

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 124, вып. 2 2019 Март – Апрель
Выходит 6 раз в год

BULLETIN
OF MOSCOW SOCIETY
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 124, part 2 2019 March – April
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Соловьев А.Н., Шихова Т.Г., Бусыгин Е.И.</i> Фенологические последствия холодного лета 2017 года	3
<i>Снитко В.П., Снитко Л.В.</i> Новые данные о распространении нетопыря Куля <i>Pipistrellus kuhli</i> (Chiroptera: Vespertilionidae) в Предуралье и Южном Урале	16
<i>Ильин И.Н., Ковальчук Ю.Л., Полтаруха О.П.</i> Пелагическое обрастание в прибрежье Вьетнама	20
<i>Дорохин Д.М., Лысенков С.Н., Елумеева Т.Г.</i> Сравнение спектров антофильных насекомых, посещающих некоторые виды зонтичных (Ariaceae) в Московской области	25
<i>Недосеко О.И., Викторов В.П.</i> Эволюция архитектурных модулей бореальных видов ив подродов <i>Salix</i> и <i>Vetrix</i> (<i>Salix</i> , Salicaceae)	35
<i>Завьялов К.Е., Иванова Н.С., Потапенко А.М., Сегин Аян.</i> Влияние аэротехногенных выбросов магнезитового производства на рост <i>Pinus sylvestris</i> L. в зависимости от плодородия почвы	50
<i>Памятные даты</i>	
<i>Шидловский Ф.К., Кириллова И.В.</i> Андрей Владимирович Шер и Музей ледникового периода	59

УДК 577.49 (471.342)

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ХОЛОДНОГО ЛЕТА 2017 ГОДА

А.Н. Соловьев¹, Т.Г. Шихова², Е.И. Бусыгин³

Реакцию растений и животных на климатические аномалии рассматривали по результатам феномониторинга на востоке Русской равнины в пределах Кировской обл. в условиях умеренно-континентального климата с продолжительной холодной многоснежной зимой и умеренно-теплым коротким летом. Анализировали даты наступления основных сезонных фаз развития у 57 видов растений, 21 вида грибов и 52 видов животных в 2017 г. в сравнении со среднемноголетними датами и датами аномально жаркого и засушливого лета 2010 г. В 2017 г. весна, лето и осень наступали значительно позднее средних дат (от +1,1 σ до +2,4 σ), но по продолжительности были в пределах нормы. Аномально холодные весна и лето 2017 г., медленное накопление суммы эффективных температур с апреля по август обусловили замедленное развитие природных процессов с задержкой от среднемноголетних дат от пяти суток в апреле до двух-трех недель в течение лета. В первой половине вегетационного периода (май–июль) дефицит среднемесячной температуры воздуха на 1 °C вызвал отставание в развитии растений в среднем на 5,7 суток. Погодные условия холодного и дождливого лета 2017 г. оказали негативное влияние на развитие вредителей сельскохозяйственных культур и обусловили отсутствие ряда видов. При недостатке суммы эффективных температур (до 50% нормы) не вызрели плоды теплолюбивых культур. У большинства рассмотренных видов отмечалось снижение плодоношения. Сравнение урожайности растений в экстремальные сезоны 2017 и 2010 гг. показало, что листопадные деревья и плодово-ягодные кустарники лучше отреагировали на жаркую и засушливую погоду 2010 г., чем на холодную и дождливую 2017 г. Анализ реакции животных и растений на аномально холодные и дождливые условия 2017 г. и аномально жаркие, засушливые условия 2010 г. позволил сделать заключение о достаточно широком диапазоне гомеостатических механизмов – адаптации к значительным колебаниям температуры и влажности внешней среды.

Ключевые слова: животные, растения, грибы, сельскохозяйственные культуры, фенологические явления, климатические аномалии, Русская равнина.

Современная климатическая тенденция в северном полушарии характеризуется неустойчивым характером погоды с возрастающей частотой аномальных отклонений метеорологических параметров во все сезоны (Груза, Ранькова, 2012; Семенов, 2013; Киселев, Кароль, 2017; Schonwiese et al., 2008; Blunden et al., 2011; Semenov, 2012; Zolina et al., 2013; Bronnimann, 2015; Mann et al., 2017). Фенологические реакции на изменение климата у растений (Logan et al., 2003; Соловьев, 2005; Ahas, Aasa, 2006; Doi, Takahashi, 2008; Gordo, Sanz, 2010; Минин, Воскова, 2014; Gill et al., 2015) и животных (Соловьев, 2005, 2012; Lehikoinen, Sparks, 2010; Martín-Vert et al., 2010; Visser et al., 2012),

а также общие закономерности фенологических изменений в современных условиях широко обсуждаются (Estrella et al., 2007; Parmesan, 2007; Thuiller et al., 2011; Phenology..., 2012). Отклик растений и животных на погодные аномалии 2010 г. (длительная жара и засуха) на территории России нашел отражение в ряде публикаций (Кудинов, 2011; Мегалинская, Тertiца, 2011; Эчеде, 2011; Соловьев и др., 2011; 2015). Влияние на воспроизводственный потенциал и физиологическое состояние организмов, погодные аномалии поддерживают диапазон их адаптаций в пределах амплитуды отклика на крайние значения параметров климатических факторов (Соловьев и др., 2011; 2015).

¹ Соловьев Альберт Николаевич – вед. науч. сотр. отдела экологии животных ФГБНУ ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б.М. Житкова, докт. биол. наук, канд. географ. наук, 610020. г. Киров, ул. Преображенская, д. 79 (biomon@mail.ru); ² Шихова Татьяна Геннадьевна – ст. науч. сотр. отдела экологии животных ФГБНУ ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б.М. Житкова, канд. биол. наук, 610020. г. Киров, ул. Преображенская, д. 79 (biota.vniioz@mail.ru); ³ Бусыгин Евгений Иванович – вед. агроном Куменского районного отдела филиала ФГБУ Россельхозцентр по Кировской области, 613400. пос. Кумены, Кировская область, ул. Садовая, 9 а.

Особенности реакции животных и растений южнотаежной равнинной территории востока Европейской России на аномально холодную и дождливую погоду 2017 г. рассматривались по следующим аспектам: смещение дат прохождения фенологических циклов развития растений и животных; изменение границ фенологических сезонов; сравнение реакции живых организмов на аномальные температурно-влажностные условия 2017 и 2010 гг.

Материал и методика

Фенологический мониторинг в Кировской обл. ведется по общепринятой методике (Шульц, 1981; Фенологические..., 1982; Соловьев, 2005б). Использована база фенологических данных по г. Киров (1890–2017 гг.) и фитосанитарного мониторинга (2000–2017 гг.) территории в 60 км южнее Кирова. Проведен анализ дат наступления основных сезонных фаз развития у 57 видов растений (набухание почек, распускание почек, зеленение (начало разветвления листьев), зацветание, начало созревания, первые желтые листья, полная осенняя окраска, окончание листопада), 21 вида грибов и 52 видов животных (начало прилета и отлета, начало гнездобстрояния и насиживания, появление птенцов) в 2017 г. в сравнении с датами аномально жаркого и засушливого лета 2010 г.

Средние многолетние даты и их стандартные отклонения (σ) вычисляли за базовый период 1981–2010 гг., который отражает современные климатические условия и рекомендован World Meteorological Organization (WMO..., 2011) для использования в оперативных целях (с сохранением исторического опорного периода 1961–1990 гг.).

Характер отклонения (запаздывание «+» или опережение «-») дат наступления фенологических явлений определяли путем сопоставления со среднемноголетними датами. Использована структура фенологического года, включающая 14 периодов четырех сезонов (Соловьев, 2005б) с учетом календарных границ и диапазонов их отклонений от нормы в условиях Волго-Вятского района (Шихова, 2018). Урожайность плодов и семян определяли по 5-балльной шкале (Каппер, 1930). Данные по г. Киров (58° 36' с. ш. и 49° 40' в. д.) статистически обработаны с применением компьютерных программ Microsoft Excel 2003 и Statistica 10.0. Дополнительная информация по состоянию биологических объектов в 2017 г. получена путем анкетирования постоянных фенологов-наблюдателей по 20 географическим пунктам Кировской обл.

Метеорологические особенности 2017 г.

Из 14 регионов Поволжского федерального округа Кировская обл. занимает второе место

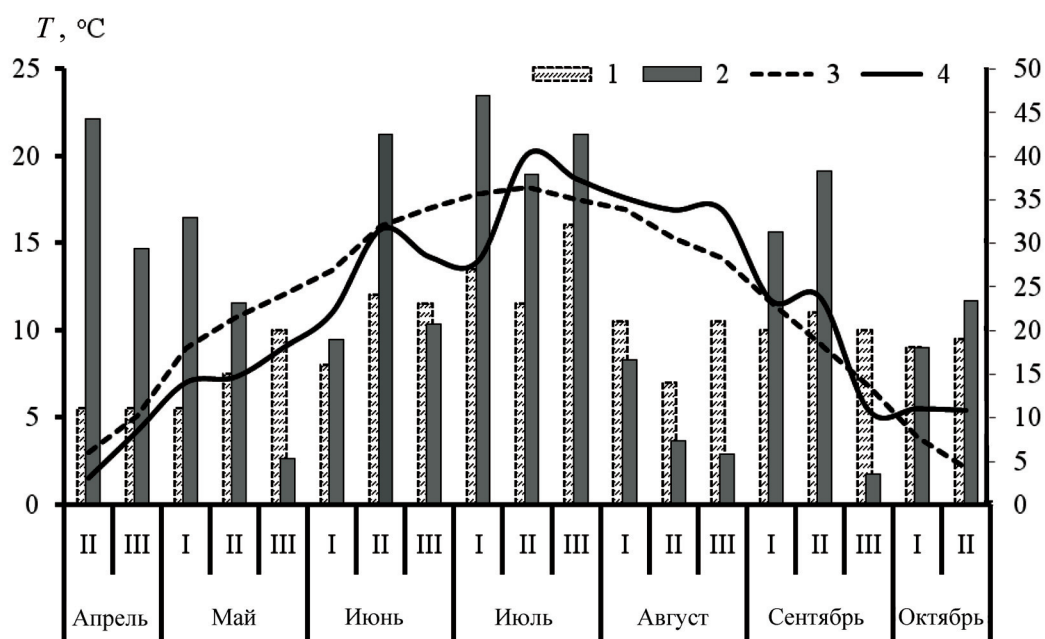


Рис. 1. Температурно-влажностный режим в 2017 г. (Куменский р-н, Кировская обл.): 1 – среднее многолетнее количество осадков; 2 – количество осадков в 2017 г.; 3 – средняя многолетняя среднесуточная температура воздуха; 4 – среднесуточная температура воздуха в 2017 г.

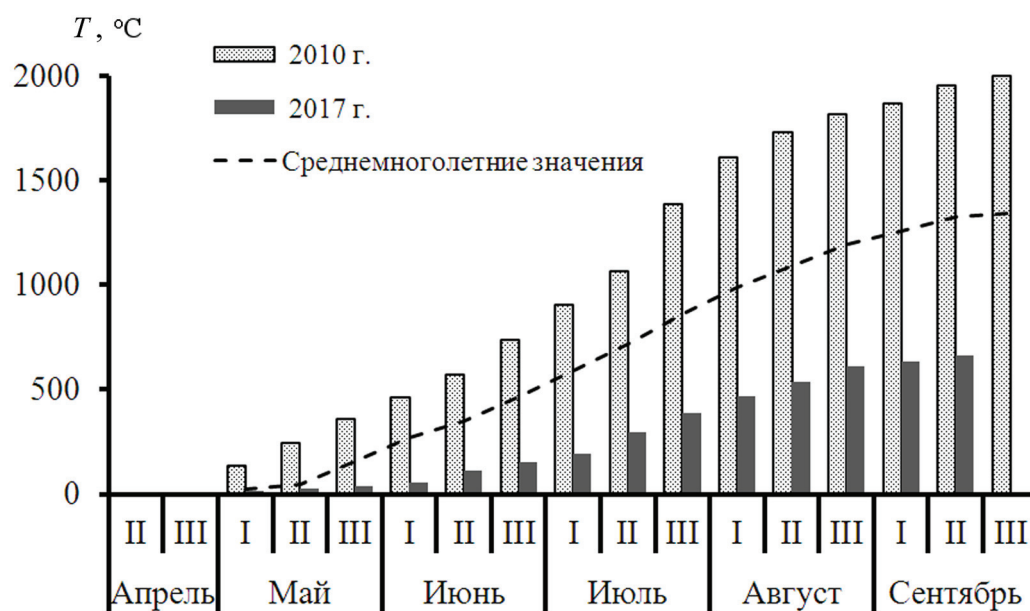


Рис. 2. Сумма эффективных температур (Куменский р-н, Кировская обл.), °С

по малой сумме активных температур (1520–1970 °С), короткому периоду активной вегетации (106–138 суток), большой повторяемости избыточного увлажнения (39–65%) и небольшой повторяемости засух (9–23%). Регион находится в зоне достаточного увлажнения – годовое количество осадков 450–680 мм. Безморозный период около 120 дней (Климат Кирова, 1982; Переведенцев и др., 2010; Переведенцев и др., 2017).

По данным Росгидромета, 2017 г. в целом для Земного шара оказался третьим среди самых теплых со второй половины XIX века, а в России среднегодовая температура на 2,02 °С превысила норму 1961–1990 гг. – это четвертая величина с 1886 г. (Доклад..., 2018). В Кировской обл. зимой 2016/2017 г. температура была ниже среднеемноголетних значений за счет январских морозов (до –45 °С). Высота снежного покрова к концу зимы составила 125% от среднеемноголетней (нормы). Апрель выдался холодным (аномалия –1,3 °С) с установлением вторичного снежного покрова до 20 см снега. Такой возврат зимы в апреле случается раз в 60–70 лет. Северный заток воздушных масс 4–10 мая принес холод (отклонение среднесуточной температуры от –3 до –10 °С) (рис. 1). Обильные снегопады 9–10 мая образовали временный снежный покров высотой около 3 см. В целом май и июнь были холодными и дождливыми. Очень высокий уровень грунтовых вод достигал в понижениях рельефа пахотного горизонта почв (О состоянии..., 2018).

В течение вегетационного периода 2017 г. суммы эффективных температур ($\Sigma_{эф.т.}$) не достигали среднеемноголетних значений (рис. 2), и к концу августа недостаток тепла составил половину среднеемноголетней величины. Лето было очень дождливым и холодным, погоду в области определяли обширные циклонические массы с Атлантики (О состоянии..., 2018).

Результаты и обсуждение

В Кировской обл. фенологический 2017 г. характеризовался ранней (–0,7 σ) и удлиненной (+1,1 σ) зимой 2016/17 г.; поздней (+1,1 σ) весной, крайне поздним (+2,1 σ) летом, крайне поздней (+2,4 σ) осенью, поздним началом (+1,5 σ) зимы 2017/2018 г. По продолжительности весна, лето и осень были нормальными (рис. 3).

Фенологическая весна наступила на 10 дней позже средней даты. Лето задержалось на 14 дней и началось с зацветания шиповника коричного *Rosa majalis* в последней декаде июня. Холодная дождливая погода обусловила смещение дат наступления фенологических явлений к более поздним датам. Начало периода краснотелья (с зацветания липы мелколистной *Tilia cordata*) задержалось на 20 дней (+2,6 σ), начало периода спада лета – на 23 дня (+2,9 σ).

Начало осени (с появления желтых прядей на березе повислой *Betula pendula*) задержалось на 16 дней. Полное осеннее окрашивание деревьев и кустарников и окончание листопада наступали с опозданием в среднем на неделю.

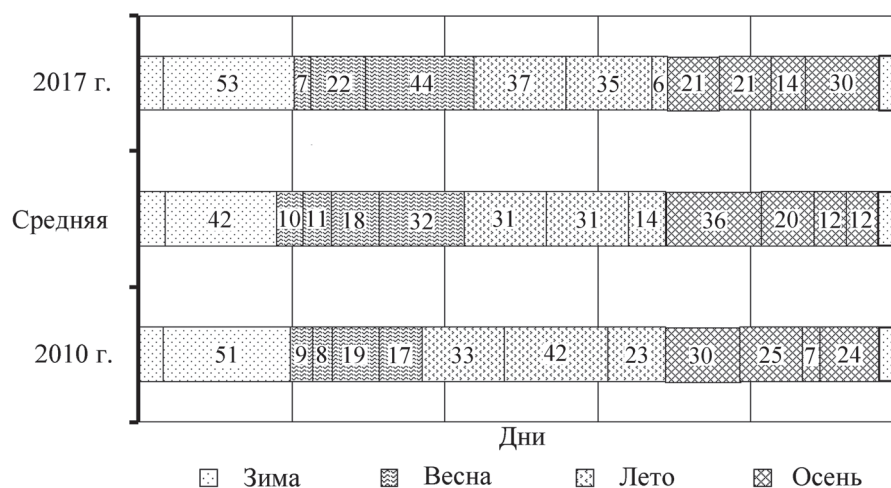


Рис. 3. Продолжительность фенологических периодов в 2017 г. в сравнении с 2010 г. и со среднемноголетними значениями (зима: предвесенье; весна: снежная, пестрая, голая, зеленая; лето: первоцветье, красноецветье, спад лета; осень: начальная, золотая, глубокая, предзимье)

Морозная зима 2016/2017 г., холодная весна и холодное дождливое лето 2017 г. отрицательно сказались на развитии растений и животных.

Растения. Отрицательная температурная аномалия апреля $-1,3^{\circ}\text{C}$ обусловила задержку развития растений на 5–8 дней, средняя фитофеноаномалия в период снежной и голой весны составила $6,3 \pm 4,0$ суток. Почки на деревьях и кустарниках начали распускаться в конце апреля на 5–7 дней позже средних дат ($5,8 \pm 2,7$ дней), фазы зеленения и зацветания в мае наступали уже с задержкой до двух недель ($12,7 \pm 3,5$ дней).

Отрицательная температурная аномалия мая ($-8,9^{\circ}\text{C}$) вызвала задержку развития растений в среднем на $11,2 \pm 4,3$ суток. Вегетация травянистых растений задержалась почти на 2 недели, но благодаря обильным осадкам укосная масса луговых трав была высокой. С опозданием в среднем на $10,0 \pm 4,6$ (5–19 суток) зацветали в мае травянистые растения (ветреница лютичная *Anemone ranunculoides*, одуванчик лекарственный *Taraxacum officinale*, калужница болотная *Caltha palustris*, кислица обыкновенная *Oxalis acetosella*, сурепка обыкновенная *Barbarea vulgaris*, земляника лесная *Fragaria vesca*, купальница европейская *Trollius europaeus* и др.). Кустарники и деревья (смородина красная *Ribes rubrum* и черная *R. nigrum*, крыжовник *Grossularia reclinata*, бузина красная *Sambucus racemosa*, вишня *Cerasus vulgaris*, акация желтая *Caragana arborescens*, рябина обыкновенная *Sorbus aucuparia*, яблоня *Malus* sp., черемуха *Padus avium* и др.) зацветали позднее в среднем на $13,1 \pm 3,7$ суток (7–18 суток).

Медленное накопление $\Sigma_{\text{эф.т.}}$ при низких среднесуточных значениях с апреля по август обусловило замедленное развитие природных процессов с задержкой от среднемноголетних дат от 5 суток в апреле до 14–22 суток в течение лета (таблица). Так, шиповник коричный зацвел в Кирове 18 июня, при средней дате 4 июня (в 2010 г. – 20 мая). Из-за холодной погоды бутоны долго не распускались, а массовое цветение началось только через три недели. Замедленное и недружное цветение сказалось на урожае (в среднем 3 балла).

