 1992). Коэффициенты корреляции между показателем ВР и длиной стилодия, шириной рыльца, числом семян, длиной и шириной самой крупной и самой мелкой из семян имеют меньший модуль и не являются достоверными при $p < 0,05$ (табл. 3).

В пределах отдельных соцветий достоверная отрицательная корреляция отмечена лишь в соцветии 1 (куст 1) между показателем ВР и длиной стилодия, и в соцветии 2 (куст 5) между ВР и шириной завязи, а также длиной наименьшей из семян (табл. 3).

Два других показателя, характеризующие степень нарушений в мужской генеративной сфере (DA – общая доля дефектных пыльников в цветке, SA – доля пыльников, полностью лишенных пыльцы), не связаны четкой зависимостью (отрицательной или положительной) с показателями, определяющими степень развития женской сферы (табл. 3).

Таким образом, у изученной *Spiraea salicifolia* выявлена отрицательная зависимость между одним из показателей, определяющих степень нарушений в мужской генеративной сфере цветка (содержанием дефектной пыльцы в пыльнике), и некоторыми характеристиками степени развития женской сферы. К числу таких характеристик относятся длина и ширина завязи, а в отдельных

соцветиях – длина стилодия и длина наименьшей из семян. Этот результат не совпадает с данными, полученными ранее при изучении образцов *S. salicifolia*, произрастающих в ГБС РАН и Ботаническом саду МГУ. Действительно, у этих образцов не было обнаружено прямой или обратной зависимости между степенью развития мужской и женской генеративных сфер цветка (Широкова, 2016).

В целях получения оценки связи между числом пыльцевых зерен в пыльнике и средним (для цветка) числом семян в завязи плодолистика для каждого исследованного соцветия были вычислены непараметрические коэффициенты корреляции Спирмена. Полученные значения варьировали в интервале от -0,37 до +0,42 и при уровнях значимости, не превышающих 0,05, достоверно не отличались от 0; это указывает на отсутствие линейной зависимости между изучаемыми показателями.

Выводы

1. У *Spiraea salicifolia* из окрестностей г. Томск не обнаружено проявлений редукции женской генеративной сферы цветка. Немногочисленные исключения не связаны со степенью нарушений в мужской генеративной сфере. Этот результат совпадает с данными исследования, проведенного ранее на образцах *S. salicifolia* из ГБС РАН и Ботанического сада МГУ.

2. У исследованной *S. salicifolia* выявлена тенденция к отрицательной зависимости между содержанием дефектной пыльцы в пыльнике и некоторыми показателями, характеризующими степень развития женской генеративной сферы – длиной и шириной завязи, а в отдельных соцветиях – длиной стилодия и длиной наиболее мелкой из семян. Это отличает ее от ранее изученных образцов *S. salicifolia*, у которых не наблюдалось зависимости между степенью нарушений в мужской сфере и степенью развития женской сферы цветка.

3. Общее число пыльцевых зерен в пыльнике и число семян в завязи у изученной *S. salicifolia* не связаны линейной (прямой или обратной) зависимостью.

Автор выражает искреннюю признательность профессору Александру Леоновичу Эбелю, Алексею Сергеевичу Прокопьеву, Татьяне Николаевне Катаевой и Данилу Барашкову за активную помощь, оказанную ими во время полевых исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Верещагина В.А. Гинодияция, клейстогамия и гетеростилия у покрытосеменных (морфологические и эмбриологические аспекты). Дис. ... докт. биол. наук. Пермь, 1980. 224 с. [Vereshchagina V.A. Ginodietisiya, kleistogamiya i heterostiliya u pokrytosemennykh (morfolozhicheskie i embriologicheskie aspekty). Diss. na soiskanie uch. st. doktora biol. nauk. Perm', 1980. 224 s.].
- Годин В.Н., Басаргин Е.А. Морфология цветков *Potentilla bifurca* (Rosaceae) в связи с половой дифференциацией. // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 10. С. 1508–1515 [Godin V.N., Basargin E.A. Morfologiya tsvetkov *Potentilla bifurca* (Rosaceae) v svyazi s polovoi differentsiatsiei. // Bot. zhur. 2007. T. 92. N 10. S. 1508–1515].
- Демьянова Е.И. Половой полиморфизм цветковых растений. Дис. ... докт. биол. наук. Пермь, 1990. 347 с. [Dem'yanova E.I. Polovoi polimorfizm tsvetkovykh rastenii. Dis. ... dokt. biol. nauk. Perm', 1990. 347 s.].
- Демьянова Е.И., Клименко Е.В. О половом полиморфизме *Filipendula vulgaris* и *F. ulmaria* (Rosaceae) в Приуралье. // Вестн. Пермского ун-та. Биол. 2011. Вып. 1. С. 4–13 [Dem'yanova E.I., Klimenko E.V. O polovom polimorfizme *Filipendula vulgaris* i *F. ulmaria* (Rosaceae) v Priural'e. // Vestn. Permskogo un-ta. Biol. 2011. Vyp. 1. S. 4–13].
- Демьянова Е.И., Пономарев А.Н. Половая структура природных популяций гинодиячных и двудомных растений лесостепи Урала // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 7. С. 1017–1024 [Dem'yanova E.I., Ponomarev A.N. Polovaya struktura prirodnykh populyatsii ginodietichnykh i dvudomnykh rastenii lesostepi Urals // Bot. zhurn. 1979. T. 64. № 7. S. 1017–1024].
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Основы биометрии. Петрозаводск, 1992. 164 с. [Ivanter E.V., Korosov A.V. Osnovy biometrii. Petrozavodsk, 1992. 164 s.].
- Кордюм Е.Л., Глущенко Г.И. Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев, 1976. 200 с. [Kordyum E.L., Glushchenko G.I. Tsitoembriologicheskie aspekty problemy pola pokrytosemennykh. Kiev, 1976. 200 s.].
- 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].
- Старшова Н.П. Частичная андростерильность популяций некоторых представителей семейства Caryophyllaceae. // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 1, с. 64–74 [Starshova N.P. Chastichnaya androsteril'nost' populyatsii nekotorykh predstavitelei semeistva Caryophyllaceae // Bot. zhurn. 1996. T. 81. № 1. S. 64–74].
- Хохлов С.С., Зайцева М.И. Исследование гинодияции 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 ginodietisii i vozmozhnosti apomiksisa u nekotorykh vidov semeistva gubotsvetnykh. // 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. // Бюл. 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. Совместное изучение состояния мужской и женской генеративных сфер в цветках *Spiraea salicifolia* L. (Rosaceae; Spiraeoideae) в связи с проявлениями полового полиморфизма. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2016. Т. 121. Вып. 4. С. 66–73 [Shirokova N.G. Sovmestnoe izuchenie sostoyaniya muzhskoi i zhenskoi generativnykh sfer v tsvetkakh *Spiraea salicifolia* L. (Rosaceae; Spiraeoideae) v svyazi s proyavleniyami polovogo polimorfizma // Byul. MOIP. Otd. biol. 2016. T. 121. Vyp. 4. S. 66–73].
- 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 polimorfizma u *Spiraea salicifolia* L. (Spiraeoideae; Rosaceae) v prirodnykh mestoobitaniyakh g. Tomsk i ego okrestnostei. Byull. 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].
- Юрцева Н.С., Философова Т.П. Особенности проявления пестичной стерильности в цветках садовой земляники // С.-х. биология. 1969. Т. IV. № 5. С. 745–752 [Yurtseva N.S., Filosofova T.P. Osobennosti proyavleniya pestichnoi steril'nosti v tsvetkakh sadovoi zemlyaniki // S.-kh. biologiya. 1969. T. IV. № 5. S. 745–752].
- Abbott P.J., Schmidt J. Effects of environment on percentage female ray florets per capitulum and outcrossing potential in a self-compatible composite (*Senecio vulgaris* L., var. *hibernicus* Syme) // New Phytologist. 1985. Vol. 101. N 1. P. 219–229.
- Alonso C., Mutikainen P., Herrera C.M. Ecological context of breeding system variation: sex, size and pollination in a (predominantly) gynodioecious shrub // Ann. Bot. 2007. Vol. 100. P. 1547–1566.
- 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. 648–661.
- Ashman T.L. Constraints on the evolution of males and sexual dimorphism: field estimates of genetic architecture of reproductive traits in three populations of gynodioecious *Fragaria virginiana* // Evolution. 2003. Vol. 57. N 9. P. 2012–2025.