Недостаток $\Sigma_{\text{эф.т.}}$ к концу июня (дефицит 66%) вызвал дальнейшую задержку развития растений, и средняя фитофеноаномалия июня составила $14,6 \pm 5,6$ суток. В июле $\Sigma_{\text{эф.т.}}$ была на 45% меньше нормы, и средние фитофенологические аномалии достигли $17,4 \pm 3,7$ суток.

Значительно отставало от среднемноголетних дат созревание дикорастущих ягод: черемухи, смородины красной и смородины черной, малины обыкновенной *Rubus idaeus*, черники *Vaccinium myrtillus*. Положительные фенологические аномалии сохранялись до конца вегетационного сезона (таблица). В результате устойчивой циклональной погоды, обусловившей дефицит солнечных дней в летние месяцы и недостаток тепла, средние значения фитофеноаномалий последовательно возрастали, составив в апреле $6,3 \pm 4,0$ суток; в мае $11,2 \pm 4,3$; в июне $14,3 \pm 5,6$; в июле $14,0 \pm 3,4$; в августе $14,4 \pm 5,9$ суток (рис. 4).

В начале осени задержка развития растений сохранялась – средняя фитофеноаномалия

Сумма эффективных температур ($\Sigma_{эф.т.}$) и развитие растений в 2017 г.

Вид / Фенологическая фаза	Норма $\Sigma_{эф.т.}$, °С	$\Sigma_{эф.т.}$ в 2017 г., °С	Отклонение декадной $\Sigma_{эф.т.}$ от нормы в 2017 г., °С	Отклонение от средней даты наступления фазы развития в 2017 г., (дни)
Зеленение				
Крыжовник обыкновенный	40–86	42,3	-11,9	+8
Смородина черная	38–74	43,2		+8
Лиственница	50–93	50,5		+14
Черемуха обыкновенная	50–122	59,5		+16
Береза повислая	51–84	71,1		+14
Сирень обыкновенная	60–102	76,0		+14
Тополь бальзамический	66–117	71,1		+14
Рябина обыкновенная	50–130	71,1		+12
Акация желтая	76–146	76,1		+10
Липа мелколистная	92–162	112,2	-18,5	+9
Зацветание				
Тополь бальзамический	39–69	43,7	-11,9	+14
Береза повислая	47–81	59,5		+17
Крыжовник обыкновенный	70–187	112,2	-18,5	+13
Смородина красная	74–149	78,3		+8
Смородина черная	86–177	91,7		+10
Черника	118–139	122,0		+12
Бузина красная	116–179	127,9		+14
Черемуха обыкновенная	105–161	113,3		+14
Сирень обыкновенная	155–248	156,3	-115,6	+14
Акация желтая	173–216	176,3		+16
Княжик сибирский	132–238	144,9		+11
Рябина обыкновенная	209–268	199,3		+15
Брусника	209–319	222,2	-203,4	+11
Шиповник коричный	241–336	261,7		+14
Калина обыкновенная	289–373	309,3		+16
Малина лесная	328–397	356,1		-237,7
Иван-чай узколистный	435–556	440,9	-313,0	+11
Липа мелколистная	669–704	670,3	-397,1	+20
Первые зрелые плоды				
Земляника	392–529	503,5	-313,0	+20
Смородина красная	456–709	626,9	-397,1	+13
Черника	574–751	650,0		+16
Смородина черная	645–758	660,1		+14
Черемуха обыкновенная	726–924	730,6	-423,2	+9
Малина обыкновенная	736–850	782,3		+15
Брусника	919–1335	1105,9		-517,1

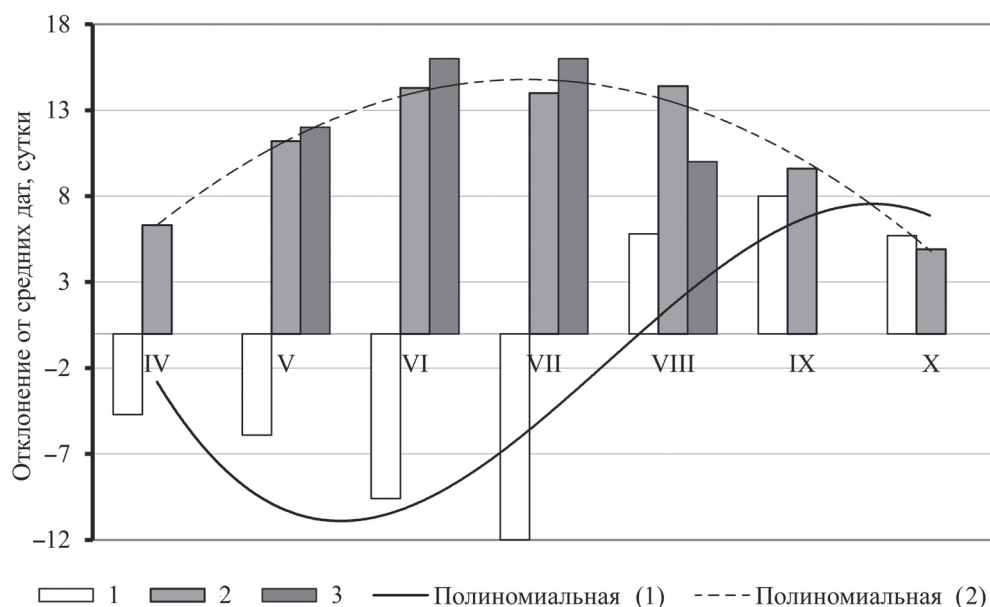


Рис. 4. Отклонение дат наступления фенофаз у растений и беспозвоночных животных от средних значений: 1 – фитофеноаномалии в 2010 г., 2 – фитофеноаномалии в 2017 г., 3 – зоофеноаномалии в 2017 г.

сентября и октября составила соответственно $9,6 \pm 5,4$ и $4,9 \pm 3,2$ суток. Первые желтые листья на деревьях и кустарниках появились позднее в среднем на $13,1 \pm 5,9$ (9–22) суток, а полное осеннее окрашивание листьев сместилось на $7,1 \pm 4,5$ суток. При этом характерной яркой осенней окраски листьев у березы и осины *Populus tremula* не наблюдалось. Начало листопада у деревьев (береза, черемуха, тополь *Populus balsamifera*, липа, рябина) сдвинулось в среднем на $13,5 \pm 5,2$ суток, а окончание листопада – на $6,0 \pm 3,7$ суток. Замедление процесса листопада связано, возможно, с биохимическими процессами в корневой системе деревьев, когда в период дождей корни активно синтезируют цитокинины, замедляющие опадение листьев (Чуб, 2011).

В 2010 г. осенние процессы также наступали с задержкой на шесть суток. Это подтверждает независимость наступления осенних явлений от погодно-климатических условий предшествующих сезонов – развитие фаз подготовки растений к зиме стимулируется сокращением продолжительности солнечного сияния и лишь отчасти понижением температуры воздуха (Соловьев, 2011; Семенов-Тянь-Шанский, 1978).

Вторичное цветение у большинства видов зависит от температурного фона вегетационного периода, особенно августа (Шихова, Соловьев, 2016). При дефиците $\Sigma_{\text{эф.т.}}$ в начале лета 2017 г. август был теплый и сухой, поэтому повторное цветение было выражено слабо. В конце авгу-

ста – начале сентября вторичное цветение наблюдалась в основном у тех видов, для которых это явление наиболее характерно (Шихова, Соловьев, 2016), например у шиповника, черемухи, яблони, тмина обыкновенного *Carum carvi*, лютика едкого *Ranunculus acris*, герани лесной *Geranium sylvaticum*, нивяника *Leucanthemum vulgare*, донника белого *Melilotus albus* и желтого *M. officinalis*. В первую декаду октября отмечено вторичное цветение клевера лугового (красного) *Trifolium pratense*, вишни, жимолости *Lonicera* sp. В 2010 г. с аномально жарким летом и значительным превышением средне-многолетних значений $\Sigma_{\text{эф.т.}}$ вторичное цветение наблюдалось у 30 видов (Соловьев и др., 2015).

Урожайность плодов, семян и грибов. После январских морозов ниже -40 °C отмечалось вымерзание плодово-ягодных культур: яблонь, вишни, сливы *Prunus domestica*, жимолости, малины. Лишь на отдельных яблонях было слабое цветение и очень мелкие плоды. Вымерзание вишни и сливы составило 30–50%, поэтому плодоношение практически отсутствовало. У терна *Prunus spinosa* и груши *Pyrus* sp. цветение отмечалось только на сохранившихся под снегом ветках, но плодов почти не было (0–1 балл).

Тополь бальзамический, дуб *Quercus robur* и вяз *Ulmus* sp. после зимы были ослаблены: урожаем желудей составил 0–1 балл, семян вяза – не более 2 баллов.

Холодная погода апреля и мая обусловила нарушение генеративных процессов у растений.

Плодоношение у большинства дикорастущих и культурных растений было равномерно низким или среднее (рис. 5). Только на относительно сухих возвышенных местах урожайность плодовых, ягодных и огородных культур была выше средней.

Дикорастущие ягодники плодоносили неравномерно. Урожай клюквы *Oxycoccus palustris* в зоне тайги был лучше (4 балла), чем в подтаежной зоне (3 балла), но ягоды долго не вызревали. Урожай черники в таежной зоне составил в среднем 3 балла, а в подтаежной – 4 балла.

Брусника *Vaccinium vitis-idaea* – один из наиболее неустойчиво плодоносящих видов лесных ягодников, у которого при холодной и дождливой погоде в период формирования годичных побегов и цветочных почек, их число бывает минимальным (Юдина и др., 1986). Под влиянием поздних заморозков брусничники плодоносили неравномерно: в северных районах – 2 балла, в центральных и южных – 3 балла (1–4), местами плодоношение отсутствовало.

Созревание земляники лесной задержалось на три недели, ее урожайность в северных и центральных районах составила 2–3 балла, в южных – 3–4. Малина лесная плодоносила слабо (0–2 балла), ягоды мелкие, лишь на возвышенных местах урожай достигал 4 баллов. Урожай рябины обыкновенной в таежной

зоне был низким (0–3 балла), в зоне смешанных лесов – средним (2–4 балла), однако плоды не вызрели. На возвышенных участках северных и центральных районов урожай хвойных (ели европейской *Picea abies*, лиственницы *Larix decidua* был средним (3 балла), а в низинных местностях – слабым (1–2 балла). Урожай сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* был равномерно средним (3–4 балла).

Большинство плодово-ягодных культур в 2017 г. не дали хорошего урожая. Яблоня, вишня, слива, ирга *Amelanchier* sp. практически не плодоносили, урожайность 0–1 балл (единичные плоды остались недозрелыми). В тоже время повсеместно отмечался хороший (4–5 баллов) урожай крыжовника, который в засушливом и жарком 2010 году не уродился (2–3 балла).

Плодоношение малины садовой было очень неравномерным (1–5 баллов) в зависимости от микроклиматических условий. Первые ягоды появились на 14–16 дней позже средних дат, а массовое созревание их растянулось до середины сентября, единичные спелые плоды собирали даже в начале октября.

Температурно-влажностный режим в 2010 и 2017 гг. был одинаково неблагоприятным для урожая хвойных видов (ель, сосна, лиственница) и дикорастущих ягодников (брусника, клюква, черника). Листопадные деревья (береза, тополь,

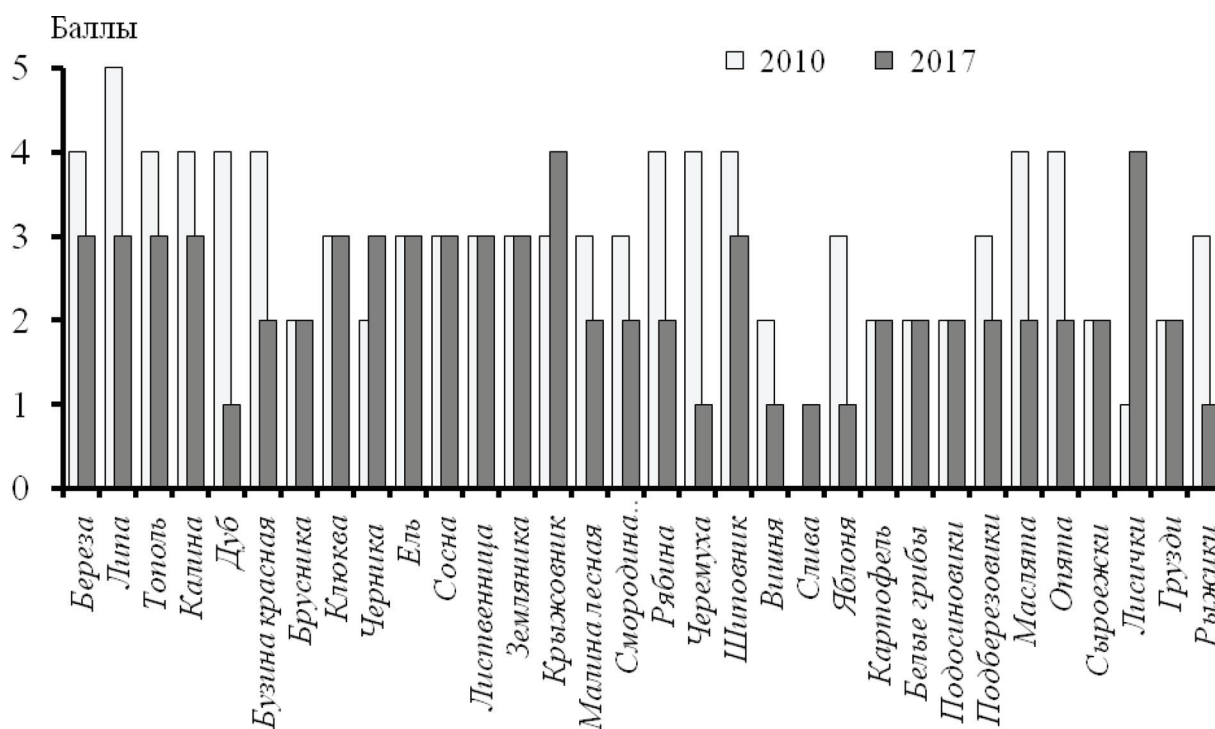


Рис. 5. Урожайность плодов, семян и грибов в 2010 и 2017 гг.

липа, дуб, рябина обыкновенная, черемуха) и плодово-ягодные кустарники (малина, калина *Viburnum opulus*, смородина черная, яблоня, вишня, слива) лучше отреагировали на повышение температурного режима в 2010 г. (несмотря на дефицит осадков), чем на холодные, дождливые условия 2017 г. Исключение составил более зависимый от влаги крыжовник, урожай которого в 2017 г. достигал 4–5 баллов, а в 2010 – 1–3 балла (рис. 5).

Огородные культуры. Холодная погода весны обусловила повреждение теплолюбивых культур (томатов *Lycopersicon esculentum*, огурцов *Cucumis sativus*, тыквы *Cucurbita pepo*), задержку цветения и плодоношения. В среднем урожай оценивался в 2–3 балла, а у многих культур плоды не достигли обычных размеров. На луковичных культурах температурно-влажностные аномалии отразились неоднозначно: урожай лука репчатого *Allium cepa* и чеснока *Allium sativum* был средним или хорошим (например, лук сорта Ред Барон), но луковицы мельче обычного и с гнилью. Из-за холодной и пасмурной погоды долго не завязывались и плохо развивались кочаны капусты *Brassica oleracea*, поэтому лучше уродились ранние и средние сорта. Урожай картофеля *Solanum tuberosum* (1–3 балла) зависел от сроков посадки, сорта и почвы. При поздней посадке в прогретую почву урожай оказался лучше. Клубни белых сортов были крупнее, чем красных; хороший урожай дали сорта Луговской, Барбара, Невский. На глинистых почвах наблюдалось вымокание и загнивание клубней.

Дождливая погода способствовала хорошему формированию корнеплодов: моркови *Daucus sativus* (4 балла), редьки *Raphanus sativus*, свеклы *Beta vulgaris*.

Макромицеты. Холодная погода апреля–мая, несмотря на обилие осадков (более 183% от нормы), на три–четыре недели задержала выход плодовых тел весенних грибов (сморчков *Gyromitra* spp. и строчков *Morchella* spp.), которые встречались в небольшом количестве.

Холодная погода июня почти не повлияла на сроки плодоношения маслят *Suillus* spp., которые на песчаных почвах появились во второй половине июня, но были малочисленны.

В подзонах средней и южной тайги плодовые тела большинства макромицетов встречались единично, без выраженных волн (слоев) плодоношения. Они появлялись периодически в благоприятных для них местах на короткие сроки. В июле были отмечены единичные экземпляры

белых *Boletus edulis*, подберезовиков и подосиновиков *Leccinum* spp., сыроежек *Russula* spp. Выход рыжиков *Lactarius deterrimus* и *L. deliciosus* наблюдался как обычно в конце июля и в сентябре. В августе отмечался необильный выход подосиновиков, подберезовиков, груздей *L. resimus* (0–3 балла). Очень мало было волнушек *L. torminosus* (1–2 балла), местами в небольшом количестве встречались опять *Armillaria* spp. (1–2 балла). Редкими были даже мухоморы *Amanita* spp. В сосновых борах съедобных грибов было мало, но менее ценные виды (серушки *Lactarius flexuosus*, горькушки *L. rufus*, зеленушки *Tricholoma flavovirens*) из-за отсутствия заморозков плодоносили долго, например, зеленушки – до середины октября.

В подзоне широколиственно-хвойных лесов с серыми лесными почвами обильным был выход опять, груздей и волнушек, но белые, подосиновики, подберезовики и рыжики были немногочисленны.

Повсеместно встречалось много лисичек *Cantharellus cibarius* (4–5 баллов), особенно на возвышенных местах с песчаными почвами. Наиболее обильно они плодоносили во второй половине августа, сбор продолжался до третьей декады октября.

Аномально холодное дождливое лето 2017 г. и аномально жаркое засушливое лето 2010 г. по комплексу погодных характеристик были в зоне пессимума для большинства макромицетов (рис. 5). В эти годы урожай таких видов съедобных грибов, как белые, подосиновики, сыроежки и грузди был не более 2 баллов, подберезовиков – 2–3 балла. В 2010 г. обильные осадки в начале июня и в сентябре в сочетании с хорошо прогретой почвой способствовали урожаю маслят и опять (4–5 баллов), а вот дождливый, но холодный 2017 г. для этих видов был неблагоприятен (0–3 балла). Существенно различалось в эти аномальные сезоны плодоношение рыжиков и лисичек. Если 2017 г. для осеннего слоя лисичек (урожай 4–5 баллов) погодные условия были оптимальные, то в 2010 г. эти грибы практически не плодоносили (0–1 балл). Для рыжиков, напротив, более благоприятной была теплая дождливая осень 2010 г. (3–5 баллов), чем дождливая, но холодная осень 2017 г. (0–3 балла).

Зерновые культуры. Длительное таяние высокого снежного покрова, а затем холодная погода с частыми заморозками и осадками замедлили физическое созревание почвы, что затруднило и задержало сев яровых. При холодной дождливой

погоде в мае–июне (в период закладки потенциала урожайности растений, формирования продуктивных колосоносных стеблей зерновых культур) значение $\Sigma_{\text{эф.т.}}$ составило всего 33,0% от среднегодовалого (климатической нормы), а за период формирования, налива и созревания зерна в июле–августе – всего 47%. В целом за период развития зерновых культур значение $\Sigma_{\text{эф.т.}}$ составило 50% от среднегодовалой величины. Это негативно отразилось на всхожести семян.