- Atlan A., Gouyon P.H., Fournial T., Pomente D., Couvet D. Sex allocation in a hermaphrodite plant: the case of gynodioecy in *Thymus vulgaris* L. // J. Evol. Biol. 1992. Vol. 5. P. 189–203.
- Caruso C.M., Case A.L. Sex ratio variation in gynodioecious *Lobelia syphilitica*: effects of population size and geographic location // J. Evol. Biol. 2007. Vol. 20. N 4. P. 1396–1405.
- 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.
- Klinkhamer P.G.L., Van-de Veen-van-Wijk C.A.M. Genetic variation in floral traits of *Echium vulgare* // Oikos. 1999. Vol. 85. N 3. P. 515–522.
- Koelewijn H.P., van Damme J.M.M. Gender variation, partial male sterility and labile sex expression in gynodioecious *Plantago coronopus* // New Phytologist, 1996. Vol. 132. N 1. P. 67–76.
- Robertson A.W., Diaz A., McNair M.R. The quantitative genetics of floral characteristics in *Mimulus guttatus* // Heredity. 1994. Vol. 72. P. 300–311.
- 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.
- Vogler D.W., Peretz S., Stephenson A.G. Floral plasticity in an iteroparous plant: the interactive effects of genotype, environment, and ontogeny in *Campanula rapunculoides* (Campanulaceae) // Am. J. Bot. 1999. Vol. 86. N 4. P. 482–494.

Поступила в редакцию / Received 12.10.2020

Принята к публикации / Accepted 15.02.2021

STUDY OF THE CONNECTION BETWEEN THE DEGREES OF DEVELOPMENT OF MALE AND FEMALE GENERATIVE SPHERES IN THE FLOWER OF *SPIRAEA SALICIFOLIA* L. (ROSACEAE) FROM THE SUBURBS OF THE CITY OF TOMSK

N.G. Shirokova¹

A combined investigation of male and female generative spheres of the flower was carried out on *Spiraea salicifolia* L. from the suburbs of the city of Tomsk. The results were compared with the data earlier obtained for *S. salicifolia* from MBG RAS and the Botanical Garden of MSU. As these specimens, *S. salicifolia* from Tomsk was found practically not to have the manifestations of the female generative sphere reduction. However, it was learned to have a tendency of a negative correlation between the content of the defected pollen in an anther and some of the characteristics of the degree of the female sphere development. This marks a difference between it and the previously studied specimens which were shown to lack any correlations between the degree of the male generative sphere destruction and the extent of development of the female generative organs.

Key words: sexual polymorphism, *Spiraea salicifolia*, pollen, anthers, carpels.

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

УДК 599.735.5

ПИТАНИЕ САЙГАКА (*SAIGA TATARICA*) В СТЕПИ ДОЛИНЫ ЗАПАДНОГО МАНЫЧА

В.В. Джапова¹, О.Г. Бембеева², Р.Р. Джапова³, Е.Ч. Аюшева⁴

При разведении редких видов травоядных животных в питомниках важнейшим индикатором в оценке качества среды их обитания служит оценка соответствия пищевых предпочтений и состава растительных сообществ. Анализ качества среды обитания *Saiga tatarica* L. в полувольных условиях степной зоны позволит оценить имеющуюся кормовую базу на соответствие потребностям животных и перспективы разведения этого редкого вида в питомниках степной зоны. Материалы о составе кормовых растений в питании сайгаков получены в 2018–2019 гг. в охранной зоне заповедника «Ростовский», в долине р. Западный Маныч. Данные по сезонной динамике кормовых растений в рационе сайгаков получены методом микростологического кутикулярного анализа экскрементов. Рацион животных оценивали по соотношению кормовых групп растений – злаков и разнотравья, а также по доле участия отдельных видов. В рационе сайгаков, содержащихся в вольере на территории степной зоны, в весенний и осенний сезоны выявили 41 вид растений из 88 видов, зарегистрированных на этом пастбище. Основными кормовыми растениями в питании сайгаков являются виды разнотравья, доля которых в рассматриваемые сезоны составила 56,1–84,4%. В ограниченных условиях выпаса виды растений, предпочитаемые сайгаками, исчезают из травостоя вследствие их активного потребления животными, поэтому сайгаки вынуждены питаться растениями, сохранившимися на пастбище.

Ключевые слова: состав рациона *Saiga tatarica*, микростологический кутикулярный анализ экскрементов, степная зона.

Сайгак (*Saiga tatarica* L., 1766) занесен в список редких и исчезающих объектов животного мира Республики Калмыкия в 2015 г. (О внесении изменения..., 2015). Новый список Красной книги Российской Федерации, в который включен сайгак, утвержден в апреле 2020 г. (Об утверждении..., 2020). На территории Республики Калмыкия в последние годы численность популяции сайгака постепенно возрастает (Богун, 2019), но пока еще остается значительно ниже потенциальной. Разведением сайгака занимались в «Центре диких животных Республики Калмыкия», но в 2014 г. по невыясненным причинам погибли все животные, обитавшие в этом питомнике. В 2015 г. в вольер площадью 63 га на территории охранной зоны заповедника «Ростовский» поместили 11 сайгаков первого и второго года жизни, родившихся в питомнике Ассоциации «Живая природа степи» (Миноран-

ский, 2014). К 2018 г. число животных возросло вдвое. При разведении и сохранении редких видов в новых для них условиях важнейшим индикатором определения качества среды их обитания служит оценка соответствия пищевых предпочтений и состава растительных сообществ. Работы по оценке питания сайгака с использованием метода микростологического кутикулярного анализа экскрементов проводили на территории пустынной зоны в естественной среде их обитания (Абатуров и др., 2008; Абатуров, Джапова, 2015; Абатуров и др., 2005; Ларионов, 2008; Ларионов и др., 2008).