Благоприятное для развития растений соотношение температурного режима и осадков складывается при величине гидротермического коэффициента (ГТК), равной 1,3–1,5, а неблагоприятное – при ГТК > 2. В мае–июне 2017 г. в период вегетации зерновых ГТК был аномально высоким (72,6); за июль–август этот показатель составлял 9,0, что спровоцировало отставание развития зерновых. Яровые зерновые на 2–3 недели отставали от обычного развития. Даже у такой холодостойкой культуры как озимая рожь *Secale cereale* к 19 июня колос выкинули единичные экземпляры, тогда как в обычные годы массовое колошение озимой ржи наблюдается в конце мая – начале июня. Посевы озимой ржи цвели неодновременно и неоднородно даже в пределах одного поля.

С существенным отставанием от средних дат шло развитие всех сельскохозяйственных культур. Если в обычные годы в конце июля начинается уборка озимой ржи, то в 2017 г. ее посевы были очень неоднородны, часть растений находилась в начале стадии восковой спелости. Яровые зерновые в июле находились в стадиях от цветения до молочно-восковой спелости, рапс – в фазах цветения и образования стручков, клевер *Trifolium pratense* – в фазе бутонизации и начала цветения. Обмолот зерновых начался на 3,5 недели позднее, а уборка завершена только к середине октября, при средней урожайности 29,3 ц/га.

Наличие большой вегетативной массы озимой ржи, образование мощной ледяной корки, высокий снежный покров с длительным периодом таяния составляли основные факторы риска поражения посевов снежной плесенью *Monographella nivalis*, распространение которой составило 100% при интенсивности развития 38–51%. Цветение озимой ржи в июле пришлось на дождливый период, что способствовало заражению колоса спорыньей *Claviceps* sp. Погодные условия за месяц до колошения озимой ржи были неблагоприятны для бурой

листовой ржавчины *Puccinia dispersa* и септориоза листьев *Septoria* sp. В то же время, продолжительная высокая влажность вызвала поражение озимой ржи фузариозом *Fusarium* spp. с распространением 0,1% и интенсивностью развития 0,1%. Пораженность фузариозом яровых зерновых составила 63,6% объема засыпанных семян при степени поражения 1,8–3,1%, озимой ржи – 75,8% при степени поражения 1,5–1,7%.

В связи с обильными осадками в период вегетации отдельные партии семян ячменя *Hordeum vulgare* были поражены гельминтоспориозом *Pyrenophora teres* на 92–98%. Нижний ярус листьев клевера был поражен бурой пятнистостью *Pseudopeziza trifolii* с распространением 86% и интенсивностью развития 2,5%.

Прохладная и дождливая погода первой половины вегетационного периода сказалась на сроках миграции и численности насекомых вредителей: отсутствовали пяденица обыкновенная *Oulema melanopus*, ячменный минер *Hydrellia griseola*, остроголовый клоп *Aelia acuminata*, клоп черепашка *Eurygaster integriceps*, рапсовый пилильщик *Athalia rosae*, капустная моль *Plutella xylostella*. В то же время, несмотря на холодную погоду со второй половины сентября до середины октября, в пробах озимой ржи были выявлены отдельные пупарии шведской мухи *Oscinella* spp., что в центральных районах Кировской обл. бывает очень редко – обычно вредитель зимует в стадии личинки. Вероятно, после летней депрессии температурный режим сентября и солнечные дни октября ускорили развитие личинок, отродившихся в более ранние сроки. В посевах рапса отмечались только крестоцветная блошка *Phyllotreta cruciferae* и рапсовый цветоед *Meligethes aeneus*.

Беспозвоночные животные. Фенологические явления у пойкилотермных животных весной 2017 г. наступали с задержкой. Только в первую половину апреля некоторые беспозвоночные активизировались с опережением средних дат на 5–7 дней: иксодовые клещи *Ixodes* в первых числах апреля (на неделю раньше обычного), дождевые черви Lumbricidae появились на поверхности почвы также на неделю раньше; лимонницы *Gonepteryx rhamni* и шмели *Bombus* spp. вылетели раньше на 2–3 дня. Появление имаго и весенний лет большинства насекомых отмечались позже средних дат на 5–9 дней.

Положительная зоофеноаномалия сохранялась весь вегетационный период (рис. 4). Средняя феноаномалия в развитии беспозвоночных животных в мае составила $14,2 \pm 4,4$ суток; в

июне – $16,5 \pm 9,1$; в июле – $9,1 \pm 8,7$; в августе – $3,0 \pm 1,1$.

Преимущественно холодная и сырая погода мая сдержала развитие насекомых, вылет которых отмечался с опозданием на две-три недели. Вылет капустницы *Pieris brassicae*, майского жука *Melolontha hippocastani*, стрекоз Libellulidae отмечен позже на 12–16 дней, мошек Simuliidae и комаров-кусак *Aedes* spp. – на 19–26 дней. Летом 2017 г. с большой задержкой появились немногочисленные имаго колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata*. Из-за медленного прогревания водоемов мало было комаров и мошек. Слепни Tabanidae вылетели позже на 10 дней, а их массовая активность наблюдалась на месяц позднее среднемноголетней даты. Роение пчел *Apis mellifera* отмечалось в последних числах июня, что на три недели позднее средних дат. Обильными продолжительными дождями смывалась цветочная пыльца, в результате сбор меда на пасаках был очень мал. В местах позднего и слабого цветения липы у пчел не было липового взятка. Даже южнее 57° с. ш. из-за большого количества осадков и холодных ночей в июне – начале июля поздно начался медосбор, он был ниже среднего, и многие пчелосемьи ослабли.

Сырое лето способствовало обилию слизней, местами отмечалась высокая плотность представителей рода *Deroceras* – 15 экз./м². Высокий летний паводок способствовал рассредоточению двустворчатых моллюсков Unionidae, уменьшению их относительной плотности, поэтому перловицы и беззубки в запрудных водоемах встречались заметно реже.

Птицы. При обильном урожае в 2016 г. рябины обыкновенной и мелкоплодных яблонь зимой 2016/2017 г. в городах было много свиристелей *Bombycilla garrulus* и дроздов-рябинников *Turdus pilaris* (в Кирове общая численность в январе составила 550 особей), снегирей *Pyrrhula pyrrhula*, а также зеленушек *Chloris chloris*. Аналогичная ситуация наблюдалась в г. Ижевск, где по сообщению Д.А. Адаховского при урожае рябины 5 баллов массовый налет свиристелей и дроздов-рябинников начался со второй половины января, и плоды рябины были склеваны за 10–11 дней (с 19 по 31 января).

Многие серые вороны оставили гнезда после обильных снегопадов в конце апреля, сильного ливня и холодных ночей с заморозками 13–17 мая.

Феноаномалия раноприлетных видов птиц в марте–апреле составила $2,3 \pm 4,9$ суток. Передовые грачи *Corvus frugilegus* в окрестностях Кирова появились в первых числах марта –

на 11 дней раньше среднемноголетней даты. В обычные сроки прилетели чибис *Vanellus vanellus*, скворец *Sturnus vulgaris* и кряква *Anas platyrhynchos*. Недружным был прилет полевого жаворонка *Alauda arvensis*, зяблика *Fringilla coelebs*, белой трясогузки *Motacilla alba*. С опережением средних дат на 5–8 дней прилетели чайки (озерная *Larus ridibundus* и сизая *L. canus*), черный коршун *Milvus migrans*, дрозды (рябинник и белобровик *Turdus iliacus*), серый журавль *Grus grus*.

В мае птицы прилетали близко к средним многолетним датам или с небольшой задержкой, средняя феноаномалия составила $1,1 \pm 3,3$ суток. Холодная погода повлияла на плодовитость птиц и выживаемость потомства. Меньше, чем в предыдущем году, птенцов было у большой синицы, деревенской ласточки, скворца. Малочисленными были выводки тетеревиных Tetraoninae, отмечалась высокая смертность молодняка.

Звери. Весенняя линька у белки обыкновенной *Sciurus vulgaris* и зайца-беляка *Lepus timidus* задержалась на месяц. Местами незначительно сократилось поголовье кабана *Sus scrofa*. Одна из причин – высокий весенний паводок, в результате которого места их концентрации в период опороса высоко затоплялись.

Заключение

На востоке европейской территории России (Кировская обл.) весна, лето и осень в 2017 г. наступали значительно позже средних дат (от $+1,1 \sigma$ до $+2,4 \sigma$), но по продолжительности были в пределах нормы. Позднее среднемноголетних дат на 8–18 дней началось: зеленение растений при отклонении суммы эффективных температур на $(-11,9)$ – $(18,5)^\circ\text{C}$ от средних значений; зацветание началось позже на 8–20 дней при отклонении суммы эффективных температур на $(-11,9)$ – $(397,1)^\circ\text{C}$; плодоношение началось позже на 9–20 дней при отклонении суммы эффективных температур на (-313) – $(517,1)^\circ\text{C}$.

Аномально холодная весна и лето 2017 г., медленное накопление суммы эффективных температур с апреля по август обусловили замедленное развитие природных процессов с задержкой от среднемноголетних дат от 5 суток в апреле до двух-трех недель в течение лета.

В первой половине вегетационного периода (май–июль) отклонение среднемесячной температуры воздуха на 1°C вызвало отставание в развитии растений в среднем на 5,7 суток.

Погодные условия холодного и дождливого лета 2017 г. оказали негативное влияние на развитие многих вредителей сельскохозяйственных культур. Не были обнаружены такие вредители, как пьявица обыкновенная, ячменный минер и др.

Погодные условия вегетационного периода с многочисленными и продолжительными осадками подтвердили необходимость высева семян озимой ржи только переходящего фонда, где склероции спорыньи теряют способность к прорастанию. В этих условиях недопустимы повторные посевы озимой ржи на полях, освобожденных из-под озимой ржи, что случается при недостатке чистых или занятых паров. Посеянная в оптимальные сроки озимая рожь 2017 г. хорошо раскустилась, а прохладная погода способствовала подготовке растений озимой ржи к зимовке, накоплению запасных питательных веществ.

При недостатке суммы эффективных температур (до 50% нормы) не вызрели плоды тепло-

любивых культур. У большинства рассмотренных видов в 2017 г. отмечалось снижение плодоношения. Сравнение урожайности растений в экстремальные сезоны 2017 и 2010 гг. показало, что листопадные деревья и плодово-ягодные кустарники лучше отреагировали на жаркую и засушливую погоду 2010 г., чем на холодную и дождливую 2017 г.

Анализ реакции животных и растений на аномально холодные и дождливые условия 2017 г. и аномально жаркие, засушливые условия 2010 г. позволил сделать заключение о достаточно широком диапазоне гомеостатических механизмов – адаптации к значительным колебаниям температуры и влажности внешней среды. Участвовавшие в последнее десятилетие погодные аномалии с экстремальными температурно-влажностными показателями для рассмотренных видов естественных и культурных биоценозов находятся в пределах их толерантности и не вызывают необратимых процессов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Груза Г.Н., Ранькова Э.Я.* Наблюдаемые и ожидаемые изменения климата России. Обнинск, 2012. 194 с. [*Gruza G.N., Ran'kova E.Ya.* Nablyudaemye i ozhidaemye izmeneniya klimata Rossii. Obninsk, 2012. 194 s.].
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2017 год. М., 2018. 69 с. [*Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossijskoj Federatsii za 2017 god.* М., 2018. 69 s.].
- Каннер В.Г.* Об организации ежегодных систематических наблюдений над плодоношением древесных пород // Тр. ГНИИЛХ, 1930. Вып. 8. С. 105–147 [*Kapper V.G.* Ob organizatsii yezhegodnykh sistematicheskikh nablyudenij nad plodonosheniem drevesnykh porod // Тр. ГНИИЛХ, 1930. Вып. 8. С. 105–147].
- Киселев А.А., Кароль И.Л.* Череда погодных аномалий – случайность или закономерность? // Природа, 2017. № 7. С. 9–16 [*Kiselev A.A., Karol' I.L.* Chereda pogodnykh anomalij – sluchajnost' ili zakonomernost'? // Priroda, 2017. № 7. S. 9–16].
- Климат Кирова* / Под ред. М.О. Френкеля, Ц.А. Швер. Л., 1982. 215 с. [*Klimat Kirova* / Pod red. M.O. Frenkelya, Ts.A. Shver. L., 1982. 215 s.].
- Кудинов К.А.* Засуха в Жигулях: краткий обзор результатов экологического мониторинга за 2010 г. // Вестник Волжского университета им. В.Н. Татищева, 2011. № 12. С. 51–57 [*Kudinov K.A.* Zasukha v Zhigulyakh: kratkij obzor rezul'tatov ekologicheskogo monitoringa za 2010 g. // Vestnik Volzhskogo universiteta im. V.N. Tatishcheva, 2011. № 12. S. 51–57].
- Мегалинская И.З., Тертица Т.К.* Влияние погодных условий 2010 г. на плодоношение дикорастущих ягодников Печоро-Илычского заповедника // Тр. Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича, 2011. № 9. С. 99–105 [*Megalinskaya I.Z., Tertitsa T.K.* Vliyanie pogodnykh uslovij 2010 g. na plodonoshenie dikorastushchikh yagodnikov Pechoro-Ilychskogo zapovednika // Тр. Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича, 2011. № 9. S. 99–105].
- Минин А.А., Воскова А.В.* Гомеостатические реакции деревьев на современные изменения климата: пространственно-фенологические аспекты // Онтогенез, 2014. Т. 45. № 3. С. 162–169 [*Minin A.A., Voskova A.V.* Gomeostaticheskie reaktsii derev'ev na sovremennye izmeneniya klimata: prostranstvenno-fenologicheskie aspekty // Ontogenez, 2014. T. 45. № 3. S. 162–169].
- О состоянии окружающей среды Кировской области в 2017 году: Региональный доклад.* Киров, 2018. 173 с. [*O sostoyanii okruzhayushchey sredy Kirovskoy oblasti v 2017 godu: Regional'nyj doklad.* Kirov, 2018. 173 s.].
- Переведенцев Ю.П., Френкель М.О., Шаймарданов М.З.* Современные изменения климатических условий и ресурсов Кировской области. Казань, 2010. 242 с. [*Perevedentsev Yu.P., Frenkel' M.O., Shajmardanov M.Z.* Sovremennye izmeneniya klimaticheskikh uslovij i resursov Kirovskoy oblasti. Kazan', 2010. 242 s.].
- Переведенцев Ю.П., Хабутдинов Ю.Г., Гизатуллин Р.Д., Алтухова А.В.* Агрометеорологические условия Приволжского федерального округа // Российский журнал прикладной экологии, 2017. № 1. С. 3–8 [*Perevedentsev YU.P., Khabutdinov YU.G., Gizatullin R.D., Altukhova A.V.* Agrometeorologicheskiye usloviya Privolzhsckogo federal'nogo okruga // Rossijskij zhurnal prikladnoj ekologii, 2017. № 1. S. 3–8].

- Семенов В.А. Глобальное потепление и аномальная погода начала XXI века. Природа, 2013. № 10. С. 31–41 [Seменов V.A. Global'noe poteplenie i anomal'naya pogodnaya nachala XXI veka. Priroda, 2013. № 10. S. 31–41].
- Семенов-Тянь-Шанский О.И. Индикаторное значение многолетних наблюдений // Биологические методы оценки природной среды. М., 1978. С. 7–28 [Semenov-Tyanshanskij O.I. Indikatornoe znachenie mnogoletnikh nablyudenij // Biologicheskie metody otsenki prirodnoj sredy. M., 1978. S. 7–28].
- Соловьев А.Н. Биота и климат. Региональная фенология. М., 2005а. 288 с. [Solov'ev A.N. Biota i klimat. Regional'naya fenologiya. M., 2005a. 288 s.].
- Соловьев А.Н. Сезонные наблюдения в природе. Методика и программа фенологического мониторинга. Киров, 2005б. 96 с. [Solov'ev A.N. Sezonnnye nablyudeniya v prirode. Metodika i programma fenologicheskogo monitoringa. Kirov, 2005b. 96 s.].
- Соловьев А.Н. Зимовки перелетных видов птиц в средних широтах востока Русской равнины // Бюллетень МОИП, отд. биол., 2012. Т. 117. № 3. С. 3–16 [Solov'ev A.N. Zimovki pereletnykh vidov ptits v srednikh shirotakh vostoka Russkoj ravniny // Byulleten' MOIP, otd. biol., 2012. T. 117. № 3. S. 3–16].
- Соловьев А.Н., Шихова Т.Г., Бусыгин Е.И. Влияние погодно-климатических аномалий 2010 года на состояние растений средних широт востока Русской равнины // Вестник Удмуртского университета, 2011. № 4. С. 8–19 [Solov'yev A.N., Shikhova T.G., Busygin Ye.I. Vliyanie pogodno-klimaticheskikh anomalij 2010 goda na sostoyanie rastenij srednikh shirot vostoka Russkoj ravniny // Vestnik Udmurtskogo universiteta, 2011. № 4. S. 8–19].
- Соловьев А.Н., Шихова Т.Г., Бусыгин Е.И. Жизнедеятельность животных средних широт востока Русской равнины в условиях погодно-климатических аномалий // Сельскохозяйственная биология, 2015. Т. 50. № 2. С. 137–151 [Solov'yev A.N., Shikhova T.G., Busygin Ye.I. Zhiznedeyatel'nost' zhivotnykh srednikh shirot vostoka Russkoj ravniny v usloviyakh pogodno-klimaticheskikh anomalij // Sel'skokhozyajstvennaya biologiya, 2015. T. 50. № 2. S. 137–151].
- Фенологические наблюдения: организация, проведение, обработка. Л., 1982. 224 с. [Fenologicheskie nablyudeniya: organizatsiya, provedenie, obrabotka. L., 1982. 224 s.].
- Чуб В.В. Физиологические аспекты реакции растений на аномальные погодные условия 2010 года // Вестник Рязанского университета, 2011. № 32. С. 141–150 [Chub V.V. Fiziologicheskie aspekty reaktsii rastenij na anomal'nye pogodnye usloviya 2010 goda // Vestnik Ryazanskogo universiteta, 2011. № 32. S. 141–150].
- Шихова Т.Г. Границы фенологических сезонов в современных климатических условиях // Экология родного края: проблемы и пути их решения: мат. Всерос. с междунар. уч. науч. конф. Киров, 2018. Кн. 1. С. 13–16 [Shikhova T.G. Granitsy fenologicheskikh sezonov v sovremennykh klimaticheskikh usloviyakh // Ekologiya rodnogo kraja: problemy i puti ikh resheniya: mat. Vseros. s mezhdunar. uch. nach. konf. Kirov, 2018. Kn. 1. S. 13–16].
- Шихова Т.Г., Соловьев А.Н. Вторичное цветение растений в современных условиях // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: мат. Всерос. науч. конф. Пенза, 2016. С. 207–210 [Shikhova T.G., Solov'ev A.N. Vtorichnoe tsvetenie rastenij v sovremennykh usloviyakh // Sovremennye kontseptsii ekologii biosistem i ikh rol' v reshenii problem sokhraneniya prirody i prirodopol'zovaniya: mat. Vseros. nach. konf. Penza, 2016. S. 207–210].
- Шульц Г.Э. Общая фенология. Л., 1981. 188 с. [Shul'cs G.E. Obschchaya fenologiya. L., 1981. 188 s.].
- Эчеди Й.Й. Влияние погодных аномалий вегетационного периода 2010 г. на состояние и продуктивность плодовых и ягодных культур в Московском регионе // Плодоводство и ягодоводство России, 2011. Т. 28. № 2. С. 329–340 [Echedi Y.Y. Vliyanie pogodnykh anomalij vegetatsionnogo perioda 2010 g. na sostoyanie i produktivnost' plodovykh i yagodnykh kul'tur v Moskovskom regione // Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii, 2011. T. 28. № 2. S. 329–340].
- Юдина В.Ф., Белоногова Т.В., Колупаева К.Г., Муратов Ю.М., Богданова Г.А. Брусника. М., 1986. 80 с. [Yudina V.F., Belonogova T.V., Kolupaeva K.G., Muratov Yu.M., Bogdanova G.A. Brusnika. M., 1986. 80 s.].
- Ahas R., Aasa A. The effects of climate change on the phenology of selected Estonian plant, bird and fish populations // International Journal of Biometeorology, 2006. Vol. 51. P. 17–26.
- Blunden J., Arndt D.S., Baringer M.O. State of the Climate in 2010 // Bulletin of the American Meteorological Society, 2011. Vol. 92. N 6. P. 1–266.
- Bronnimann S. Climatic Changes Since 1700 (Advances in Global Change Research Series) // Springer International Publishing Switzerland 2015.
- Doi H., Takahashi M. Latitudinal patterns in phenological responses of leaf colouring and fall to climate change in Japan // Global Ecology and Biogeography, 2008. Vol. 17. P. 556–561.
- Estrella N., Sparks T.H., Menzel A. Trends and temperature response in the phenology of crops in Germany // Global Change Biology, 2007. N 13. P. 1737–1747.
- Gill A.L., Gallinat A.S., Sanders-DeMott R., Rigden A.J., Gianotti D.J.S., Mantooth J.A., Templer P.H. Changes in autumn senescence in northern hemisphere deciduous trees: a metaanalysis of autumn phenology studies // Annals of Botany. 2015. Vol. 116. N 6. P. 875–888.
- Gordo O., Sanz J.J. Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems. Global Change Biology. 2010. N 16. P. 1082–1106.
- Lehikoinen E., Sparks T.H. Bird migration // Effects of climate change on birds. Oxford, 2010. P. 89–112.
- Logan J.A., Régnière J., Powell J.A. Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics // Frontiers in Ecology and the Environment, 2003. Vol. 1. N 3. P. 130–137.
- Mann M. E., Rahmstorf S., Kornhuber K., Steinman B.A., Miller S.K., Coumou D. Influence of Anthropogenic Climate Change on Planetary Wave Resonance and Extreme Weather Events // Scientific Reports. 2017. N 7. P. 45242.
- Martin-Vertedor D., Ferrero-García J.J., Torres-Vila L.M. Global warming affects phenology and voltinism of *Lobesia botrana* in Spain // Agricultural and Forest Entomology. 2010. Vol. 12. N 2. P. 169–176.
- Parmesan C. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warm-