Цель исследования заключалась в изучении рациона питания сайгаков в условиях вольера в степной зоне. Анализ качества среды обитания сайгака в полувольных условиях степной зоны, включающий определение количества и качества кормовых растений на пастбище, а

¹ Джапова Вита Валентиновна – доцент кафедры ветеринарии Калмыцкого государственного университета им. Б.Б. Городовикова, канд. биол. наук (dzharova@list.ru); ² Бембеева Ольга Геннадиевна – ст. науч. сотр. отдела экологических исследований БНУ РК «Институт комплексных исследований аридных территорий», канд. биол. наук (bembeeve_og@mail.ru); ³ Джапова Раиса Романовна – профессор кафедры ботаники, зоологии и экологии Калмыцкого государственного университета им. Б.Б. Городовикова, докт. биол. наук (djarova04@mail.ru); ⁴ Аюшева Елена Чопаевна – доцент кафедры ботаники, зоологии и экологии Калмыцкого государственного университета им. Б.Б. Городовикова, канд. биол. наук (ayushevae@mail.ru).

также избирательность питания животных в разные сезоны, позволят оценить соответствие имеющейся кормовой базы потребностям животных и перспективы разведения этого редкого вида в питомниках степной зоны.

Материалы и методы

Материалы о составе кормовых растений, их сезонной динамике в питании сайгака получили в первой декаде октября 2018 г. и первой декаде мая 2019 г. на территории охранной зоны заповедника «Ростовский», расположенном в дерновиннозлаковой степи долины р. Западный Маныч (46°24' с.ш., 42°37' в.д.). Растительность описывали стандартным методом на площади размером не менее 100 м². Учеты надземной фитомассы пастбища выполняли на укосных площадках размером 0,25 м² в четырехкратной повторности для каждого фитоценоза. Для оценки величин надземной фитомассы сделали 40 укосов (по 20 укосов осенью и весной для каждого из пяти фитоценозов, составляющих растительный комплекс пастбища). Укосы разбирали по видам, высушили в сушильных шкафах при температуре 90 °С до постоянного веса и взвесили. На основании полученных данных определили долю (%) разных видов в создании надземной фитомассы пастбища. Среднюю надземную массу пастбища для сайгаков определяли с учетом доли надземной массы каждого фитоценоза, входящего в состав растительного комплекса (Понятовская, 1964). Латинские названия видов растений приведены по С.К. Черепанову (1995).

Для определения видового состава потребляемых животными растений применяли микрогистологический кутикулярный анализ экскрементов (Розенфельд, Ларионов, 2006, Pekka, 1980, Stewart, 1967). Свежий помёт сайгаков собирали одновременно с описаниями растительности и взятием укосов. Из образцов помёта готовили препараты; фотографии фрагментов кутикулы получали, используя микроскоп «Nikon Eclipse E 200» с 500-кратным увеличением. Видовую идентификацию ботанических фрагментов из экскрементов выполняли, используя созданную нами электронную базу фотографий кутикулы видов растений, встречающихся в вольере, а также Атлас эталонной структуры кутикулы ... (Джапова и др., 2019). Идентифицировали 317 фрагментов кутикулы из трех образцов помёта сайгаков в осенний сезон и 305 фрагментов из трех образцов в весенний сезон, в каждом об-

разце идентифицировали не менее 100 фрагментов. В случае сомнения в принадлежности фрагмента кутикулы из помёта к определенному виду растения указывали оба родственных вида, например *Stipa capillata* L. и *S. Lessingiana* Trin. & Rupr. Некоторые фрагменты из помёта не были определены до видовых таксонов, но сомнения в том, что они относятся к одной из кормовых групп (разнотравью или злакам), отсутствовали, так как структуры кутикулы злаков и разнотравья хорошо различаются.

Соотношение видов растений в рационе оценивали по частоте встречаемости фрагментов кутикулы разных видов после их идентификации. При анализе показателей питания рассматривали две группы кормовых растений – злаки и разнотравье. В группу злаки включали виды семейства Мятликовые (Poaceae) и *Carex stenophylla* Wahlenb. – единственный вид осоки, встречающийся на территории пастбища. К группе разнотравья были отнесены остальные виды. Такое деление на кормовые группы позволяет сравнить полученные данные с материалами других исследователей. Зарубежные авторы используют в этом случае термины “Grasses” и “Forbs” (Holechek, 1984) или “Grass” и “Browse” (The ecology..., 2008). Статистическую обработку материалов выполнили стандартными методами с помощью программы Excel Windows 2010.

Результаты и обсуждение

Растительность. Растительность пастбища для сайгаков представлена комплексом из пяти компонентов: житнякового (*Agropyron desertorum* (Fisch.ex Link) Schult.), кострцевого (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub) и однолетникового (весной доминируют *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl, *Sisymbrium loeselii* L., осенью – *Atriplex aucheri* Moq, *A. tatarica* L., *Bassia sedoides* (Pall.) Aschers.) фитоценозов на каштановых почвах; полынно-злакового (*Festuca valesiaca* Gaudin, *Agropyron pectinatum* (Bieb.) P. Beauv., *Artemisia austriaca* Jacq.) и луковично-мятликово-полынного (*A.austriaca* Jacq., *Poa bulbosa* L.) на лугово-каштановых почвах. Соотношение компонентов растительного комплекса было следующим: житняковый фитоценоз – 40%, кострцевый – 10%, однолетниковый – 20%, полынно-злаковый – 20%, луковично-мятликово-полынный – 10%. На незначительной площади в прибрежной зоне небольшой речки, протекающей по территории пастбища, распро-

странены узкие полосы (шириной менее 1 м) луговой растительности с участием *Artemisia santonica* L., *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv., *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. и *Salicornia europaea* L.

На пастбище для сайгаков мы зарегистрировали 88 видов растений. В состав укосов вошли 62 вида. Средняя надземная фитомасса пастбища, рассчитанная по данным 20 укосов в каждый сезон, с учетом доли каждого из пяти фитоценозов в сложении комплексного растительного покрова осенью 2018 г. составила $205,3 \pm 4,1$ г/м², а весной 2019 г. – $162,4 \pm 2,8$ г/м². Долю видов растений в составе надземной фитомассы пастбища и в рационе животных рассчитали в процентах (таблица).

В осенний сезон доля злаков в создании надземной массы пастбища составила 41,2%, разнотравья – 58,8%, а весной доля злаков была почти вдвое выше, чем осенью – 77,6%.

Различное соотношение злаков и разнотравья в создании надземной фитомассы пастбища в разные сезоны обусловлено особенностями биологии развития доминирующих видов. Так, *Agropyron desertorum*, на долю которого приходится половина надземной фитомассы пастбища в весенний сезон, активно развивается с наступлением весны и в начале лета достигает максимальной надземной массы, а летне-осенние однолетники – *Atriplex aucheri* и *A. tatarica*, на долю которых в осенний сезон приходится 40% надземной фитомассы, достигают максимального развития в сентябре – октябре. *A. desertorum* и виды рода *Atriplex* играют ключевую роль в изменении соотношения злаков и разнотравья в надземной фитомассе пастбища для сайгаков в разные сезоны.

В состав видов, формирующих надземную фитомассу пастбища не вошли *Artemisia santonica*, *Petrosimonia oppositifolia*, *Puccinellia distans*, *Salicornia europaea*, произрастающие в прибрежной части небольшой речки на площади, занимающей менее 5% от всей территории пастбища. Не вошли в укосы редко встречающиеся на территории виды, такие как *Tulipa biebersteiniana*, *Kochia prostrata*, *Limonium gmelinii* и *Rumex confertus*.

Рацион сайгаков. В рационе сайгаков, содержащихся в вольере на территории степной зоны, в весенний и осенний сезоны выявили 41 вид растений, при этом в весеннем рационе отмечены 36 видов, а в осеннем – 27 (таблица).

Основными кормовыми растениями в питании сайгаков являются виды разнотравья, доля которых в рассматриваемые сезоны составила

56,1–84,4%. Особенно значительна доля разнотравья в осеннем рационе сайгаков – 84,4%. Треть рациона разнотравья – виды рода *Artemisia* (*A. austriaca*, *A. lerchiana* Web., *A. santonica*). Значительную долю (около 30%) составляют виды семейства *Chenopodiaceae*: *Atriplex aucheri*, *A. tatarica*, *Petrosimonia oppositifolia*, *Bassia sedoides*, *Salicornia europaea*. Среди видов семейства *Fabaceae* сайгаки предпочитали *Medicago romanica* Prodan, доля вида в рационе 2,5%. Доля злаков (9 видов растений семейства *Poaceae*) составила всего 15,6%. Из злаков в этот период сайгаки потребляли молодые побеги вторичной вегетации *Poa bulbosa* (доля в рационе 7,5%), *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub (доля в рационе 3,0%) и *A. desertorum* (доля в рационе 0,6%) и др.

В весенний сезон рацион сайгаков стал на 30% разнообразнее, суммарная доля видов разнотравья несколько снизилась по сравнению с осенним рационом, а доля злаков и единственного вида сухопутной степной осоки *Carex stenophylla* в рационе возросла почти в 3 раза (до 43,9%) в сравнении с осенью. Из 13 видов злаковых растений, входящих в весенний рацион, преобладали *Poa bulbosa*, *Bromopsis inermis*, *Agropyron desertorum* и *Festuca valesiaca*. В весеннем рационе сайгаков выявлены 25 видов растений из разнотравья, среди которых отмечен *Bassia sedoides*. Виды родов *Achillea*, *Artemisia* и *Galium* составили треть рациона животных.

Таким образом, весенний и осенний рационы сайгаков в степной зоне существенно различаются по соотношению двух основных групп кормовых растений – злаков и разнотравья. В весенний сезон доля злаков в рационе животных составила 43,9%, а в осенний – 15,6%. Злаки для сайгаков – трудно переваримый корм (Абатуров, 1999, Абатуров, 2005), однако питательная ценность растений зависит, в первую очередь, от соотношения в них протеина и клетчатки (Ларин, 1975). Например, у *Poa bulbosa* содержание протеина в фазу кущения составляет 17,7% от массы сухого вещества, а в период плодоношения снижается до 6,3%; у *Elytrigia repens* (L.) Nevski содержание сырого протеина в фазе кущения вдвое выше, чем в фазе плодоношения (Бакинова, 2002). Сайгаки потребляют злаковые растения весной, а также осенью в фазу их вторичной вегетации, когда злаки представляют собой нежный питательный корм с высоким содержанием белка и низким содержанием клетчатки. Об этом свидетельствуют также наблюдения за пастбой ручных сайгаков

Доля видов (%) в создании надземной фитомассы пастбища и состав рациона *Saiga tatarica* в разные сезоны

Виды и кормовые группы растений	Май 2019 г.		Октябрь 2018 г.	
	Рацион, % M±m	Надземная масса, % M±m	Рацион, % M±m	Надземная масса, % M±m
<i>Poa bulbosa</i>	9,8±2,0	9,0±4,6	7,5±3,1	5,3±1,3
<i>Anisantha tectorum</i>	0,7±0,9	0,5±1,3	0	0
<i>Festuca valesiaca</i>	6,8±4,3	5,4±4,6	0,2±0,3	1,1±0,9
<i>Koeleria cristata</i>	1,9±1,7	0	0,6±0,7	0,2±0,5
<i>Eremopyrum orientale</i>	4,1±1,2	0	0	0
<i>Puccinellia distans</i>	1,1±0,8	нет данных*	0	0
<i>Agropyron pectinatum</i>	0,7±0,4	0,4±2,6	0	0,5±0,7
<i>A. desertorum</i>	8,2±5,1	50,0±4,3	0,6±0,7	24,8±1,5
<i>Elytrigia repens</i>	2,3±1,6	2,0±1,0	1,0±0,6	2,0±1,5
<i>Stipa lessingiana</i> , <i>S. capillata</i>	0,4±0,4	0,2±0,8	0,2±0,3	3,9±1,6
<i>Bromopsis inermis</i>	9,8±3,8	9,8±3,8	3,0±0,5	3,1±1,5
<i>Bromus japonicus</i>	1,1±0,8	0,1±0,3	0,5±0,6	0,1±0,1
Неопределенные фрагменты злаков	0	0	2,1±0,5	0
<i>Carex stenophylla</i>	1,4±1,2	0,2±1,6	0	0,1±0,2
Всего злаков и осок	43,9 ±10,3	77,6±5,6	15,6±3,1	41,2±3,1
<i>Tulipa biebersteiniana</i>	0,4±0,4	0	0	0
<i>Artemisia austriaca</i>	3,9±2,4	7,5±6,7	23,7±8,7	12,6±3,7
<i>A. lerchiana</i>	4,2±3,6	0,1±0,9	4,6±1,4	0
<i>A. santonica</i>	0	0	6,0±5,7	нет данных
<i>Centaurea diffusa</i>	0,8±0,9	0	0	0
<i>Galatella villosa</i>	0	0,1±0,5	0	0
<i>Matricaria recutita</i>	0	0,1±0,2	0	0
<i>Achillea millefolium</i> , <i>A. micrantha</i>	6,5±8,0	0,6±2,2	3,6±3,4	0,6±1,3
<i>Carduus acanthoides</i>	3,1±3,8	0	0,6±0,7	0
<i>Tanacetum millefolium</i>	0,7±0,9	0	0,5±0,6	0
<i>Cardaria draba</i>	3,7±3,5	1,3±2,6	0	0
<i>Falcaria vulgaris</i>	0	1,2±2,1	0	0
<i>Bassia sedoides</i>	7,0±5,8	0,5±1,4	4,5±3,0	1,5±1,4
<i>Kochia prostrata</i>	3,1±3,8	0	1,1±1,4	0
<i>Atriplex aucheri</i> , <i>A. tatarica</i>	0,4±0,4	0,3±0,6	14,3±4,7	40,2±2,7