- ing // *Global Change Biology*. 2007. N 13. P. 1860–1872.
- Phenology and Climate Change* / Xiaoyang Chang (ed.). Croatia, 2012.
- Schonwiese C.-D., Janoschitz R. *Klima-Trendatlas Europa 1901–2000*. Berichte Inst. Atmosphäre Umwelt, Univ. Frankfurt/M., 2008. 64 p.
- Semenov V.A. Arctic warming favours extremes // *Nature Climate Change*. 2012. Vol. 2. N 5. P. 315–316.
- Thuiller W., Lavergne S., Roquet C., Boulangéat I., Laffourcade B., Araujo M.B. Consequences of climate change on the tree of life in Europe // *Nature*. 2011. Vol. 470. P. 531–534.
- Visser M.E., Marvelde L., Lof M.E. Adaptive phenological mismatches of birds and their food in a warming world // *Journal of Ornithology*, 2012. Vol. 153. N 1. P. 75–84.
- WMO, *Guide to Climatological Practices*, Third edition, WMO- No.100, Geneva, 2011.
- Zolina O., Simmer C., Belyaev K. et al. Changes in the duration of European wet and dry spells during the last 60 years // *Journal of Climate*, 2013. Vol. 26. N 6. P. 2022–2047.

Поступила в редакцию / Received 19.12.2018

Принята к публикации / Accepted 08.01.2019

PHENOLOGICAL CONSEQUENCES OF THE COLD SUMMER OF 2017

A.N. Solovjev¹, T.G. Shikhova², E.I. Busygin³

The influence of climatic anomalies on the vital activity of plants and animals was assessed by the results of phenological observations in the east of the Russian Plain within the Kirov region under conditions of a temperate continental climate with a long cold snowy winter and a moderately warm short summer with large daily and seasonal temperature and humidity changes. The dates of the onset of the main seasonal developmental phases in 57 plant species, 21 species of fungi and 52 species of animals in 2017 in comparison with the mean annual and dates of the anomalously hot and dry summer of 2010 were analyzed. In 2017, the temperature of the spring and summer months was below the norm by 2–3 °C. By the end of August, the sum of the effective temperatures amounted to half the average long-term value. Comparing the dates of the onset of the phenological phases of the development of plants, fungi and animals for two vegetation periods that are abnormal in temperature and humidity, very hot and droughty in 2010 and very cold and rainy in 2017, showed that most of the species examined were in these years in pessimile for them weather and climate conditions. The anomalously cold spring and summer of 2017, the slow accumulation of the sum of effective temperatures from April to August caused the slow development of natural processes with a delay from the average annual dates from 5 days in April to two to three weeks during the summer. The deficit of the average monthly air temperature by 1 °C caused a lag in the development of plants on average by 5.7 days in the first half of the growing season (May–July). With a lack of the sum of effective temperatures (up to 50% of the norm), the fruits of heat-loving crops did not come to life. In most of the species examined, in 2017, fructification decreased. Comparison of plant yields in the extreme seasons of 2017 and 2010 showed that deciduous trees and fruit and berry bushes responded better to the hot and arid weather of 2010 than to the cold and rainy season of 2017. In 2017, many pests of agricultural crops were absent. The development of invertebrate animals was delayed on average: in May–June, by 14–17; in July – 9; in August – 3 days. Analysis of the reaction of animals and plants to the abnormally cold conditions of 2017 and the anomalously hot, arid conditions of 2010 made it possible to draw a conclusion about a rather wide range of homeostatic mechanisms – adaptation to significant fluctuations in temperature and humidity of the environment.

Key words: animals, plants, mushrooms, agricultural crops, phenological phenomena, climatic anomalies, Russian plain.

¹ Solovyov Albert Nikolaevich, D. of Biological sciences, PhD of Geographic sciences; Leading Researcher Prof. B.M. Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, 79 ul. Preobrazhenskaya, Kirov, 610000 Russia (biomon@mail.ru); ² Tatyana Gennadievna Shikhova, PhD of Biological sciences, Senior Researcher, Prof. B.M. Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, 79 ul. Preobrazhenskaya, Kirov, 610000 Russia (biota.vniioz@mail.ru); ³ Evgeny Busygin Prof. B.M. Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, 79 ul. Preobrazhenskaya, Kirov, 610000 Russia.

УДК 599.426+574.9

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ НЕТОПЫРЯ КУЛЯ *PIPISTRELLUS KUHLI* (CHIROPTERA: VESPERTILIONIDAE) В ПРЕДУРАЛЬЕ И НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

В.П. Снитко¹, Л.В. Снитко²

Представлены новые данные о находках нетопыря Куля *Pipistrellus kuhli* (Chiroptera: Vespertilionidae) в Предуралье и на Южном Урале. Вид обнаружен на территории 5 из 18 исследованных муниципальных образований Оренбургской обл. В 7 точках отловлено 32 экз. *P. kuhli*. Приведена информация о местах обитания вида, датах обнаружения, сведения о животных (пол, возраст, репродуктивное состояние). Места регистрации вида расположены вблизи населенных пунктов в поймах рек Самара, Урал, Сакмара и Песчанка. Проникновение *P. kuhli* в Оренбургскую обл. началось, вероятно, в 1997 г., а к 2008 г. вид, перемещаясь вдоль р. Урал, преодолел расстояние около 900 км до г. Магнитогорск. В последние 7–8 лет в Предуралье и на Южном Урале произошла натурализация вселенца, о чем свидетельствуют находки в период активности размножающихся и молодых животных. По результатам отловов установлено, что нетопырь Куля – широко распространенный, но немногочисленный вид в области (относительное обилие 2,7%, встречаемость 2,6%).

Ключевые слова: рукокрылые, Нетопырь Куля *Pipistrellus kuhli*, распространение, Предуралье, Южный Урал.

Изменения в климате и землепользовании, загрязнение, а также распространение чужеродных видов оказывают глубокое воздействие на биоразнообразие. В то время как у многих видов летучих мышей в ответ на деятельность человека происходит снижение численности популяций, некоторые виды успешно приспосабливаются в измененных человеком ландшафтах и даже расширяют границы ареалов, оказывая влияние на аборигенную фауну. В отечественной фауне одним из таких чужеродных саморасселяющихся видов является нетопырь Куля *Pipistrellus kuhli*. Нетопырь Куля – типично синантропный оседлый вид летучих мышей. Распространение вида связано с лесными и лесостепными биотопами в аридных и семиаридных областях Африки, Средиземноморья, южной, центральной и юго-восточной Европы, на Кавказе, в Передней и Средней Азии, северной Индии, Китае, Бирме (Крускоп, 2012). До середины XX в. на территории бывшего СССР *P. kuhli* встречался только в Крыму, Закавказье и Средней Азии (низовья р. Аму-Дарья и окрестности Аральска), где считался редким (Кузякин, 1950; Стрелков, 1963). Со второй половины XX в.

и до настоящего времени на европейской территории России наблюдается тенденция расширения границ ареала вида в северном и восточном направлениях (Стрелков, Ильин, 1990; Бобров и др., 2008; Лада, 2010; Смирнов, Вехник, 2011; Миноранский, Малиновкин, 2015). В настоящее время в России вид отмечен на севере до Московской обл. и Удмуртии, а на востоке через юг Среднего Поволжья до Южного Урала. Интенсивное расширение ареала происходит в основном за счет населенных пунктов и антропогенно измененных территорий (Бобров и др., 2008). В Предуралье и на Урале статус вида нуждается в уточнении, так как данные об обитании ограничены сведениями о случайных находках в период зимовки: в Удмуртии 8.12.1991 (1♀) (Капитонов, Григорьев, 1995), в Челябинской обл. 23.12.2008 (1♀, 1♂, ?) (Снитко, 2010) и в Оренбургской обл. 6.12.2008 (1♀) (Давыгора и др., 2009), а исследованиями, проводившимися на этой территории, в летний период выявить присутствие нетопыря Куля не удалось (Капитонов и др., 1997; Ильин и др., 2002; Снитко, Снитко, 2015, 2017а). Объяснить это можно как недостаточной на тот момент исследованно-

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

стью урбанизированных территорий, так и низкой численностью вида. В настоящей работе представлены данные о новых находках нетопыря Куля в Предуралье и на Южном Урале.

Материал и методы

Материал по рукокрылым получен в ходе экспедиционных работ в июне–сентябре 2015 и 2016 гг. на территории Оренбургской обл. Для отлова летучих мышей использовали 2–4 паутинные сети (12×4 м). Сети крепили к специальным разборным алюминиевым стойкам длиной 7 м и телескопическим удочкам (6 м) (Снитько, Снитько, 2012). Отловы проводили на предполагаемых маршрутах пролетов рукокрылых: в населенных пунктах, по берегам водоемов, в поймах рек. Пойманных летучих мышей передерживали в мешочках и контейнерах, а днем осматривали, определяли вид, пол, измеряли, взвешивали, фотографировали, после чего отпускали. Возраст определяли визуально по степени окостенения эпифизов костей крыла – метакарпалий и фаланг (Стрелков, 1963). Пролеты рукокрылых отслеживали с помощью ультразвукового детектора «Pettersson Electronic D240» (Швеция). Координаты точек отлова определяли с помощью навигатора «Garmin GPSmap 76C».

Результаты исследований

Всего в процессе экспедиционных работ 2015 и 2016 гг. на территории пяти муниципальных образований Оренбургской обл. было отловлено 32 экз. *P. kuhli* (рисунок). Ниже приведена информация о местах обнаружения нетопыря Куля с географическими координатами, даты отловов, сведения о животных (численность, пол, возраст, репродуктивное состояние).

Оренбургская область

1. Сорочинский городской округ: окрестности г. Сорочинск (52°25'49.7" с.ш., 53°10'18.1" в.д.), 29–30.06.2016 на р. Самара, 5 экз. (3♀♀ (лактация) и 2♂♂ ad).

2. Илекский р-н: с. Илек (51°31'13.1" с.ш., 53°21'19.2" в.д., 58 м над ур. моря), пойма р. Урал, 14–15.07.2016, 2 экз. (1♂ ad, 1♂ sad).

3. Илекский р-н: окрестности с. Городище (51°39'01.3" с.ш., 54°22'01.8" в.д., 72 м над ур. моря), 15–16.07.2016, пойма р. Урал, 3♀♀ ad (постлактация).

4. Переволоцкий р-н: с. Чесноковка, 06.12.2008 в деревянном строении за боковой стойкой каркаса окна обнаружен зимовавший *P. kuhli*, 1♀ ad (Давыгора и др., 2009).

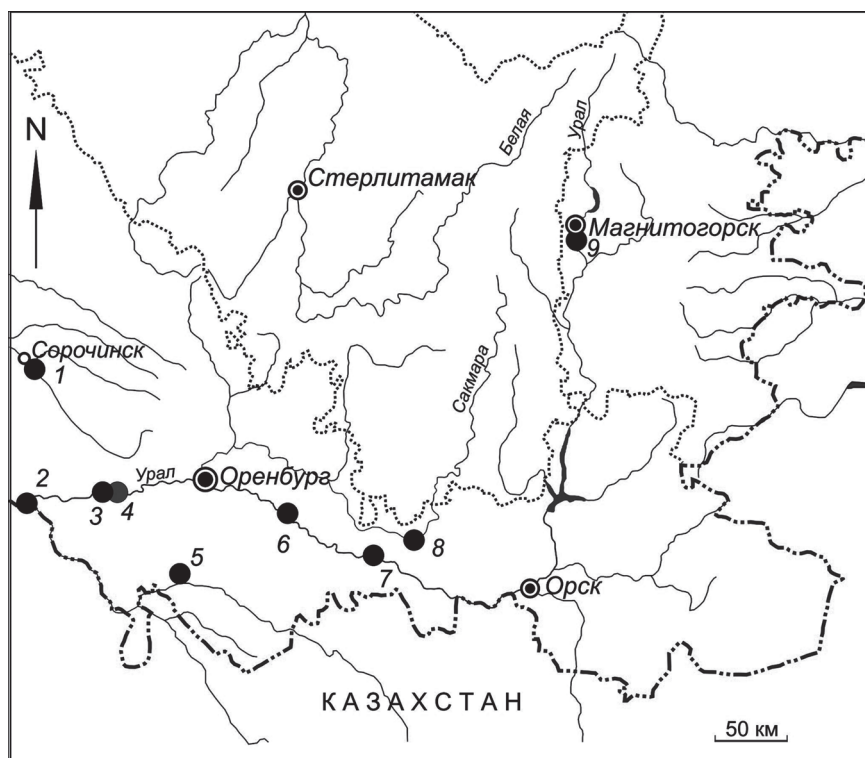


Схема мест находок *Pipistrellus kuhli* в Предуралье и на Южном Урале. Оренбургская обл.: 1 – окрестности г. Сорочинск, 2 – с. Илек, 3 – окрестности с. Городище, 4 – с. Чесноковка, 5 – окрестности г. Соль-Илецк, 6 – окрестности с. Рождественка, 7 – окрестности с. Донское, 8 – г. Кувандык; Челябинская обл.: 9 – г. Магнитогорск

5. Соль-Илецкий городской округ: окрестности г. Соль-Илецк (51°08'50.8" с.ш., 55°00'55.9" в.д., 112 м над ур. моря), 23–24.07.2015 на берегу р. Песчанка и оз. Родниковое отловлено 4 экз. (2♀♀ ad, 2♂♂ sad); там же, 24–25.07.2015 отловлено 14 экз. (4♀♀ и 5♂♂ ad, 2♀♀ и 3♂♂ sad) (Снитыко, Снитыко, 2017).

6. Беляевский р-н: окрестности с. Рождественка (51°39'35.8" с.ш., 55°50'19.0" в.д., 107 м над ур. моря), 12–13.07.2016, турбаза «Прогресс», пойма р. Урал, 1♂ ad.

7. Беляевский р-н: окрестности с. Донское (51°23'11.1" с.ш., 56°52'08.2" в.д., 137 м над ур. моря), 13–14.08.2015 на берегу р. Урал, 1♂ sad (Снитыко, Снитыко, 2017).

8. Кувандыкский городской округ: г. Кувандык (51°29'15.9" с.ш., 57°20'12.1" в.д., 196 м над ур. моря), 10–11.08.2015 в пойме р. Сакмара, 2 экз. (1♀ ad, 1♀ sad) (Снитыко, Снитыко, 2017).

Челябинская область

9. Магнитогорский городской округ: г. Магнитогорск, 23.12.2008 в Индустриально-педагогическом колледже под подоконником обнаружены 3 экз. (1♀, 1♂, ?) (Снитыко, 2010).