Окончание таблицы

Виды и кормовые группы растений	Май 2019 г.		Октябрь 2018 г.	
	Рацион, % M±m	Надземная масса, % M±m	Рацион, % M±m	Надземная масса, % M±m
<i>Salicornia europaea</i>	0	0	3,5±3,1	нет данных
<i>Ceratocarpus arenarius</i>	0,8±0,9	0,7±2,6	4,1±2,7	1,8±0,9
<i>Petrosimonia oppositifolia</i>	0	0	11,2±6,1	нет данных
<i>Descurainia sophia</i>	2,8±2,8	0,5±1,4	0,6±0,7	0
<i>Lepidium perfoliatum</i>	1,2±1,5	2,5±3,3	0,2±0,3	0
<i>Sisymbrium loeselii</i>	0	0,1±0,2	0	0
<i>Chorispota tenella</i>	0	0	0,2±0,3	0
<i>Erophila verna</i>	0	0,6±0,3	0,0	0
<i>Alyssum desertorum</i>	2,0±1,3	0	0,5±0,6	0
<i>Medicago romanica</i> , <i>M. falcata</i>	1,1±1,3	0,4±0,2	2,5±1,6	0
<i>Vicia cracca</i>	0	1,6±1,0	0	0
<i>Trigonella orthoceras</i>	1,2±1,5	0,4±0,6	0,0	0
<i>Polygonum aviculare</i> , <i>P. patulum</i>	0,7±0,9	0	0	0,5±0,4
<i>Limonium gmelinii</i>	0,6±0,7	0	0	0
<i>Potentilla bifurca</i>	0	0	0	0,1±0,1
<i>Lamium amplexicaule</i>	0	0,04±0,1	0	0
<i>Holosteum umbellatum</i>	0	0,5±0,5	0	0
<i>Myosotis micrantha</i>	0	0,5±0,6	0	0
<i>Consolida regalis</i>	0	0,0	0	0,02±0,2
<i>Galium verum</i>	5,1±3,5	1,6±0,6	0	0,4±1,0
<i>Phlomis pungens</i> , <i>Phlomoides tuberosa</i>	0,4±0,4	0,3±1,4	0	0,2±0,2
<i>Convolvulus arvensis</i>	0	0,1±0,3	0	0,1±0,3
<i>Salvia stepposa</i>	3,6±4,4	0,5±0,9	0,6±0,7	0,7±0,7
<i>Prangos odontalgica</i>	0,6±0,7	0,2±0,4	0,5±0,6	0
<i>Rumex confertus</i>	2,3±2,8	0	0	0
<i>Lappula patula</i>	0	0,02±0,1	0	0
<i>Veronica verna</i>	0	0,04±0,1	0	0
<i>Verbascum phoeniceum</i>	0	0,05±0,2	0	0
Неопределенные фрагменты разнотравья	0	0	1,4±1,3	0
Всего разнотравья	56,1±8,7	22,4±2,7	84,4±9,3	58,8± 4,6

Примечание: М – среднее арифметическое, m – ошибка среднего арифметического; * – отсутствуют данные для видов, произрастающих в узкой прибрежной зоне небольшой речки на территории пастбища.

Б.Д. Абатурова (2005), отметившего, что животные скусывали наиболее питательные, легкоусвояемые части растений.

А.Н. Формозов (1966) отметил, что степные копытные в каждом районе обитания используют относительно ограниченный набор кормов. Часто животными поедаются только наиболее сочные или нежные части десяти–двадцати предпочитаемых ими видов растений.

Питаться ограниченным набором растений, исходя из собственных вкусовых предпочтений, могут вольно пасущиеся сайгаки, которые имеют возможность выбора кормовых растений на неограниченной территории. Животные, находящиеся на ограниченной площади, лишены такой возможности.

На Джаныбекском стационаре, расположенном в Северном Прикаспии на границе России и Казахстана (Волгоградская и Западно-Казахстанская области), ранней весной сайгаки потребляли всходы видов рода *Tulipa*, в летнее время – *Kochia prostrata*, *Galatella villosa* и *Medicago romanica*, а поздней осенью и зимой – зеленые листья *Artemisia austriaca* и *Poa bulbosa* (Абатуров и др., 1998, Абатуров, 1999). В вольере для сайгаков в степной зоне долины Западного Маныча *Tulipa biebersteiniana* Schult. & Schult. fil. не вошел в укусы (в описании отмечен как вид, встречающийся единично), хотя в рационе животных отмечен. *Kochia prostrata* встречается за изгородью, на смежной с вольером территории, а в вольере отсутствует. Вероятно, эти два вида практически исчезли из травостоя в вольере вследствие их активного потребления сайгаками.

Мы сравнили весенний рацион сайгаков, обитающих в разных природных зонах и в различных условиях свободы (вольно пасущихся в пустынной зоне и обитающих в вольере в степной зоне). Доля злаков в рационе вольно пасущихся сайгаков в пустынной зоне на Черных землях Калмыкии составила в 2006 г. 30,0%, доля *Carex stenophylla* – 41,6% (Ларионов, 2008). Высокая доля *C. stenophylla* в майском рационе животных на территории Черных земель обеспечивается широким распространением этого вида в пустынной зоне. В майском рационе сайгаков, обитающих в пустынной зоне на Черных землях Калмыкии, разнотравье представлено пятью видами (Ларионов, 2008), а в рационе животных, содержащихся в вольере на территории степной зоны, присутствуют 25 видов.

Доля злаков и осок в весеннем рационе сайгаков, обитающих на пастбище в степной зоне, по данным предыдущих учетов в 2015–2016 гг. (Абатуров и др., 2019), составила 38%. За три года соотношение основных кормовых групп растений в весеннем рационе животных изменилось незначительно: на 11% возросла доля злаков и так же снизилась (на 11%) доля разнотравья. Заслуживает внимания разница в видах, составляющих рацион разнотравья. Во второй декаде апреля 2016 г. четверть рациона сайгаков составила *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl, а в первой декаде мая 2019 г. в рационе преобладали *Bassia sedoides*, *Achillea millefolium* L. и *A. micrantha* Willd. По данным геоботанических описаний, во второй декаде апреля 2016 г. *D. sophia* только начинала отращивать, а в мае 2019 г. она уже цвела. Разница в наблюдениях сроком в 3 недели позволила выявить динамику в рационе сайгаков: животные в апреле потребляли отрастающие листья *D. sophia*, а затем переключились на виды разнотравья, которые начали вегетировать в мае.