Таким образом, в 2015 и 2016 гг. в ходе работ на территории пяти (из 18 исследованных) муниципальных образований Оренбургской обл. в 7 точках отловлено 32 экз. *P. kuhli*. Места регистрации вида расположены вблизи населенных пунктов в поймах рек Самара, Урал, Сакмара и Песчанка. С 1988 г. вид стали регистрировать на сопредельной территории Саратовской обл. (на юге области) (Стрелков, Ильин, 1990), с 1995 г. – в Саратове, с 1997 г. – в Самарской обл. (Смирнов, Вехник, 2011). Вероятно, проникновение нетопыря Куля в Оренбургскую обл. началось в 1997 г., а к 2008 г. вид, двигаясь вдоль р. Урал, преодолел расстояние около 900 км до г. Магнитогорск. В последние 7–8 лет в Предуралье и на Южном Урале произошла натурализация вселенца, о чем свидетельствуют находки размножающихся и молодых животных в период активности. По данным наших отловов, *P. kuhli* – широко распространенный, но немногочисленный вид в Оренбургской обл.: относительное обилие 2,7%, встречаемость 2,6%. Для изучения расселения животных далее на восток и на север, выявления вида в Башкортостане и новых мест обитания в Челябинской обл. требуются дополнительные исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. М., 2008. 232 с. [Bobrov V.V., Varshavskij A.A., Hlyap L.A. Chuzherodnye vidy mlekopitayushchikh v ekosistemakh Rossii. M., 2008. 232 s.]
- Давыгора А.В., Ильин В.Ю., Смирнов Д.Г., Шепелев А.А. Современные восточные пределы распространения *Pipistrellus kuhli* в России // Современные проблемы зоо- и филогенетики млекопитающих: материалы конференции. М., 2009. С. 28 [Davygora A.V., Il'in V.Yu., Smirnov D.G., Shepelev A.A. Sovremennye vostochnye predely rasprostraneniya *Pipistrellus kuhli* v Rossii // Sovremennye problemy zoo- i filogeografii mlekopitayushchikh: materialy konferentsii. M., 2009. S. 28].
- Ильин В.Ю., Курмаева Н.М., Титов С.В., Смирнов Д.Г. К фауне рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) Оренбургской области // Животный мир Южного Урала и Северного Прикаспия. Тезисы докладов и материалы III региональной конференции. Оренбург, 1995. С. 16–19 [Il'in V.Yu., Kurmaeva N.M., Titov S.V., Smirnov D.G. K faune rukokrylykh (Chiroptera: Vespertilionidae) Orenburgskoy oblasti // Zhivotnyj mir Yuzhnogo Urala i Severnogo Prikaspiya. Tezisy dokladov i materialy III regional'noj konferentsii. Orenburg, 1995. S. 16–19].
- Ильин В.Ю., Смирнов Д.Г., Янышева Н.М. Новые места находок рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) на Южном Урале и прилегающих территориях // Фауна и экология животных. Вып. 3. Пенза, 2002. С. 136–147 [Il'in V.Yu., Smirnov D.G., Yanyasheva N.M. Novye mesta nakhodok rukokrylykh (Chiroptera: Vespertilionidae) na Yuzhnom Urale i prilezhashchih territoriyakh // Fauna i ekologiya zhivotnykh. Vyp. 3. Penza, 2002. S. 136–147].
- Капитонов В.И., Григорьев А.К. Материалы к фауне и экологии рукокрылых Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. 1995. № 3. С. 70–81 [Kapitonov V.I., Grigor'ev A.K. Materialy k faune i ekologii rukokrylykh Udmurtii // Vestnik Udmurtskogo universiteta. 1995. № 3. S. 70–81].
- Крускоп С.В. Отряд Chiroptera // Млекопитающие России: систематико-географический справочник / под редакцией: И.Я. Павлинов, А.А. Лисовский. М., 2012. С. 73–126 [Kruskop S.V. Otryad Chiroptera // Mlekopitayushchie Rossii: sistematiko-geograficheskij spravochnik / pod redaktsiej: I.Ya. Pavlinov, A.A. Lisovskiy. M., 2012. S. 73–126].
- Кузякин А.П. Летучие мыши (Систематика, образ жизни и польза для сельского и лесного хозяйства). М., 1950. 444 с. [Kuz'yakin A.P. Letuchie myshi (Sistematika, obraz zhizni i pol'za dlya sel'skogo i lesnogo khozyajstva). M., 1950. 444 s.]
- Лада Г.А. Находка нетопыря Куля (*Pipistrellus kuhli*) в Тамбовской области // Зоологический журнал. 2010. Т. 89. № 7. С. 888–890 [Lada G.A. Nahodka netopyrya Kulya (*Pipistrellus kuhli*) v Tambovskoj oblasti // Zoologicheskij zhurnal. 2010. T. 89. № 7. S. 888–890].
- Миноранский В.А., Малиновкин А.В. Нетопырь Куля (*Pipistrellus kuhli*) в Ростовской области // Изв. вузов.

- Северо-Кавказский регион. Естественные науки. 2015. № 2. С. 80–83. [Minoranskij V.A., Malinovkin A.V. Netopyr' Kulya (*Pipistrellus kuhli*) v Rostovskoj oblasti // Izvestiya vuzov. Severo-Kavkazskij region. Estestvennye nauki. 2015. № 2. S. 80–83].
- Снитко В.П. Новые данные по распространению рукокрылых в Зауралье (Челябинская область) // Plecotus et al. M., 2010. № 13. С. 38–41 [Snit'ko V.P. Novye dannye po rasprostraneniyu rukokrylykh v Zaural'e (Chelyabinskaya oblast'). Plecotus et al. M., 2010. № 13. S. 38–41].
- Снитко В.П., Снитко Л.В. Методы установки и использования паутинных сетей для отлова рукокрылых // Зоологический журнал. 2012. Т. 91. № 12. С. 1520–1526 [Snit'ko V.P., Snit'ko L.V. Metody ustanovki i ispol'zovaniya pautinnykh setej dlya otlova rukokrylykh // Zoologicheskij zhurnal. 2012. T. 91. № 12. S. 1520–1526].
- Снитко В.П., Снитко Л.В. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) Предуралья и Южного Урала (Республика Башкортостан) // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. № 12. С. 1436–1456 [Snit'ko V.P., Snit'ko L.V. Rukokrylye (Chiroptera, Vespertilionidae) Predural'ya i Yuzhnogo Urala (Respublika Bashkortostan) // Zoologicheskij zhurnal. 2015. T. 94. № 12. S. 1436–1456].
- Снитко В.П., Снитко Л.В. Новые данные о распространении рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) в Оренбургской области // Зоологический журнал. 2017. Т. 96. № 1. С. 83–89 [Snit'ko V.P., Snit'ko L.V. Novye dannye o rasprostraneniі rukokrylykh (Chiroptera, Vespertilionidae) v Orenburgskoj oblasti // Zoologicheskij zhurnal. 2017. T. 96. № 1. S. 83–89].
- Снитко В.П., Снитко Л.В. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) Южного Урала (Челябинская область) // Зоологический журнал. 2017а. Т. 96. № 2. С. 320–349 [Snit'ko V.P., Snit'ko L.V. Rukokrylye (Chiroptera, Vespertilionidae) Yuzhnogo Urala (Chelyabinskaya oblast') // Zoologicheskij zhurnal. 2017a. T. 96. № 2. S. 320–349].
- Смирнов Д.Г., Вехник В.П. О современном распространении *Pipistrellus kuhli* (Chiroptera: Vespertilionidae) в Поволжье // Поволжский экологический журн. 2011. № 2. С. 193–202 [Smirnov D.G., Vekhnik V.P. O sovremennom rasprostraneniі Pipistrellus kuhli (Chiroptera: Vespertilionidae) v Povolzh'e // Povolzhskij ekologicheskij zhurnal. 2011. № 2. S. 193–202].
- Стрелков П.П. Отряд Chiroptera – Рукокрылые // Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. М.; Л., 1963. Вып. 82. С. 122–218 [Strelkov P.P. Otryad Chiroptera – Rukokrylye // Mlekoopitayushchie fauny SSSR. Ch. 1. Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemye Zoologicheskim institutom AN SSSR. M.; L., 1963. Вып. 82. S. 122–218].
- Стрелков П.П., Ильин В.Ю. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья // Фауна, систематика и эволюция млекопитающих. Труды Зоологического ин-та АН СССР. Л., 1990. Т. 225. С. 42–167 [Strelkov P.P., Il'in V.Yu. Rukokrylye (Chiroptera, Vespertilionidae) yuga Srednego i Nizhnego Povolzh'ya // Fauna, sistematika i evolyutsiya mlekoopitayushchikh. Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR. L., 1990. T. 225. S. 42–167].

Поступила в редакцию / Received 24.07.2018
Принята к публикации / Accepted 24.01.2019

NEW DATA ON THE DISTRIBUTION OF KUHLS' PIPISTRELLE *PIPISTRELLUS KUHLI* (CHIROPTERA: VESPERTILIONIDAE) IN THE URALS AND SOUTHERN URALS

V.P. Snit'ko¹, L.V. Snit'ko²

New data on the findings in 2015 and 2016 of Kuhl's Pipistrelle *Pipistrellus kuhli* (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Urals and the southern Urals are presented. The species was found in the Orenburg region on the territory of 5 (out of 18 investigated) municipalities. In 7 points 32 copies of *P. kuhli* are caught. The information about the habitat and dates of species detection, information about these animals (sex, age, reproductive state) is given. All the registration point close to human settlements in the flood plains of the rivers Samara, the Urals, the Sakmara and the Peshchanka. On the territory of the Orenburg region Kuhl's Pipistrelle probably appeared in 1997, and by 2008, moving along the Ural river, covered a distance of about 900 km to the city of Magnitogorsk. In the last 7–8 years naturalization of the universe took place in the Urals and the southern Urals, as evidenced by the findings of breeding and young animals during the summer activity. By results of catching it is established that *P. kuhli* is widespread, but not numerous species in the Orenburg region: relative abundance of 2,7%, occurrence of 2,6%.

Key words: Chiroptera, bats, Kuhl's Pipistrelle *Pipistrellus kuhli*, distribution, the Urals, southern Urals.

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

УДК: 595.351.6

ПЕЛАГИЧЕСКОЕ ОБРАСТАНИЕ В ПРИБРЕЖЬЕ ВЬЕТНАМА

И.Н. Ильин¹, Ю.Л. Ковальчук², О.П. Полтаруха³

Исследовано пелагическое обрастание, образованное преимущественно *Lepas anatifera*, в заливе Нячанг (Вьетнам) Южно-Китайского моря и вблизи него. Оценена структура сообщества и динамика его развития, а также размерная структура популяций доминирующего вида. Полученные данные свидетельствуют о непрерывном или, по крайней мере, многократном заносе личинок *L. anatifera* в залив Нячанг, что соответствует результатам гидрологических наблюдений. Рассчитанная нами скорость прироста капитулулов *L. anatifera* в заливе Нячанг достигала 0,55 мм/сут., что близко к средним показателям для других районов Мирового океана.

Ключевые слова: пелагическое обрастание, усонogie ракообразные, Lepadidae, побережье Вьетнама.

Пелагическое обрастание в Мировом океане, представленное в основном Lepadidae (Crustacea) ранее, как правило, связывали с районами, удаленными от побережья (Зевина, 1972; Ильин, 2008). К настоящему времени основные особенности экологии отдельных представителей и сообществ Lepadidae исследованы относительно неплохо. Однако вблизи от берегов экологически корректные исследования Lepadidae начались лишь недавно. Соответствующее профессиональное изучение обрастания *Lepas anatifera* на расстоянии около 300 м от берега (Наваринская бухта Ионического моря) было проведено В.Х. Руколем с соавторами (Ильин и др., 2000).

В 2004 г. в побережье Южно-Китайского моря в районах залива Нячанг, где Lepadidae неоднократно находили в выбросах плавающих объектов, нам удалось начать специальные исследования пелагического обрастания (табл. 1). Исследования проводились О.П. Полтарухой по разработанному ранее методикам, в которые были внесены некоторые изменения (Ильин, 2008). На рис. 1 показано расположение станций, на которых отбирались пробы.

Исследуемые объекты осматривали, брали качественные и количественные пробы обрастания, которые фиксировали 70%-м этиловым спиртом. Пробы брали с полиэтиленовых тро-

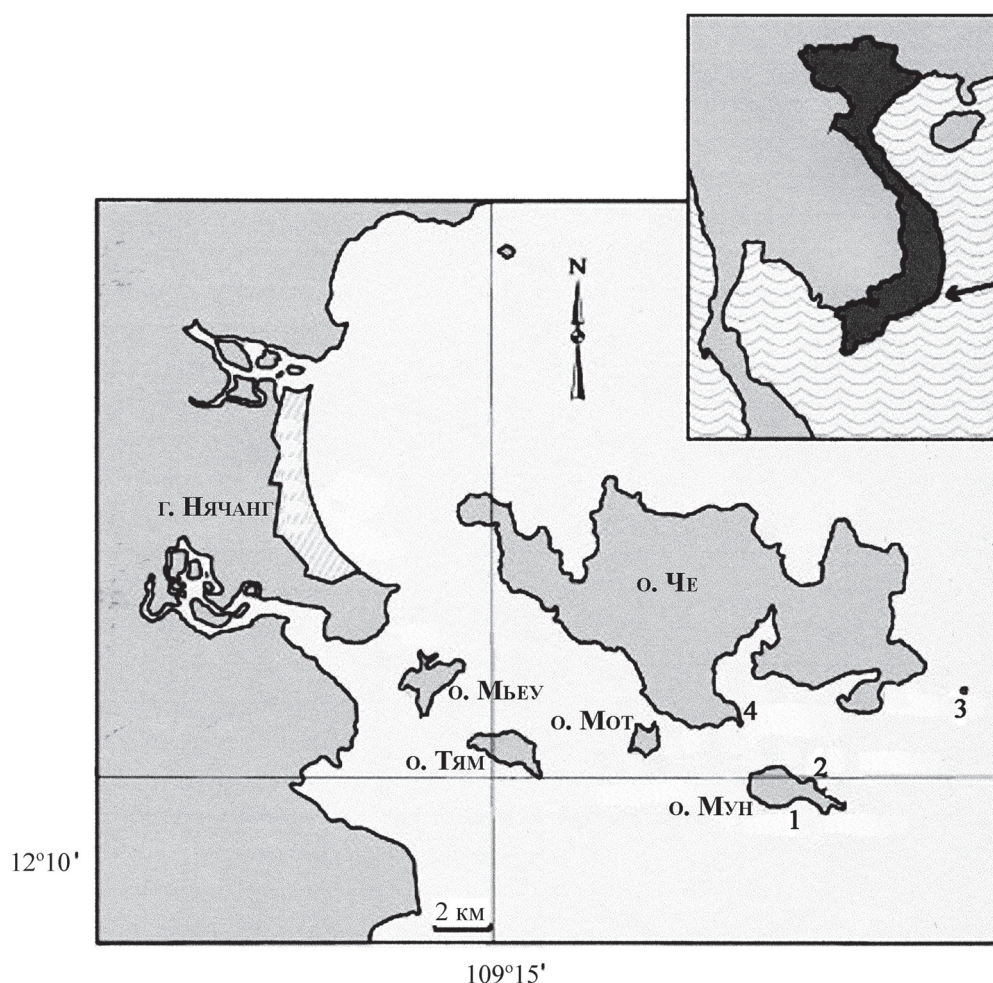
Т а б л и ц а 1

Обрастание *L. anatifera**

Район	Дата взятия пробы	Плотность поселения, экз./дм ²	Биомасса, г/дм ²
Южнее о. Мун	15.06.2004	81,00	13,7
	13.08.2005	8,75	20,8
Севернее о. Мун	2.07.2004	18,20	2,7
	13.08.2005	62,50	5,3
Восточнее о. Че	11.06.2004	61,5	27,7
	13.08.2005	26,87	39,5
Бухта Дам Бай	5.04.2014	19,0	17,2

* По: (Iljin et al., 2017) с изменениями.

Все сотрудники ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский просп., 33: ¹ Ильин Игорь Николаевич – вед. науч. сотр., докт. биол. наук (iniljin2@gmail.com); ² Ковальчук Юлия Лукинична – ст. науч. сотр., канд. биол. наук (jlkovalchuk@rambler.ru); ³ Полтаруха Олег Павлович – ст. науч. сотр., канд. биол. наук (poltarukha@rambler.ru).



Станции, на которых проводилось изучение пелагического обрастания: 1 – южнее о. Мун, 2 – севернее о. Мун, 3 – восточнее о. Че, 4 – бухта Дам Бай

Таблица 2

Характеристика обрастания *L. anatifera**

Район	Плотность поселения, экз./дм ²	Биомасса, г/дм ²	Максимальный прирост капитулулов, мм/сут.
Южнее о. Мун	11,5	0,281	0,47
Севернее о. Мун	3,5	0,084	0,47
Восточнее о. Че	6,5	0,737	0,55

*По: (Pijñ et al., 2017) с изменениями.

сов буев и рыбачьих сетей (в 2004 г. с площади 2,0 дм², в 2005 г. с площади 1,6 дм²), которые находились в море неустановленное время на расстоянии около 30–40 м от берега. В 2005 г. с 13.07 по 13.08 исследовали динамику биоценозов *L. anatifera*, используя отрезки полиэтиленового троса общей площадью 1,6 дм², прикрепленные к основному тросу (табл. 2). В 2014 г. изучали обрастание береговых скал бухты Дам

Бай, которые обнажались при отливе. Пробы для изучения брали с площади 1 дм² (Pijñ et al., 2017). Исследовали также плавник и выбросы на берегу.

Поверхность всех исследуемых субстратов была вполне благоприятна для оседания личинок рассматриваемых обрастателей. При взятии проб в бухте Дам Бай температура воды составляла 27 °С, соленость – 33‰.

Т а б л и ц а 3

Плотность и биомасса компонентов сообществ обрастания на тресах*

Компоненты сообществ обрастания						Общая биомасса, г/дм ² **
<i>Lepas anatifera</i> , г/дм ² (экз./дм ²)	<i>Amphibalanus amphitrite</i> , г/дм ² (экз./дм ²)	<i>Megabalanus tintinnabulum</i> , г/дм ² (экз./дм ²)	Bivalvia, г/дм ² (экз./дм ²)	Algae, г/дм ²	Hydroidea, г/дм ²	
Южнее о. Мун						
20,75 (8,75)	6,31 (5,17)	9,87 (3,02)	4,81 (1,06)	3,94	3,09	48,77
Севернее о. Мун						
5,25 (62,5)	–	–	–	1,12	2,45	8,82
Восточнее о. Че						
39,5 (26,87)	–	–	–	3,63	4,21	47,33

* Данные пересчитаны на 1 дм², ** не найдено.

Т а б л и ц а 4

Динамика биоценозов *L. anatifera**

Номер района	Компоненты сообществ обрастания, г/дм ² (экз./дм ²)			Общая биомасса, г/дм ²
	<i>L. anatifera</i>	Algae	Hydroidea ²⁾	
экспонирование 13.07–28.07.2005				
1	0,006 (0,5)	0,002	0,003	0,011
2	0,007 (0,5)	0,002	0,004	0,013
3	0,027 (1)	0,004	0,002	0,033
экспонирование 13.07–1.08.2005				
1	0,078 (3)	0,003	0,004	0,085
2	0,026 (1,5)	0,004	0,003	0,033
3	0,135 (3)	0,008	0,006	0,149
экспонирование 13.07–7.08.2005				
1	0,098 (4)	0,003	0,004	0,105
2	0,059 (3)	0,004	0,005	0,068
3	0,328 (2,5)	0,013	0,018	0,359
экспонирование 13.07–10.08.2005				
1	0,15 (5)	0,004	0,004	0,158
2	0,06 (2)	0,005	0,006	0,071
3	0,521 (6)	0,013	0,02	0,554
экспонирование 13.07–13.08.2005				
1	0,281 (11,5)	0,005	0,004	0,29
2	0,084 (3,5)	0,005	0,007	0,096
3	0,737 (6,5)	0,015	0,021	0,773

Пр и м е ч а н и я: *данные пересчитаны на 1 дм²; номера районов: 1 – южнее о. Мун, 2 – севернее о. Мун, 3 – восточнее о. Че.

Т а б л и ц а 5

Размерный состав *L. anatifera* в исследованных акваториях

Длина капитулумов, мм	Плотность <i>L. anatifera</i> , экз./2 дм ²		
	южнее о. Мун 15.06.2004	севернее о. Мун 2.07.2004	восточнее о. Че 11.06.2004
3	1	2	–
4	1	6	2
5	3	22	1
6	7	14	3
7	10	14	1
8	7	16	2
9	13	7	1
10	35	8	3
11	38	2	4
12	3	–	6
13	6	–	4
14	3	–	16
15	–	–	26
16	–	–	19
17	–	–	11
18	–	–	10
19	–	–	9
20	–	–	4
21	–	–	1

В исследуемых районах, исключая бухту Дам Бай, были обнаружены *Lepas anatifera* L., 1758, Hydroidea и Algae. В одном из районов были обнаружены также Balanidae (*Amphibalanus amphitrite* (Darwin, 1854) и *Megabalanus tintinnabulum* (L., 1758), в другом – несколько особей *Conchoderma virgatum* (Spengler, 1790) (рис. 1). В бухте Дам Бай обнаружена только *L. anatifera* (Иjin et al., 2017). Отметим, что *L. anatifera* нами неоднократно отмечались на плавнике в береговых выбросах, например на кусках пенопласта (20.07.2011 – пляж г. Нячанг, около 20 м от берега; 4.04.2014 – бухта Дам Бай, примерно в 100 м от берега).