Заключение

В рационе сайгаков, обитающих в вольере на территории степной зоны, преобладают виды разнотравья. Весенний и осенний рационы сайгаков существенно различаются соотношением двух основных групп кормовых растений – злаков и разнотравья. Доля злаков в весеннем рационе животных составляет 42,5%, а в осеннем – 15,6%. Животные потребляют злаковые растения весной, а также осенью в фазу их вторичной вегетации, когда отрастающие злаки представляют собой нежный питательный корм с высоким содержанием белка и низким содержанием клетчатки.

Ассортимент видов разнотравья в рационе сайгаков, обитающих в степной зоне, значительно шире рациона животных в пустынной зоне, что обусловлено не только более высоким видовым разнообразием растительности степной зоны. При содержании на ограниченной территории сайгаки вынуждены расширять и изменять рацион, так как из травостоя пастбища исчезают активно потребляемые ими виды, например *Kochia prostrata*. Последующие учеты и наблюдения за состоянием растительности и рационом сайгаков, обитающих в вольере, позволяют выявить дальнейшую динамику этих показателей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Абатуров Б.Д., Ларионов К.О., Джапова Р.Р., Колесников М.П. Качество кормов и обеспеченность сайгаков (*Saiga tatarica*) пищей в условиях восстановительной смены растительности на Черных Землях Калмыкии // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 12. С. 1524–1530 [Abaturov B.D., Larionov K.O., Dzhapova R.R., Kolesnikov M.P. Kachestvo kormov i obespechennost' saigakov (*Saiga tatarica*) pishchei v usloviyakh vosstanovitel'noi smeny rastitel'nosti na Chernykh Zemlyakh Kalmykii // Zool. zhurn. 2008. T. 87. № 12. S. 1524–1530].
- Абатуров Б.Д., Джапова Р.Р. Кормовая обеспеченность сайгаков (*Saiga tatarica*) на степных пастбищах с разным соотношением злаков и разнотравья // Изв. РАН. Сер. биол. М., 2015. № 2. С. 207–214 [Abaturov B.D., Dzhapova R.R. Kormovaya obespechennost' saigakov (*Saiga tatarica*) na stepnykh pastbishchakh s raznym sootnosheniem zlakov i raznotrav'ya // Izv. RAN. Ser. biol. M., 2015. № 2. S. 207–214].
- Абатуров Б.Д. Кормовые ресурсы, обеспеченность пищей и жизнеспособность популяций растительноядных млекопитающих // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 10. С. 1251–1271 [Abaturov B.D. Kormovye resursy, obespechennost' pishchei i zhiznesposobnost' populyatsii rastitel'noyadnykh mleko-pitayushchikh // Zool. zhurn. 2005. T. 84. № 10. S. 1251–1271].
- Абатуров Б.Д. Критические параметры качества растительных кормов для сайгаков (*Saiga tatarica*) на естественном пастбище в полупустыне // Зоол. журн. 1999. Т. 78. № 8. С. 999–1010 [Abaturov B.D. Kriticheskie parametry kachestva rastitel'nykh kormov dlya saigakov (*Saiga tatarica*) na estestvennom pastbishche v polupustyne // Zool. zhurn. 1999. T. 78. № 8. S. 999–1010].
- Абатуров Б.Д., Петрищев Б.И., Колесников М.П., Субботин А.Е. Сезонная динамика кормовых ресурсов и питание сайгака на естественном пастбище в полупустыне // Успехи современной биологии. 1998. Т. 118. Вып. 5. С. 564–584 [Abaturov B.D., Petrishchev B.I., Kolesnikov M.P., Subbotin A.E. Sezonnaya dinamika kormovykh resursov i pitanie saigaka na estestvennom pastbishche v polupustyne // Uspekhi sovremennoj biologii. 1998. T. 118. Vyp. 5. S. 564–584].
- Абатуров Б.Д., Ларионов К.О., Колесников М.П., Никонова О.А. Состояние и обеспеченность сайгаков (*Saiga tatarica*) кормом на пастбищах с растительностью разных типов // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 3. С. 377–390 [Abaturov B.D., Larionov K.O., Kolesnikov M.P., Nikonova O.A. Sostoyanie i obespechennost' saigakov (*Saiga tatarica*) kormom na pastbishchakh s rastitel'nost'yu raznykh tipov // Zool. zhurn. 2005. T. 84. № 3. S. 377–390].
- Абатуров Б.Д., Джапова Р.Р., Казьмин В.Д., Аюшева Е.Ч., Джапова В.В. Сравнительные особенности питания лошади Пржевальского *Equus przewalskii*, двугорбого верблюда *Camelus bactrianus* и сайгака *Saiga tatarica* на степном изолированном пастбище // Изв. РАН. Сер. биол. М., 2019. № 6. С. 625–639 [Abaturov B.D., Dzhapova R.R., Kaz'min V.D., Ayusheva E.Ch., Dzhapova V.V. Sravnitel'nye osobennosti pitaniya loshadi Przheval'skogo *Equus przewalskii*, dvugorbogo verblyuda *Camelus bactrianus* i saigaka *Saiga tatarica* na stepnom izolirovannom pastbishche // Izv. RAN. Ser. biol. M.: Izvestiya RAN. 2019. № 6. S. 625–639].
- Бакинова Т.И., Джапова Р.Р., Кензеева Н.Б., Санкуева З.М. Кормовые ресурсы сенокосов и пастбищ Калмыкии. Ростов-на-Дону, 2002. 184 с. [Bakinova T.I., Dzhapova R.R., Kenzeeva N.B., Sankueva Z.M. Kormovye resursy senokosov i pastbishch Kalmykii. Rostov-na-Donu, 2002. 184 s.].
- Богун С.А. Состояние популяции сайгака в заповеднике «Черные земли»: проблемы и перспективы ее сохранения // Научные труды Национального парка «Хвалынский»: сборник научных статей. Саратов – Хвалынский. 2019. Вып. 11. С. 7–14 [Bogun S.A. Sostoyanie populyatsii saigaka v zapovednike «Chernye zemli»: problemy i perspektivy ee sokhraneniya // Nauchnye trudy Natsional'nogo parka «Khvalynskii»: sbornik nauchnykh statei. Saratov – Khvalynsk. 2019. Vyp. 11. S. 7–14].
- Джапова Р.Р., Аюшева Е.Ч., Бембеева О.Г., Джапова В.В., Далтаева Ю.Н., Нохаева Д.В., Нониева З.А., Бамбушева Д.Б. Атлас эталонных образцов кутикулярной структуры эпидермиса различных видов растений степной и пустынной зон. Элиста, 2019. 94 с. [Dzhapova R.R., Ayusheva E.Ch., Bembeeva O.G., Dzhapova V.V., Daltaeva Yu.N., Nokhaeva D.V., Nonieva Z.A., Bambusheva D.B. Atlas etalonnykh obraztsov kutikulyarnoi struktury epidermisa razlichnykh vidov rastenii stepnoi i pustynnoi zon. Elista, 2019. 94 s.].
- Ларин И.В. Бегучев П.П., Работнов Т.А., Леонтьева И.П. Луговодство и пастбищное хозяйство. Л., 1975. 528 с. [Larin I.V. Beguchev P.P., Rabotnov T.A., Leont'eva I.P. Lugovodstvo i pastbishchnoe khozyaistvo. L., 1975. 528 s.].
- Ларионов К.О. Питание и обеспеченность сайгаков *Saiga tatarica* кормом в зависимости от особенностей растительности на пастбищах // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 27 с. [Larionov K.O. Pitanie i obespechennost' saigakov *Saiga tatarica* kormom v zavisimosti ot osobennostei rastitel'nosti na pastbishchakh // Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. M. 2008. 27 s.].
- Ларионов К.О., Джапова Р.Р., Розенфельд С.Б., Абатуров Б.Д. Питание сайгаков (*Saiga tatarica*) на пастбищах Черных земель Калмыкии в условиях восстановительной смены растительности и остепнения // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 10.

- С. 1259–1269 [Larionov K.O., Dzhapova R.R., Rozenfel'd S.B., Abaturov B.D. Pitanie saigakov (*Saiga tatarica*) na pastbishchakh Chernykh zemel' Kalmykii v usloviyakh vosstanovitel'noi smeny rastitel'nosti i ostepneniya // Zool. zhurn. 2008. T. 87. № 10. С. 1259–1269].
- Миноранский В.А. Сайгаки в донских степях. 2014. URL: <http://www.donvrem.dspl.ru> [Minoranskii V.A. Saigaki v donskikh stepyakh. 2014. URL: <http://www.donvrem.dspl.ru>].
- О внесении изменения в перечень видов (подвидов) животных, занесенных в Красную книгу Республики Калмыкия, утвержденный постановлением Правительства Республики Калмыкия от 3 сентября 2013 г. № 409. / Постановление Правительства Республики Калмыкия от 10 марта 2015 г. № 86 [О внесении изменения в perechen' vidov (podvidov) zhivotnykh, zanesennykh v Krasnuyu knigu Respubliki Kalmykiya, utverzhdenyi postanovleniem Pravitel'stva Respubliki Kalmykiya ot 3 sentyabrya 2013 g. № 409 / Postanovlenie Pravitel'stva Respubliki Kalmykiya ot 10 marta 2015 g. № 86].
- Об утверждении Перечня объектов животного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации / Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 24.03.2020. № 162. Приложение к приказу, стр.16. Зарегистрирован в министерстве юстиции Российской Федерации 02 апреля 2020 г. [Ob utverzhdenii Perechnya ob'ektov zhivotnogo mira, zanesennykh v Krasnuyu knigu Rossiiskoi Federatsii / Prikaz Ministerstva prirodnikh resursov i ekologii Rossiiskoi Federatsii ot 24.03.2020. № 162. Prilozhenie k prikazu, str.16. Zaregistririvan v ministerstve yustitsii Rossiiskoi Federatsii 02 aprelya 2020 g.].
- Понятовская В.М. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. Под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 209–299 [Ponyatovskaya V.M. Uchet obiliya i osobennosti razmeshcheniya vidov v estestvennykh rastitel'nykh soobshchestvakh // Polevaya geobotanika. Pod red. E.M. Lavrenko, A.A. Korchagina. M.; L., 1964. T. 3. S. 209–299].
- Розенфельд С.Б., Ларионов К.О. Применение кутикулярного копрологического анализа в изучении состава кормов копытных в Калмыкии и Монголии // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. М., 2006. С. 117–141 [Rozenfel'd S.B., Larionov K.O. Primenenie kutikulyarnogo koprologicheskogo analiza v izuchenii sostava kormov kopytnykh v Kalmykii i Mongolii // Aktual'nye problemy ekologii i evolyutsii v issledovaniyakh molodykh uchenykh. M., 2006. S. 117–141].
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 995 с. [Cherepanov S.K. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR). SPb., 1995. 995 s.].
- Formozov A.N. Adaptive modification of behavior in mammals of the Eurasian steppes // J. Mammal. 1966. Vol. 47. N 2. P. 208–223.
- Holechek J.L. Comparative contribution of Grasses, Forbs, and Shrubs to the nutrition of range ungulates // Rangelands. 1984. Vol. 6. P. 261–263.
- Pekka H. Food Composition and Feeding Habits of the Roe Deer in Winter in Central Finland // Acta Theriologica. 1980. Vol. 25. P. 395–402.
- Stewart D.R.M. Analysis of plant epidermis in faeces: a technique for Studying the food preferences of grazing herbivores // Journal of Applied Ecology. 1967. Vol. 4. P. 83–111.
- The ecology of browsing and grazing / Eds I.J. Gordon, H.H.T. Prins. Berlin, Heidelberg, 2008. 330 p.

Поступила в редакцию / Received 10.11.2020

Принята к публикации / Accepted 20.02.2021

FODDER SELECTIVITY OF SAIGA (SAIGA TATARICA) IN THE STEPPE OF THE WESTERN MANYCH VALLEY

V.V. Dzhapova¹, O.G. Bembeeva², R.R. Dzhapova³, E.Ch. Ayusheva⁴

For breeding rare species in nurseries, the most important indicator in assessing the quality of their habitat is the assessment of animal nutrition. Assessment of the quality of the saiga habitat in the semi-free conditions of the steppe zone will allow us to assess the available food supply to meet the needs of animals and the prospects for breeding this rare species in

¹ Dzhapova Vita V., Department of Veterinary Science, Kalmyk State University, Kalmyk Republic, Russia (dzhapova@list.ru); ² Bembeeva Olga G., Institute for Integrated Studies of Arid Territories of the Kalmyk Republic, Kalmyk Republic, Russia (bembeeva_og@mail.ru); ³ Dzhapova Raisa R., Department of Botany, Kalmyk State University, Kalmyk Republic, Russia, Kalmyk Republic (djapova04@mail.ru); ⁴ Ayusheva Elena Ch., Kalmyk State University, Department of Botany, Kalmyk Republic, Russia (ayushevae@mail.ru).

nurseries of the steppe zone. Materials on the composition of forage plants in the diet of saigas were obtained in 2018-2019 in the protected area of the reserve "Rostovsky", in the valley of the Western Manych river. Data on seasonal dynamics of forage plants in the saiga diet were obtained by microhistological cuticular analysis of excrement. The animals' diet was assessed by the ratio of forage groups of plants-cereals and various grasses, as well as by the share of individual species. In the diet of saigas kept in an enclosure on the territory of the steppe zone, in the spring and autumn seasons, 41 plant species were identified out of 88 species registered in this pasture. The main forage plants in the diet of saigas are species of various grasses, the share of which in the considered seasons was 56.1–84.4%. In the limited conditions of the enclosure, the plant species preferred by saigas disappear from the herbage due to their active consumption by animals, the diet of animals becomes more diverse, as saigas are forced to consume plant species that remain on the pasture.