Весьма показательно, что плотность *L. anatifera*, а следовательно, число осевших цирисовидных личинок, существенно различается в разных районах (табл. 2–5). Это свидетельствует о неравномерности поступлении данного вида в прибрежные воды рассматриваемого региона. Вполне закономерно, что в анализируемых акваториях показатели скорости роста *L.*

anatifera (табл. 2) практически не различаются. Не удивительно, что величины прироста их капитулумов близки к наблюдаемым в иных регионах, благоприятных для развития этих ракообразных. Например, в Тихом океане (буйковый полигон восточнее Японских островов) при экспонировании субстратов в течение 24–40 суток (в основном при температуре 24–28 °С) рассматриваемый показатель для *L. anatifera* составлял 0,42–0,58 мм/сут. (Резниченко 1981). Прирост капитулумов в трех исследуемых районах при экспонировании в течение 1 месяца составлял 0,47–0,55 мм/сут. Напомним, что этот показатель несет информацию о степени влияния факторов среды на рассматриваемых животных.

Для изучения динамики содержания компонентов исследуемых сообществ проводилось систематическое (через 15, 19, 25, 28 и 31 сутки) взятие проб соответствующих организмов (табл. 4). Эти данные позволили получить представление о ранее неисследованных особенностях развития со-

обществ Lepadidae. Результаты, представленные в табл. 5, свидетельствуют о существенном колебании в исследуемых акваториях такого показателя, как количество оседающих личинок. Этот факт требует специального рассмотрения.

Приведенные данные подтверждают наши предположения о возможности поселения пелагических Lepadidae на незанятых прибрежными обрастателями субстратах при регулярном появлении в прибрежных водах готовых к оседанию соответствующих ципривидных личинок (Ильин и др., 2000), что происходит при циркуляции водных масс, содержащих таковые. Впервые такого рода зависимость была показана для центральной части Аравийского моря и неодно-

кратно подтверждалась для других океанических районов (Ильин, 2008).

В заключение необходимо напомнить, что при исследовании экологии прибрежного обрастания следует обязательно применять современные методы с учетом их расширения, методы концептуального и математического прогнозирования возникновения и развития рассмотренных сообществ, подобные методам моделирования инвазий Lepadidae на объектах в водах вдали от берегов (Ильин, 1993; Iljin et al., 2013). Необходима унификация или хотя бы согласованность методик изучения пелагического обрастания в прибрежье, используемых разными организациями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Зевина Г.Б. Обрастания в морях СССР. М., 1972. 214 с. [Zevina G.B. Obrastaniya v moryakh SSSR. M., 1972. 214 s.]
- Ильин И.Н. Концептуальное моделирование олигомикстного биоценоза // Экология моря. 1993. Вып. 44. С. 27–34 [Il'in I.N. Kontseptual'noe modelirovanie oligomikstnogo biotsenoza // Ekologiya morya. 1993. Vyp. 44. S. 27–34].
- Ильин И.Н. Экология океанического обрастания в пелагиали. М., 2008. 241 с. [Il'in I.N. Ekologiya okeanicheskogo obrastaniya v pelagiali. M., 2008. 241 s.]
- Ильин И.Н., Полтаруха О.П., Руколь В.Х. Феномен пелагического обрастания вблизи прибрежья // Чтения памяти А.А. Браунера. Мат-лы Междунар. науч. конф. Украина. Одесса, 2000. С. 166–168 [Il'in I.N., Poltarukha O.P., Rukol' V.Kh. Fenomen pelagicheskogo obrastaniya v pelagiali vblizi pribrezh'ya // Chteniya pamyati A.A. Braunera. Materialy Mezhdunarodnoj nauchnoj konferentsii, Ukraina. Odessa, 2000. S. 166–168].
- Резниченко О.Г. Комплексное исследование плавучего биохора обрастания северо-западной части Тихого океана // Обрастание и биокоррозия в водной среде. М., 1981. С. 109–126 [Reznichenko O.G. Kompleksnoe issledovanie plavuchego biokhora obrastaniya severo-zapadnoj chasti Tikhogo okeana // Obrastanie i biokorroziya v vodnoj srede. M., 1981. S. 109–126].
- Iljin I.N., Kovalchuk Yu. L., Poltarukha O.P. Fouling by pelagic Lepadidae (Crustacea) in coastal waters of the South China Sea: comparative analysis // Life-Supporting Asia-Pacific Marine Ecosystems, Biodiversity and Their Functioning. Proceedings of the International Conference. China. Beijing, 2017. P. 66–69.
- Iljin I.N., Petrosyan V.G., Bessonov S.A., Dergunova N.N. Modeling of the invasion and development of the pelagic communities of fouling organisms in the ocean // Russian Journal of Biological Invasions, 2013. Vol. 4. N 4. P. 225–233.

Поступила в редакцию / Received 05.10.2018

Принята к публикации / Accepted 30.01.2019

PELAGIC FOULING IN THE COASTAL WATER OF VIETNAM

I.N. Iljin¹, Yu.L. Kovalchuk², O.P. Poltarukha³

The pelagic fouling community, mainly formed by *Lepas anatifera*, was studied in Nha Trang Bay (Vietnam), South China Sea and near it. The structure of this community and the dynamics of its development as well as the size structure of dominant species populations, were estimated. The data obtained indicate a continuous or at least repeated invasion of the *L. anatifera* larva into Nha Trang Bay, which corresponds to the results of hydrological observations. The calculated growth rate of the *L. anatifera* capitulum in Nha Trang Bay reached 0.55 mm/day, which is close to the average for other regions of the World Ocean.

Key words: pelagic fouling, Barnacles, Lepadidae, coastal water of Vietnam.

All employees Academic title is absent; A.N. Severtsov Institute of ecology and evolution, Russian academy of sciences, 119071, Moscow, Leninsky prosp., 33: Iljin Igor Nikolayevich, leading researcher (iniljin2@gmail.com); Kovalchuk Juliya Lukinichna, senior researcher (jlkovalchuk@rambler.ru); Poltarukha Oleg Pavlovich, senior researcher (poltarukha@rambler.ru).

УДК 581.162.3: 581.524

СРАВНЕНИЕ СПЕКТРОВ АНТОФИЛЬНЫХ НАСЕКОМЫХ, ПОСЕЩАЮЩИХ НЕКОТОРЫЕ ВИДЫ ЗОНТИЧНЫХ (ARIACEAE) В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Д.М. Дорохин¹, С.Н. Лысенков², Т.Г. Елумеева³

Работа посвящена изучению различий в составе посетителей и опылителей видов зонтичных (Ariaceae) и выявлению вызывающих их факторов. Объектами исследования стали пять видов зонтичных, произрастающих в пойме р. Москва на территории Звенигородской биологической станции МГУ: купырь лесной (*Anthriscus sylvestris*), сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), жабрица порезникова (*Seseli libanotis*), борщевик сибирский (*Heracleum sibiricum*) и пастернак посевной (*Pastinaca sativa*). Спектры посетителей и опылителей соцветий всех изученных видов различаются на уровне отрядов, семейств и функциональных групп. Статистический анализ с использованием методов ординации показал, что состав опылителей соцветий изученных видов определяется параметрами как местообитания, так и самих особей, а также временем цветения и, вероятно, сигналом визуальной аттракции.

Ключевые слова: опыление, спектры посетителей, спектры опылителей, зонтичные, Ariaceae, неспециализированное опыление.

Биотическое опыление – один из основных типов консортивных связей, имеющий особую значимость для полового размножения цветковых растений. Среди покрытосеменных растений виды, опыляемые животными, составляют подавляющее большинство – по разным оценкам от 67 до 96% всех видов (Axelrod, 1960; Renner, 1996; Nabhan and Buchmann, 1997; цит. по: Ollerton et al., 2011). Далеко не все антофильные (посещающие цветки) животные проявляют себя как опылители. Посещением в данном случае называют любое взаимодействие животного с цветком независимо от того, носило оно целенаправленный или случайный характер (Фегри, Пейл, 1982). Посещение необходимо, но не достаточно для опыления. Если отношения посетителя и растения носят закономерный и регулярный характер, т.е. посещение растения – характерный элемент в поведении животного, приводящий к опылению, тогда речь идет о биотическом опылении в узком смысле. Биотическое опыление в узком смысле не подразумевает, что конкретный вид животного-опылителя строго привязан к определенному виду растений (такая ситуация скорее исключение, чем правило), взаимоотношения растений и опылителей в той или иной мере генерализованы (Waser, Ollerton, 2006). В связи с этим стоит упо-

мянуть, что по последним данным многие хрестоматийные примеры узкоспециализированного опыления таковыми не являются. Так, юкковые могут опыляться не только юкковыми молями, но и медоносными пчелами (Rentsch, Leebens-Mack, 2014), а длиннохоботковые бабочки, будучи антагонистами, а не мутуалистами, добывают нектар из цветков с длинными шпорцами (Bauder et al., 2015).

Зонтичные (Ariaceae) – одно из крупных семейств цветковых растений, включающее 3600–3800 видов (Pimenov et al., 1993). Его представители, как правило, взаимодействуют с чрезвычайно широким кругом как посетителей, так и опылителей. Например, S. Corbet (1970) приводит сведения о том, что борщевик сибирский (*Heracleum sibiricum* L.) посещают насекомые из 7 отрядов. Е.И. Демьянова с соавторами (2007) сообщает, что на соцветиях борщевика сибирского были отмечены насекомые из 7 отрядов и 39 семейств (154 вида), а на соцветиях жабрицы порезниковой (*Seseli libanotis* (L.) W.D.J. Koch.) – насекомые из 6 отрядов и 36 семейств (103 вида). На соцветиях купыря лесного (*Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm.) в разные годы были собраны 65–92 вида насекомых, а на соцветиях сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.) – 71–82 вида

¹ Дорохин Дмитрий Михайлович – магистрант кафедры геоботаники биологического факультета МГУ, учитель биологии МОУ «Гимназия г. Раменское» (dorkhin_dm@mail.ru); ² Лысенков Сергей Николаевич – ст. науч. сотр. кафедры биологической эволюции биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (s_lysenkov@mail.ru); ³ Елумеева Татьяна Георгиевна – доцент кафедры геоботаники биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (elumeeva@yandex.ru).

(Длусский, 1998). Наиболее многочисленны на соцветиях этих видов отряды жесткокрылых (Coleoptera), двукрылых (Diptera) и перепончатокрылых (Hymenoptera). Для пастернака посевного (*Pastinaca sativa* L.) приведены близкие данные – порядка 9 семейств Diptera, несколько семейств Coleoptera и несколько семейств Hymenoptera (Lohman et al., 1996). Систематическое положение не всегда адекватно отражает экологически значимое разнообразие антофильных насекомых, в связи с чем в экологии опыления широко применяется классификация опылителей по их функциональным группам, сходным по способам взаимодействия с цветками (Ollerton, 2007). Различия между функциональными группами определяются как таксономической принадлежностью насекомых, так и их поведением на цветках. Так, мух-журчалок (Syrphidae) и мускоидных мух (семейства Muscidae, Anthomyidae, Sarcophagidae, Calliphoridae и Tachinidae) выделяют в две разные функциональные группы, как дневных и ночных бабочек (Фегри, Пейл, 1982; Длусский и др., 2002). Пчелы существенно отличаются по характеру своих взаимоотношений с цветками от других перепончатокрылых (Фегри, Пейл, 1982). Среди опылителей Apidae наиболее многочисленными функциональными группами опылителей считаются жуки, мускоидные мухи, пчелы, реже толкунчики (Длусский, 1998; Демьянова и др., 2007). Далее для удобства мы будем указывать названия функциональных групп на русском языке, а таксономических групп – на латыни (соотношение этих групп см. в приложении).

При сравнении состава антофильных насекомых нужно учитывать не только качественный состав (какие виды посещают данное растение), но и количественный (данные по обилию). Такие исследования более трудоемки, что, вероятно, объясняет их малочисленность. Однако сравнение только списков видов может привести к ошибочным выводам. Так, сравнение насекомых, собранных на цветках борщевика Сосновского (*Heraclenum sosnowskyi* Manden.) и жабрицы порезниковой, показало, что общие виды относятся к часто встречающимся специализированным антофилам, в то время как различные – к немногочисленным случайным посетителям (Устинова и др., 2017). Длусский и др. (2002) показали, что лесные энтомофильные растения делятся на коадаптивные субкомплексы именно за счет различий в обилии привлеченных насекомых разных функциональных групп.

Формирование соцветий у энтомофильных растений, в том числе и у Apidae, значительно

повышает вероятность идиогамии – переноса пыльцы в пределах одной особи (Левина, 1981). Сокращению идиогамии у зонтичных способствуют дихогамия, половой полиморфизм, а также продолжительное и неодновременное цветение особей в популяции (Knuth, 1898; Пономарев, 1961). Несмотря на то, что в разные фазы цветения растение предоставляет опылителям разные ресурсы, на растении одновременно могут присутствовать цветки как в мужской, так и в женской фазе, поскольку в пределах особи наступление разных фаз (по крайней мере, у некоторых видов) в разных зонтиках не синхронно. На наш взгляд, избирательность насекомых к питанию пыльцой или нектаром не имеет принципиального значения для того, чтобы рассматривать или не рассматривать их в качестве эффективных опылителей. К тому же предпочтения насекомыми разных половых фаз не строгие (Лысенков, Сычёва, 2016). Различия в составе опылителей (качественные и количественные) могут быть как побочным результатом процессов, не связанных непосредственно с опылением (например, расселения или филогенетической близости), так и непосредственным результатом конкуренции. Поскольку опылители можно рассматривать в качестве ресурса, лимитирующего семенное возобновление растений, то последние могут конкурировать за них между собой (Waser, 1978; Campbell, Motten 1985; цит. по Длусский, 1998). Конечно, между видами, имеющими ограниченный круг опылителей, конкуренция будет острее, однако она возможна и у таких неспециализированных растений, как Apidae. Г.М. Длусский (1998) приводит данные о том, что при совместном произрастании купыря и сныти, несмотря на то, что период, когда они цветут одновременно, короток, присутствие сныти на участках с купырем может снижать продукцию семян у последнего в 1,5 раза. Таким образом, у видов-генералистов конкуренция за опылителей может протекать ничуть не менее жестко, чем у специализированных видов. Межвидовая конкуренция приводит к тому, что совместно цветущие виды будут стараться снизить ее влияние за счет разнообразных механизмов. Эти механизмы могут быть направлены на то, чтобы разделить виды в пространстве или же по времени цветения (Rauw, 2013). Снижения межвидовой конкуренции можно достичь также и заменой сигналов аттракции (цвет, запах). Диверсификация видов по окраске была показана для совместно цветущих видов пасленовых

(Solanaceae) в Андах (Muchhala et al., 2014). Не исключено, что подобные механизмы могут наблюдаться и у *Ariaceae*.

Цель данного исследования – изучение состава опылителей некоторых видов растений из семейства *Ariaceae* средней полосы России. Одна из задач заключалась в выявлении и анализе различий в спектрах посетителей и опылителей соцветий зонтичных между разными видами. Другая задача – выявление факторов, влияющих на состав опылителей этих видов. Для анализа различий в количественном составе посещающих соцветия насекомых мы использовали методы ординации, позволяющие визуализировать различия в многомерных данных, а также соотнести различия с теми или иными сопутствующими переменными.

Материалы и методика

Наблюдения и сбор материала проводили на территории Звенигородской биологической станции МГУ им. С.Н. Скадовского (Одинцовский р-н, Московская обл.) летом 2016 г. Погода в период наблюдений была теплой (средняя температура июня +22 °С, июля – +24 °С) и дождливой. Нами были выбраны пять видов растений из семейства *Ariaceae*: купырь лесной (*Anthriscus sylvestris*), сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), жабрица порезниковая (*Seseli libanotis*), борщевик сибирский (*Heracleum sibiricum*) и пастернак посевной (*Pastinaca sativa*). Заранее уточним, что мы называем посетителями всех насекомых, замеченных на соцветиях, независимо от цели посещения и вклада в опыление, а опылителями – лишь тех, кто по своим размерам, поведению и морфологическим параметрам потенциально может переносить значимое для опыления количество пыльцы. Учет числа посетителей соцветий проводили на постоянных площадках размером 2×2 м². Для каждого вида было заложено по 10 площадок. Для каждой площадки выбирали по одной особи (для образующей клоны сныти выбрали условную особь – парциальный куст с цветоносом), за которой велось наблюдение. Для борщевика и пастернака, представленных гораздо уже, выбрали по 10 особей, за которыми также вели наблюдение. Наблюдения проводили в ясную солнечную погоду по возможности ежедневно два раза в день в периоды максимальной активности насекомых (около 10 ч утра и около 16 ч вечера). В течение 7–10 мин для каждой особи (в зависимости от активности насекомых) фиксировали таксономическую принадлежность и численность насекомых, по-

сетивших соцветия. Определение обычно велось до семейства (исключая чешуекрылых и коллембол). Наблюдение велось в течение всего периода цветения особей – от раскрытия первых цветков до опадения лепестков у последних цветков. Кроме того, несколько раз проводили ночные наблюдения за посетителями соцветий. Ночные наблюдения проводили в теплую погоду без осадков около полуночи по той же методике, освещая соцветия светом светодиодного налобного фонаря. Зафиксированных на соцветиях опылителей также классифицировали по функциональным группам. Для каждой наблюдаемой особи измеряли диаметры зонтиков в целях дальнейшего расчета площади цветения как суммы площадей отдельных зонтиков. Также для каждой особи измеряли высоту и общее число цветков.

На каждой постоянной площадке после проведения энтомологических наблюдений выполняли геоботаническое описание. Участие видов оценивали по шкале Браун–Бланке. Затем по описаниям оценивали экологические условия (богатство почвы, увлажнение и реакцию почвы) с помощью шкал Ландольта в программе EcoScale (4.3).

Спектры посетителей и опылителей по отрядам и семействам между видами сравнивали с помощью критерия χ^2 в Excel (9.0). Оценку вклада разных групп в различия спектров оценивали с помощью расчета вероятностей случайного отклонения для таблиц сопряженности (Artime, 2010) в статистической среде R (R Core Team, 2016).

В целях выявления различий в спектрах опылителей для особей разных видов использован анализ соответствия с удаленным трендом (Detrended Correspondence Analysis). Этот ординационный метод применим для любого массива данных, который представляет собой список видов с количественной оценкой любого признака (в нашем случае спектров опылителей растений). Анализ был проведен в пакете *vegan* (функция *decorana*; Oksanen et al., 2017) в статистической среде R (R Core Team, 2016). В качестве основных переменных использовали численность таксономических групп опылителей, в качестве дополнительных переменных – общее число цветков и высоту наблюдаемой особи, площадь цветения, параметры почвы, время цветения (последний параметр выражали числом дней с 1 января до середины периода наблюдения за особями вида).

Результаты и обсуждение

На соцветиях сныти обнаружены насекомые 51 семейства из 9 отрядов, на соцветиях

купыря – 46 семейств из 7 отрядов, на соцветиях жабрицы – 58 семейств из 9 отрядов, на соцветиях борщевика – 45 семейств из 8 отрядов, на соцветиях пастернака – 49 семейств из 7 отрядов. Наиболее многочисленные семейства насекомых, встреченные на соцветиях изученных видов, представлены в табл. 1. Критерии отнесения к наиболее многочисленным семействам насекомых (табл. 1) отличались для разных видов растений, так как число зарегистрированных посещений сильно варьировало.