Key words: diet composition of the *Saiga tatarica*, microhistological cuticular analysis of excrement, steppe zone.

Acknowledgements. This investigation was financially supported by the Russian Foundation for Basic Research (grant No. 18-04-00172).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ
CRITIQUE AND BIBLIOGRAPHY

УДК 582.29

Рецензия на книгу: Т.Ю. Толпышевой, Е.А. Шишконоковой «Лишайники природного парка «Нумто»: Краткий определитель». Екатеринбург, 2018. 188 с.

Book review: T.Yu. Tolpysheva, E.A. Shishkonakova "Lichens of the Natural Park "Numto": A Brief Key». Yekaterinburg, 2018. 188 p.

Книга Татьяны Юрьевны Толпышевой и Екатерины Анатольевны Шишконоковой посвящена лишайникам уникальной охраняемой территории – природного парка «Нумто», расположенного в Западной Сибири. В предисловии авторы кратко охарактеризовали уникальные особенности природных условий этой территории, а также ее природоохранное значение, отмечена слабая изученность лишайников региона, показано их высокое участие и разнообразие в экосистемах парка. В книге рассмотрена важная роль лишайников в формировании и функционировании основных типов экосистем природного парка, что, безусловно, требует усиленных мер охраны и мониторинга состояния лишайников и их местообитаний. В то же время авторы указывают на отсутствие региональных определителей лишайников и нехватку общедоступных руководств, которыми могли бы воспользоваться сотрудники парка и соответствующих природоохранных структур при проведении работ по сохранению и мониторингу лишайников региона.

Раздел «Биология, экология и практическое значение лишайников» содержит основные сведения о лишайниках, изложенные в лаконичной, научной и в то же время доступной для широкого круга специалистов, не имеющих лихенологической подготовки, форме. Кратко охарактеризованы симбиотическая природа лишайников, их систематическое положение, основные симбионты и строение талломов. Показаны особенности размножения лишайников: полового, бесполого и вегетативного. Подробно описано строение и основные типы апотециев – леканориновый, лецидеиновый и биаториновый. Подробно охарактеризованы специальные образования, объединяющие грибной и водорослевой компоненты (соредии и изидии), их строение, форма и значение для вегетативного размножения и распространения лишайников. Подробно охарактеризованы субстратные группы лишайников. Приведена общая характеристика субстратных групп, основное внимание уделено наиболее характерным для лихеноби-

оты региона эпигейным (включая эпибриофитные), эпифитным и эпиксилным эколого-субстратным группам лишайников. Рассмотрены особенности формирования, структура, состав и экологическое значение вышеуказанных субстратных групп. Довольно подробно обсуждаются значение цвета таллома в жизни лишайников, а также использование лишайников животными, насекомыми, птицами. Рассмотрено использование лишайников и в хозяйственной деятельности человека (в качестве красителей, в народной медицине и фармакологической промышленности, для датировки возраста субстрата и биоиндикации чистоты атмосферного воздуха).

Специальная часть определителя открывается разделом «Химические реактивы, их приготовление и применение», в котором дана характеристика наиболее употребляемых химических реактивов, используемых при идентификации лишайников, особенности их приготовления, применения и хранения. Раздел «Словарь терминов» содержит подробную характеристику свыше 70 специальных лихенологических терминов, владение которыми необходимо при использовании ключей для определения видов лишайников, а также их описаний. Раздел «Ключи для определения видов лишайников» содержит ключ для определения групп. Все лишайники природного парка «Нумто» разделены авторами определителя на 6 групп по сочетанию морфологических и эколого-субстратных характеристик. Отдельно приведен ключ для определения видов рода *Cladonia*, наиболее массово представленного в лихенобиоте региона. Первоначально все виды вышеуказанного рода разделены на 4 подгруппы, а видовая идентификация проводилась с помощью специальных ключей по каждой из подгрупп. Раздел «Характеристика видов» содержит описание 117 видов лишайников региона. Раздел хорошо проиллюстрирован рисунками и фотографиями лишайников, приведенными в «Приложении». Завершают определитель указатели латинских и русских названий

лишайников, список литературы и вышеуказанное приложение.

В целом определитель получился своевременным и нужным. Это фундаментальная работа доступна широкому кругу читателей: сотрудни-

кам особо охраняемых природных территорий, биологам, географам, болотоведам, работникам лесного хозяйства, студентам и специалистам, интересующимся лишайниками, но не имеющими специальной лихенологической подготовки.

*М.В. Шустов*¹

Поступила в редакцию / Received 15.12.2020

Принята к публикации / Accepted 20.02.2021

¹ Шустов Михаил Викторович – заведующий лабораторией природной флоры ГБС РАН, докт. биол. наук, профессор (mishashustov@yandex.ru) [¹ Shustov Mikhail Viktorovich, N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of RAS, Doctor of biological Sciences, Professor, Chief of Laboratory of Native Flora (mishashustov@yandex.ru)].

Biological series
Volume 126. Part 2
2021

C O N T E N T S

<i>Shevtsova A.A., Korolev A.V., Maslennikova V.I., Kokaeva Z.G., Berezov A.Yu., Klimov E.A.</i> Viral Concept of Bees colony Collapse in the Apiaries of the European Russia	3
<i>Matushkina K.A., Shpagina A.A.</i> Growth and Development of <i>Salamandrella tridactyla</i> Nikolsky, 1905 in the Laboratory Setting	20
<i>Dusaeva G.Kh., Kalmykova O.G.</i> Influence of Fires on Vegetable Cover Of Steppes: Literature Review	25
<i>Shirokova N.G.</i> Study of the Connection Between the Degrees of Development of Male and Female Generative Spheres in the Flower of <i>Spiraea salicifolia</i> L. (Rosaceae) from the Suburbs of the City of Tomsk	38
<i>Dzhapova V.V., Bembeeva O.G., Dzhapova R.R., Ayusheva E.Ch.</i> Fodder Selectivity of Saiga (<i>Saiga tatarica</i>) in the Steppe of the Western Manych Valley	46

Critique and bibliography

<i>Shustov M.V.</i> Book Review: T.Yu. Tolpysheva, E.A. Shishkonakova "Lichens of the Natural Park "Numto": A Brief Key"	55
--	----

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

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

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

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

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

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

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

Правила оформления рукописи

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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