Группы насекомых включали в состав наиболее многочисленных для разных объектов взаимодействия в следующих случаях: сныть – 10 и более посещений (для посетителей и опылителей); купырь – более 25 посещений (для посетителей и опылителей); жабрица – более 125 посещений для посетителей, более 55 посещений для опылителей; борщевик – от 30 посещений (для посетителей и опылителей); пастернак – от 130 посещений для посетителей, более 55 посещений для опылителей. Такие различия в критериях для разных видов растений связаны с тем, что для разных видов порядок числа посещений сильно варьировал.

Разнообразие посетителей соцветий может зависеть от нескольких факторов. С одной стороны, оно может определяться временем цветения. Бо-

лее высокое разнообразие посетителей соцветий сныти можно объяснить более поздними сроками цветения по сравнению с купырем, который начинает цвести раньше всех из изученных видов. Высокое разнообразие посетителей соцветий жабрицы можно также объяснить тем, что она начинает цветение во второй половине июля, когда, во-первых, велико разнообразие насекомых, а во-вторых, цветет меньше видов растений, чем в начале или середине лета, поэтому опылители переключают свое внимание на массово цветущую жабрицу. С другой стороны, высокое разнообразие посетителей может свидетельствовать о степени генерализованности вида. С этой точки зрения жабрица может быть видом с наиболее широким спектром опылителей и посетителей в целом. Более низкое разнообразие посетителей соцветий борщевика и пастернака по сравнению со снытью и жабрицей можно объяснить как временем цветения в случае борщевика, который начинает цветение раньше сныти, так и отличием сигнала визуальной аттракции (окраски венчика), который может делать борщевик и пастернак (начинающий цветение позже всех) более специализированными видами.

В ночное время на соцветиях можно обнаружить отдельных представителей из большинства дневных групп посетителей, однако численность

Таблица 1

Наиболее многочисленные группы посетителей и опылителей соцветий изученных видов *Apiaceae*

	<i>Aegopodium podagraria</i>	<i>Anthriscus sylvestris</i>	<i>Seseli libanotis</i>	<i>Heracleum sibiricum</i>	<i>Pastinaca sativa</i>
Наиболее многочисленные посетители	Miridae, Formicidae, Syrphidae, Mordellidae, Coccinellidae, мелкие наездники, Empididae	Мелкие Empididae, Formicidae, Mordellidae, Anthomyiidae, Chrysomelidae, Syrphidae, Muscidae и Pentatomidae*	Sciaridae, Cantharidae**, Drosophilidae***, Muscidae, Simuliidae, Tachinidae, мелкие наездники	Formicidae, Cantharidae, Syrphidae, Tachinidae, мелкие наездники и Ichneumonoidea	Formicidae, Muscidae, Anthomyiidae, Syrphidae, Sarcophagidae, Tachinidae, Ceratopogonidae, Simuliidae, Drosophilidae***, мелкие наездники
Наиболее многочисленные опылители	Syrphidae, Mordellidae, Coccinellidae, Tachinidae	Mordellidae, Chrysomelidae, Anthomyiidae, Muscidae, Syrphidae	Sciaridae, Cantharidae**, Muscidae, Tachinidae, Sarcophagidae, Ichneumonoidea	Cantharidae, Syrphidae, Tachinidae, Ichneumonoidea	Muscidae, Anthomyiidae, Syrphidae, Sarcophagidae, Tachinidae, Ichneumonoidea

* В основном *Graphosoma lineatum* (L., 1758);** почти исключительно *Rhagoxycha fulva* (Scopoli, 1763);

*** включает некоторые другие мелкие Diptera (например, Aulacigastriidae).

их мала, а с соцветия на соцветие они почти никогда не перелетают. В ночное время соцветия зонтичных в поисках нектара посещают комары (Diptera) из семейств Chaoboridae, Culicidae и Chironomidae. Однако значимого вклада в опыление они не вносят, о чем свидетельствуют их поведение на соцветиях (они практически не перелетают с соцветия на соцветие) и низкая численность. На соцветиях жабрицы ночью пять раз были обнаружены кузнечики из семейства Tettigoniidae (обычно они занимали положение на самых высоких зонтиках), а также уховертка (Forficulidae). В целом роль ночных посетителей в опылении изученных видов зонтичных невелика.

Среди посетителей изученных видов зонтичных наиболее многочисленными оказались отряды Diptera, Coleoptera и Hymenoptera, а у сныти – еще и Hemiptera (полужесткокрылые), что согласуется с литературными данными. Конечно, далеко не все представители этих отрядов играют важную роль в опылении соцветий зонтичных. Так, насекомые семейства Hemiptera вряд ли можно рассматривать как эффективные опылители в связи с характером их покровов и низкой подвижностью на соцветиях, хотя они и могут переносить пыльцу на своем теле. Прочие отряды встречаются на соцветиях редко и вряд ли играют существенную роль в опылении изученных видов.

Некоторые находки представляются интересными. Так, на соцветиях сныти (7 раз) и на соцветиях жабрицы (2 раза) были замечены коллемболы (подкл. Collembola), которые, вероятно, посещают соцветия ради пыльцы (хотя не способны к полету и обитают в почве). Питание коллембол пыльцой было зафиксировано на цветках *Lesquerella arctica* (Wormsk. ex Hornem.)

S. Watson (Kevan, Kevan, 1970). При этом на сныти и жабрице встречаются разные группы коллембол: на сныти – из отряда Poduromorpha, а на жабрице – из отряда Symphyleona. Может вызывать сомнение эффективность в качестве опылителей жуков сем. Mordellidae ввиду их малого размера. Однако большое число пыльцевых зерен зонтичных, обнаруженное в смывах с тела этих жуков, и многочисленность насекомых свидетельствуют об их эффективности.

Сравнение спектров посетителей и опылителей соцветий изученных видов зонтичных позволило во всех случаях выявить различия между видами (табл. 2). При сравнении спектров посетителей и опылителей учитывались по отдельности наиболее массовые семейства, а малочисленные и единичные семейства помещались в сборную группу – прочие.

Среди посетителей купыря и борщевика большую долю составляли насекомые сем. Coleoptera. Соцветия жабрицы и пастернака посещали в основном насекомые сем. Diptera, сныти и купыря – насекомые сем. Hemiptera, борщевика и сныти – насекомые сем. Hymenoptera, прочие посещали соцветия сныти и борщевика ($p < 0,001$ во всех случаях).

Среди опылителей соцветий купыря, сныти и борщевика большую долю составляют представители сем. Coleoptera. Опылители жабрицы и пастернака – насекомые сем. Diptera, опылители борщевика и пастернака – представители сем. Hymenoptera, опылители сныти и купыря – прочие ($p < 0,001$ во всех случаях). Среди семейств опылителей представители Anthomyiidae составляли большую долю среди опылителей соцветий купыря и пастернака ($p < 0,001$), представители Cantharidae – жабрицы и борщевика ($p < 0,001$),

Т а б л и ц а 2

Результаты применения критерия χ^2 при сравнении спектров посетителей и опылителей между видами

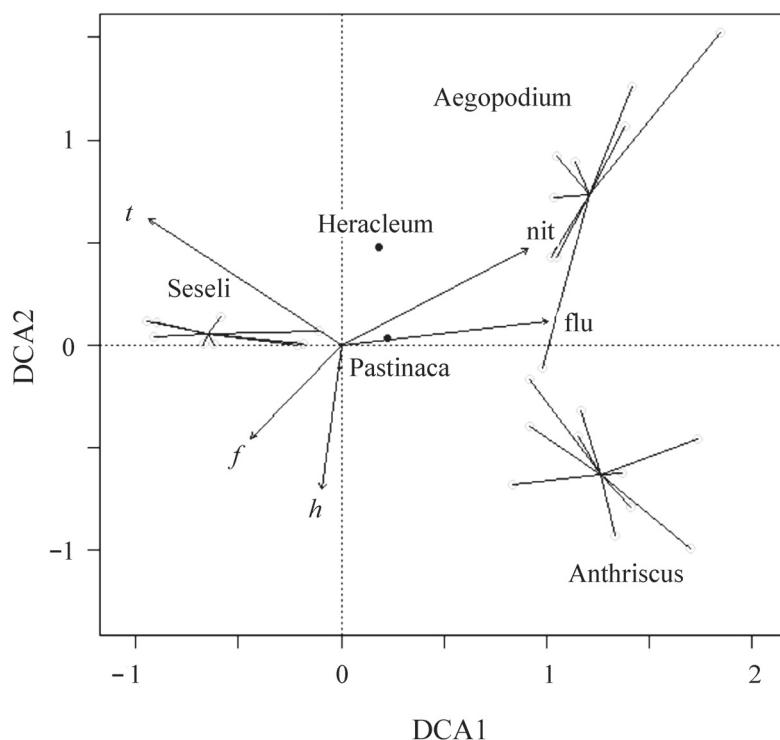
Спектр посетителей по отрядам	χ^2	697,10
	p-значение	<0,001
Спектр опылителей по отрядам	χ^2	261,22
	p-значение	<0,001
Спектр опылителей по семействам	χ^2	1284,25
	p-значение	<0,001
Спектр опылителей по функциональным группам	χ^2	470,25
	p-значение	<0,001

представители Calliphoridae – борщевика ($p < 0,001$), представители Cerambycidae – сныти и купыря ($p < 0,001$ в случае сныти и $p = 0,042$ в случае купыря), представители Ichneumonoidea – борщевика и пастернака ($p < 0,001$), представители Mordellidae – купыря и сныти ($p < 0,001$), представители Muscidae, Sarcophagidae и Tachinidae – жабрицы и пастернака ($p < 0,001$ во всех случаях), представители Syrphidae – сныти, купыря и пастернака ($p < 0,001$), представители Tenthredinidae – борщевика и пастернака ($p < 0,001$), группа прочих семейств – опылители сныти и жабрицы ($p < 0,001$). В случае функциональных групп опылителей жуки составляли большую долю среди опылителей соцветий купыря, сныти и борщевика, журчалки – сныти, купыря и пастернака, мухи – пастернака и жабрицы, пчелы – сныти и борщевика, группа прочих опылителей – жабрицы, борщевика и пастернака ($p < 0,001$ во всех случаях).

Интересен тот факт, что Diptera в целом и мухи в частности выделяются среди опылителей жабрицы и пастернака. Можно предположить, что эти насекомые переключили свое внимание с отцветающих растений других видов на массово зацветающие пастернак и жабрицу. К концу июля

2016 г. численность Diptera стала нетипично высокой, что может считаться особенностью конкретного года. В случае группы прочих опылителей такую особенность, действительно, можно объяснить переключением внимания на массово цветущие пастернак и жабрицу. Также интересно то, что насекомые сем. Calliphoridae составляли большую часть опылителей соцветий борщевика по сравнению с другими видами. Запах цветков борщевика, на наш взгляд, напоминает запах конского пота или навоза, что, вероятно, и привлекает Calliphoridae. Тот факт, что Hymenoptera в целом составляли большую долю среди посетителей соцветий борщевика и сныти, а также среди опылителей соцветий борщевика и пастернака по сравнению с другими видами, а также то, что Tenthredinidae и Ichneumonoidea составляли большую часть среди семейств опылителей борщевика и пастернака по сравнению с другими видами, свидетельствует о том, что желтая и желто-зеленая окраска венчика оказывается более привлекательной для этих Hymenoptera, нежели белая.

Ординация площадок по спектру опылителей также позволила выявить различия в спектрах опылителей между видами. В целом по спектру опылителей все три модельных вида различают-



Ординационная диаграмма площадок по спектру опылителей. DCA1 (0,501) и DCA2 (0,266) – две первые оси наибольшего варьирования; h – высота особи, f – общее число цветков особи, t – время цветения, nit – богатство почвы, flu – увлажнение почвы

Т а б л и ц а 3

Корреляции анализируемых дополнительных факторов с осями наибольшего варьирования (DCA1 и DCA2); р-значение приведено для множественного коэффициента корреляции с обеими осями

Фактор	Коэффициенты корреляции Пирсона		
	DCA1	DCA2	р-значение
Общее число цветков особи	-0,695	-0,719	0,018
Высота особи	-0,133	-0,991	0,005
Увлажнение почвы	0,993	0,118	0,001
Богатство почвы	0,889	0,459	0,001
Время цветения	-0,836	0,549	0,001

ся между собой – площадки образуют обособленные кластеры (их центроиды удалены друг от друга; рис. 1), хотя некоторые площадки с купырем и снытью близки между собой (это наблюдается в тех случаях, когда они располагались близко друг к другу территориально). Для жабрицы кластеры также оказываются более компактными, чем для сныти и купыря. Для борщевика и пастернака в ординации мы использовали усредненную площадку, поэтому для каждого вида она одна. Пастернак и борщевик по спектру опылителей близки между собой, а также с кластером площадок жабрицы. Среди анализируемых дополнительных переменных значимыми оказались богатство и увлажнение почвы, высота и общее число цветков особи, а также время цветения (табл. 3). При этом параметры почвы оказываются связанными с первой осью наибольшего варьирования, а параметры особей – со второй осью.

Анализ ординационной диаграммы площадок по спектру опылителей дает основание предположить, что спектр опылителей соцветий изученных видов зонтичных зависит как от параметров местообитания (параметры почвы вряд ли непосредственно определяют состав опылителей, скорее они указывают на то, какого характера растительность произрастает на площадке), так и от параметров самих особей (высоты и общей суммы цветков особи). Например, С. Herrera (1988) указывает на различия в обилии и составе опылителей *Lavandula latifolia* Medik. между популяциями, расположенными на разных расстояниях от водотоков. Также на состав опылителей влияет

время цветения, так как численность отдельных групп меняется в течение сезона. В этом ключе полученный результат ординации выглядит логично: виды цветут в последовательности купырь – сныть – жабрица. Купырь характеризуется наибольшей высотой и общим числом цветков особи, купырь и сныть предпочитают более богатые и влажные местообитания, чем жабрица. Некоторое отклонение от общей картины для борщевика и пастернака можно объяснить тем, что для этих видов в ординационный анализ включили всего по одной площадке. Близость борщевика и пастернака по спектру опылителей можно объяснить тем, что для них характерен другой сигнал визуальной аттракции (зеленая и желтая окраска венчика соответственно).

Заключение

Спектры посетителей и опылителей соцветий *Aegopodium podagraria*, *Anthriscus sylvestris*, *Seseli libanotis*, *Heracleum sibiricum* и *Pastinaca sativa* различаются на уровне отрядов, семейств и функциональных групп. Спектр опылителей соцветий изученных видов зонтичных определяется как параметрами местообитания, так и параметрами самих особей (высотой и общим числом цветков на особи), а также временем цветения и, вероятно, сигналом визуальной аттракции. Расхождение видов по этим параметрам позволяет значительно снизить интенсивность конкуренции за опылителей. Применение методов ординации позволяет связать различия в составе посещающих цветки насекомых с признаками растений и экологическими факторами.

Работа Т.Г. Елумеевой была поддержана госконтрактом МГУ N AAAA-A16-116021660037-7. Работа С.Н. Лысенкова была поддержана госконтрактом МГУ N AAAA-A16-116021660031-5.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таксономические и функциональные группы опылителей и посетителей соцветий изученных видов

Отряд	Семейство	Вклад в опыление	Функциональная группа
Coleoptera	Buprestidae	опылитель	жуки
	Cantharidae	опылитель	жуки
	Cerambycidae	опылитель	жуки
	Cleridae	опылитель	жуки
	Coccinellidae	опылитель	жуки
	Curculionidae	опылитель	жуки
	Dermestidae	опылитель	жуки
	Elateridae	опылитель	жуки
	Lagriidae	опылитель	жуки
	Melyridae	опылитель	жуки
	Mordellidae	опылитель	жуки
	Oedemeridae	опылитель	жуки
	Phalacridae	опылитель	жуки
	Scarabeidae	опылитель	жуки
	Byturidae	посетитель	—
	Nititulidae	посетитель	—
Staphylinidae	посетитель	—	
Diptera	Empididae	опылитель	толкунчики
	Asilidae	опылитель	прочие
	Bibionidae	опылитель	прочие
	Bombyliidae	опылитель	прочие
	Conopidae	опылитель	прочие
	Dolichopodidae	опылитель	прочие
	Rhagionidae	опылитель	прочие
	Scatophagidae	опылитель	прочие
	Sciaridae	опылитель	прочие
	Sepsidae	опылитель	прочие
	Stratiomyidae	опылитель	прочие
	Tabanidae	опылитель	прочие
	Tephritidae	опылитель	прочие
	Anthomyiidae	опылитель	мухи
	Calliphoridae	опылитель	мухи
	Muscidae	опылитель	мухи
	Sarcophagidae	опылитель	мухи
	Tachinidae	опылитель	мухи
	Syrphidae	опылитель	журчалки
	Cecidomyiidae	посетитель	—
	Ceratopogonidae	посетитель	—
	Chironomidae	посетитель	—
	Chloropidae	посетитель	—
	Culicidae	посетитель	—
	Drosophilidae/Aulacigastridae	посетитель	—
	Heleomyzidae	посетитель	—
	Lauxaniidae	посетитель	—
	Lonchaeidae	посетитель	—
	Mycetophilidae	посетитель	—
	Phoridae	посетитель	—
Scatopsidae	посетитель	—	
Simuliidae	посетитель	—	

Окончание приложения

Hemiptera	Anthocoridae	посетитель	–
	Coreidae	посетитель	–
	Miridae	посетитель	–
	Pentatomidae	посетитель	–
	Pyrrhocoridae	посетитель	–
Hymenoptera	Andrenidae	опылитель	пчелы
	Apidae	опылитель	пчелы
	Halictidae	опылитель	пчелы
	Argidae	опылитель	прочие
	Chrisididae	опылитель	прочие
	Ichneumonoidea	опылитель	прочие
	Sphécidae	опылитель	прочие
	Tenthredinidae	опылитель	прочие
	Vespidae	опылитель	прочие
	Chalcidoidea	посетитель	–
	Formicidae	посетитель	–
	Мелкие наездники (s.l.)	посетитель	–
	Lepidoptera		опылитель
Mecoptera	Panorpidae	опылитель	прочие
Neuroptera	Chrysopidae	опылитель	прочие
Dermaptera	Forficulidae	посетитель	–
Odonata	Coenagrionidae	посетитель	–
Orthoptera	Tettigoniidae	посетитель	–
Poduromorpha		посетитель	–
Symphyleona		посетитель	–

Примечание: посетители, не являющиеся опылителями, не относятся ни к какой функциональной группе, поэтому в соответствующем столбце для них стоит прочерк.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Демьянова Е.И., Квиткина А.К., Лыков В.А. Особенности опыления *Heracleum sibiricum* L. и *Seseli libanotis* (L.) Koch (Apiaceae) в Приуралье // Вестн. Пермского ун-та. Сер. биол. 2007. № 5 [Dem'yanova E.I., Kvitkina A.K., Lykov V.A. Osobennosti opyleniya *Heracleum sibiricum* L. i *Seseli libanotis* (L.) Koch (Apiaceae) v Priural'e // Vestn. Permskogo un-ta. Ser. biol. 2007. № 5].
- Длусский Г.М. Механизмы конкуренции за опылителей у купыря (*Anthriscus sylvestris*) и сныти (*Aegopodium podagraria*) (Apiaceae) // Журнал общей биологии, 1998. Т. 59. № 1. С. 24–43 [Dlusskii G.M. Mekhanizmy konkurentzii za opylitelei u kupyrya (*Anthriscus sylvestris*) i snyti (*Aegopodium podagraria*) (Apiaceae) // Zhurnal obshchei biologii, 1998. T. 59. № 1. S. 24–43].
- Длусский Г.М., Лаврова Н.В., Глазунова К.П. Структура коадаптивного комплекса лесных энтомофильных растений с широким кругом опылителей // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63. № 2. С. 122–136 [Dlusskii G.M., Lavrova N.V., Glazunova K.P. Struktura koadaptivnogo kompleksa lesnykh entomofil'nykh rastenii s shirokim krugom opylitelei // Zhurnal obshchei biologii. 2002. T. 63. № 2. S. 122–136].
- Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений (обзор проблемы). М., 1981 [Levina R.E. Reproductivnaya biologiya semennykh rastenii: (Obzor problemy). M., 1981].
- Лысенков С.Н., Сычёва Е.О. Предпочтения антофильных двукрылых к соцветиям зонтичных (Apiaceae) в мужской и женской фазах цветения. // Сб. мат-лов X Всерос. диптерологического симпоз. 2016. С. 176–180 [Lysenkov S.N., Sycheva E.O. Predpochteniya antofil'nykh dvukrylykh k sotsvetiyam zontichnykh (Apiaceae) v mužskoi i zhenskoi fazakh tsveteniya // Sb. mat-lov Kh Vserossiiskogo dipterologicheskogo simpoziuma. 2016. S. 176–180].
- Устинова Е.Н., Савина К.А., Лысенков С.Н. Новые данные о консортивных связях борщевика Сосновского с антофильными насекомыми // Российский журнал биологических инвазий. 2017. Т. 10. № 3. С. 98–112 [Ustinova E.N., Savina K.A., Lysenkov S.N. Novye dannye o konsortivnykh svyazyakh borschhevika Sosnovskogo s antofil'nymi nasekomymi // Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii. 2017. T. 10. № 3. S. 98–112].
- Artibe C.E.C. P_{ij}-valor: kiel esprimi la malprobablona de la ofto de iu ĉelo en oftotabelo // Teleskopo-Internacilingva Scienca Revuo. Eld. 2. 2010. P. 1–7.
- Bauder J.A.S., Waren A.D., Krenn H.W. The ecological role of extremely long-proboscid Neotropical butterflies

- (Lepidoptera: Hesperiiidae) in plant-pollinator networks // *Arthropod-Plant Interactions*. 2015. Vol. 9. P. 415–424.
- Corbet S.A. Insects on Hog weed Flowers: a Suggestion for a Student Project // *Journal of Biological Education*. 1970. T. 4. № 2. C. 133–143.
- Herrera C.M. Variation in mutualisms: the spatiotemporal mosaic of a pollinator assemblage // *Biological Journal of the Linnean Society*. 1988. T. 35. № 2. C. 95–125.
- Kevan P.G., Kevan D.K.M. Collembola as pollen feeders and flower visitors with observations from the high Arctic // *Quaestiones Entomol.* 1970.
- Lohman D.J., Zangerl A.R., Berenbaum M.R. Impact of floral herbivory by parsnip webworm (Oecophoridae: *Depressaria pastinacella* Duponchel) on pollination and fitness of wild parsnip (Apiaceae: *Pastinaca sativa* L.) // *American Midland Naturalist*. 1996. C. 407–412.
- Muchhala N., Johnsen S., Smith S. D. Competition for hummingbird pollination shapes flower color variation in Andean Solanaceae // *Evolution*. 2014. T. 68. №. 8. C. 2275–2286.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E. and Wagner H. (2017). *vegan*: Community Ecology Package. R package version 2.4-2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Ollerton J. *et al.* Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower // *Taxon*. 2007. T. 56. №. 3. C. 717–728.
- Ollerton J., Winfree R., Tarrant S. How many flowering plants are pollinated by animals? // *Oikos*. 2011. Vol. 120. P. 321–326.
- Pauw A. Can pollination niches facilitate plant coexistence? // *Trends in ecology & evolution*. 2013. T. 28. № 1. C. 30–37.
- Pimenov M. G. *et al.* The genera of the Umbelliferae: a nomenclator. Royal Botanic Gardens. Kew, 1993.
- R Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org>
- Rentsch J.D., Leebens-Mack J. *Yucca aloifolia* (Asparagaceae) opts out of an obligate pollination mutualism // *American journal of botany*. 2014. T. 101. № 12. C. 2062–2067.

Поступила в редакцию / Received 04.09.2018
Принята к публикации / Accepted 08.01.2019

COMPARISON OF RANGES OF INSECTS VISITING SOME APIACEAE SPECIES IN MOSCOW OBLAST

D.M. Dorohin¹, S.N. Lysenkov², T.G. Elumeeva³

We studied differences in visitor and pollinator range in five Apiaceae species and factors promoting them. Five species growing in river Moscow floodplain in MSU Zvenigorod biological station were selected as model species: *Anthriscus sylvestris*, *Aegopodium podagraria*, *Seseli libanotis*, *Heracleum sibiricum* and *Pastinaca sativa*. Visitor and pollinator ranges of all studied species differ in the order, family and functional group levels. Statistical analysis with ordination methods showed that the pollinator ranges depend on both abiotic factors and individual plant traits, and also on flowering time and, possibly, by visual attraction signals.

Key words: pollination, pollinator range, Apiaceae, generalized plant-pollinator systems.

Acknowledgement. The work was supported by the governmental contracts of MSU N AAAA-A16-116021660037-7 and N AAAA-A16-116021660031-5.

¹ Dorohin Dmitry Mikhailovich, Geobotany department of Lomonosov Moscow State University Biological faculty, biology teacher in Ramenskoye gymnasium (dorokhin_dm@mail.ru); ² Lysenkov Sergei Nikolaevich, Biological evolution department of Lomonosov Moscow State University Biological faculty (s_lysenkov@mail.ru); ³ Elumeeva Tatiana Georgievna, Geobotany department of Lomonosov Moscow State University Biological faculty (elumeeva@yandex.ru).

УДК 582.623

ЭВОЛЮЦИЯ АРХИТЕКТУРНЫХ МОДУЛЕЙ БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ ПОДРОДОВ *SALIX* И *VETRIX* (*SALIX*, SALICACEAE)

О.И. Недосеко¹, В.П. Викторов²

У изученных бореальных видов ив выделены 11 жизненных форм. При изучении архитектурных модулей использована авторская методика, основанная на трех признаках: ветвление, размер зоны отмирания вегетативных побегов, долговечность вегетативных частей генеративных побегов. У исследованных видов выделены 7 архитектурных модулей: с одноэтапно- и двухэтапно-оппадающими генеративными побегами на базе акро-, мезо- и базитонии, а также с условно-неопадающими генеративными побегами на базе акротонии. Жизненные формы бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* сформировались на основе разных архитектурных модулей. Эволюция жизненных форм в под родах *Salix* и *Vetrix*, тесно связанная с эволюцией архитектурных модулей, шла в разных направлениях.

Ключевые слова: *Salix*, жизненные формы, архитектурные модули, эволюция, бореальные виды ив подродов *Salix* и *Vetrix*.

Структурная основа жизненных форм – архитектурная модель, определяющая стратегию роста растения. Т.И. Серебрякова (1977, 1981) установила, что одна и та же архитектурная модель может быть основой для многих жизненных форм, и наоборот. В последнее время надземные и подземные органы древесных растений активно изучаются с позиции «архитектурных моделей», предложенной F. Halle с соавторами (Halle, Oldeman, 1970; Halle, 1975; Tomlinson, 1978 и др.; Серебрякова, 1981; Буланая, 1989; Костина, 2009). У тропических древесных растений в составе архитектурной модели выделяют архитектурную единицу, которая многократно повторяется в морфогенезе кроны (Barthelemy, Caraglio, 2007).

В отечественной биоморфологии при характеристике кроны учитываются особенности формирования наиболее мощных скелетных осей – ствола и отходящих от него самых сильных ветвей. Эти признаки во многом определяют конструкцию дерева. В связи с этим М.Т. Мазуренко (2008) ввела понятие «конструктивный модуль» («основной модуль» по Н.П. Савиных, 2000). По мнению Н.П. Савиных (2004), основной модуль для многоствольных деревьев – крона (Антонова, Лагунова, 1999; Антонова, Шаровкина, 2012), для одноствольного дерева – ветвь от

ствола (Антонова, Лагунова, 1999), для кустарников – система побега формирования (Мазуренко, Хохряков, 1976). При этом каждое дерево имеет свой неповторимый рисунок ветвей высоких порядков ветвления. Этот рисунок также определяет специфику кроны древесного растения. Для выявления морфологической основы этого рисунка (паттерна) обычно анализируют двулетние побеговые системы (Антонова, Шаровкина, 2011, 2012; Антонова, Гниловская, 2013; Гетманец, 2011).

И.А. Гетманец (2011) исследовала ивы секции *Incubaceae* и проанализировала их сходство с архитектурными моделями тропических деревьев. По ее мнению, двулетний трехосный побеговый комплекс генетически предопределен и именно на его основе построена архитектурная модель, которая наиболее близка к модели Leeuwenberg (Halle, 1975). Как мы указывали ранее (Недосеко, 2015б; Недосеко, Викторов, 2016), эта «архитектурная модель» не подходит для бореальных видов ив по нескольким причинам. У модели Leeuwenberg соцветия терминальные, а у исследованных бореальных видов – пазушные. Хотя у некоторых видов подрода *Vetrix*, произрастающих в тундрах, лесотундрах и субальпийском поясе гор (например, у *Salix lanata* L.), встречаются верхушечные генеративные побеги. Приведем другие отличия:

¹ Недосеко Ольга Ивановна – доцент Арзамасского филиала ННГУ им. Н.И. Лобачевского, кафедра биологии, географии и химии, докт. биол. наук (nedoseko@bk.ru); ² Викторов Владимир Павлович – зав. кафедрой ботаники ФГБОУ ВПО Московского государственного педагогического университета профессор, докт. биол. наук (vrviktorov@mail.ru).

1) очередное расположение верхних вегетативных почек (а не почти супротивное, характерное для видов секции *Incubaceae*);

2) наличие не только трехосных побеговых систем (в понимании И.А. Гетманец, 2011), а также четырехосных и более;

3) имеется олиственная нижняя часть генеративных побегов, сохраняющаяся в системе побегов до осени (у 50% изученных видов).

В качестве основной структурной единицы ив И.А. Гетманец (1998, 2011) рассматривает двулетнюю побеговую систему, которая соответствует элементарной побеговой системе (ЭПС), выделенной И.С. Антоновой (2006) в кроне деревьев. В состав двулетней побеговой системы входят побеги последнего года вегетации и побег предыдущего года. По нашему мнению, основной структурной единицей у ив правильнее считать трехлетнюю побеговую систему, состоящую из трехлетнего, двулетнего (одного или нескольких) и годовых побегов (Гашева, 2012; Недосеко, 2014б,в; 2015б; 2016а–в; Недосеко, Виктор, 2016, 2017а,б). В трехлетних побеговых модулях можно более подробно (по сравнению с двулетними) проанализировать дальнейшую судьбу побегов нарастания, так как конструктивные признаки определяются более долговечными осевыми органами растения (Мазуренко, Хохряков, 2004). По мнению Н.А. Гашевой (2012), трехлетнюю побеговую систему можно рассматривать как типичную ветвь, характеризующую особь. Использование у ив более взрослых побеговых систем (четырёх-, пятилетних) достаточно проблематично из-за выраженной ломкости ветвей. В связи с этим в качестве конструктивной единицы следует рассматривать трехлетнюю побеговую систему, которая хорошо выделяется в кроне всех изученных видов и позволяет выявить многие особенности организации побеговых систем: особенности нарастания и ветвления, расположение вегетативных и генеративных побегов, последствия внутриветвистого ветвления, степень отмирания элементов побеговой системы и связанную с этим показателем динамику пробуждения спящих почек. Данное положение не идет вразрез с традиционным подходом, а дополняет его, по мнению И.С. Антоновой (2014), при градации элементов описания крон древесных растений необходимо учитывать подуровень эпсиона – результат многолетнего развития двулетних побеговых систем.

Подуровень эпсиона необходимо учитывать при анализе архитектоники кроны, так как на

этом уровне у дерева проявляются видоспецифические визуально-геометрические характеристики кроны, позволяющие ее распознать. По нашему мнению, трехлетняя побеговая система представляет собой архитектурный модуль.

Материал и методы исследования

Жизненные формы и архитектурные модули изучены у 15 бореальных видов ив из двух подродов: *Salix* и *Vetrix*. К подроду *Salix* относятся 4 вида из 3 секций: *S. pentandra* L. (секция *Pentandra* (Borger) C.K. Schneid.), *S. triandra* L. (секция *Amygdalinae* W. Koch.), *S. euxina* I.V. Belyaeva и *S. alba* L. (секция *Salix*). К подроду *Vetrix* относятся 11 видов из 7 секций: *S. aurita* L., *S. caprea* L., *S. cinerea* L., *S. starkeana* Willd. (секция *Vetrix* Dumort.), *S. myrsinifolia* Salisb. (секция *Nigricantes* A. Kern.), *S. viminalis* L., *S. gmelinii* Pall. (секция *Vimen* Dumort.), *S. lapponum* L. (секция *Villosae* Rouy), *S. acutifolia* Willd. (секция *Daphnella* Ser. ex Duby.) *S. rosmarinifolia* L. (секция *Incubaceae* A. Kern.), *S. vinogradovii* A. K. Skvortsov (секция *Helix* Dumort.). В настоящей работе мы используем классификацию рода *Salix*, предложенную А.К. Скворцовым (1968).

Для изученных бореальных видов ив характерны 11 жизненных форм (Недосеко, 2014а; 2015а) (рис. 1). Виды подрода *Salix* существовали в среднем мелу (Криштофович, 1957; Graham, 1964) в отличие от представителей подрода *Vetrix*, которые сформировались позднее (в первой половине третичного периода в составе теплоумеренной арктотретичной флоры). По данным А.К. Скворцова (1968), в связи с резким похолоданием севера Евразии во второй половине третичного периода территория распространения видов подрода *Vetrix* резко сократилась; теплолюбивые виды отступили на юго-восток Азии. Холодовыносливые представители бореальных секций подрода *Vetrix*, ранее сформированные в условиях средних и верхних поясов гор, стали осваивать более холодные зоны и распространились по всей Голарктике (Скворцов, 1968). Данные о каких-либо перемещениях в холодные или теплые области представителей подрода *Salix* в литературе отсутствуют.

При изучении архитектурных модулей была использована авторская методика (Недосеко, 2014б,в, 2015б; Недосеко, Виктор, 2016), где в качестве основной структурной единицы у ив мы рассматриваем трехлетнюю побеговую (трехосную) систему (ТПС). Архитектурный модуль

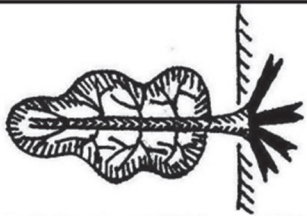
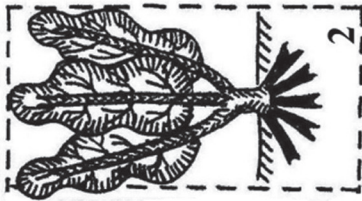
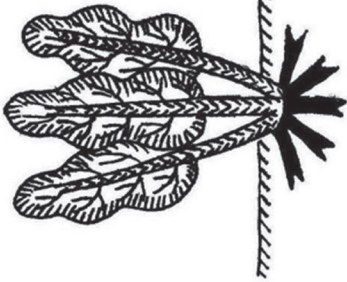

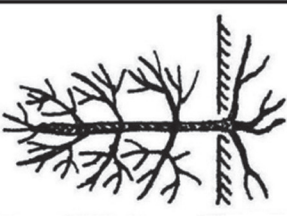
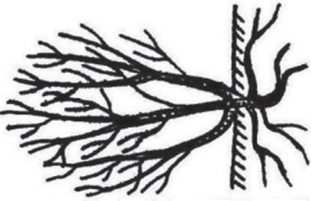
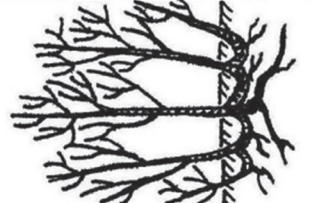
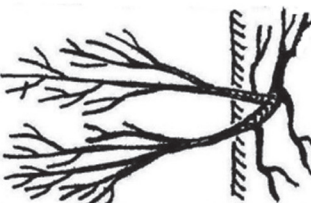

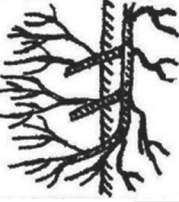
	Одноствольные	Аэроксильные	Геоксильные	Степняковые	
				аэроксильные	геоксильные
ДЕРЕВЬЯ	 1	 2	 3	 4	
	 5	 6	 7	 8	 9
КУСТАРНИКИ					 11

Рис. 1. Жизненные формы деревьев и кустарников бореальных видов ив: 1 – одноствольное дерево, 2 – мало- и многоствольные аэроксильные деревья, 3 – мало- и многоствольные геоксильные деревья, 4 – факультативный стланик, 5 – деревце, 6 – аэроксильный кустарник, 7 – эпигеогенно-геоксильный кустарник, 8 – гипогеогенно-геоксильный кустарник, 9 – низкий длиннооклоризомный гипогеогенно-геоксильный кустарник, 10 – полуводный длиннооклоризомный стланик, 11 – стланик (пунктирной линией обведены жизненные формы, выделенные впервые О.И. Недосеко)

ив представляет собой ТПС, основанную на трех признаках: тип ветвления, размер зоны отмирания вегетативных побегов, долговечность вегетативных частей генеративных побегов. Полевой материал собран в 2015–2017 гг. на территории Нижегородской обл. У исследованных видов изучены 1247 ТПС, из них 664 ТПС мужских особей и 583 ТПС женских.

Результаты исследования

У женских особей каждого вида (кроме *S. acutifolia*) наблюдается большее разнообразие типов ТПС по сравнению с мужскими. Наибольшее разнообразие типов ТПС характерно для *S. caprea* (9 типов ТПС), а наименьшее – для *S. rosmarinifolia* (4 типа ТПС) (табл. 1). Кроме того,

при подсчете ассимилирующих побегов в составе ТПС особей разного пола выяснилось, что у женских особей их в 1,3–1,7 раза больше, чем у мужских (табл. 2).

Структура ТПС зависит от варианта ветвления: деревьям и высоким кустарникам свойственна акротония, средним и низким кустарникам – мезо- и базитония. Сам вариант ветвления коррелирует с числом отмирающих верхних метамеров: у высоких жизненных форм на побеге отмирают 1–2, а у средних – до 4, у низких – до половины метамеров побега. Кроме того, структура ТПС зависит от этапности опадения вегетативно-генеративных побегов. По этому признаку их можно разделить на три группы: одноэтапно-оппадающие (*S. caprea*, *S. vinogradovii*,

Таблица 1

Соотношение типов ТПС женских и мужских особей ив

Вид \ Тип ТПС	Тип ТПС								
	1:1	1:2	1:3	1:4	1:5	1:6	1:7	1:8	1:12
<i>S. caprea</i>	38,4	34,3	15,8	4,6	5	0,9	0,9	–	–
	18	32,7	21,3	10,6	7,8	3,9	3,2	1,2	1,2
<i>S. euxina</i>	48,7	42,6	6,7	1,9	–	–	–	–	–
	19,5	52,8	17,2	6,6	1,6	1,1	1,2	–	–
<i>S. acutifolia</i>	55,9	31,9	8,8	0,9	–	2,3	0,9	–	–
	30,2	54,1	13	0,9	1,8	–	–	–	–
<i>S. gmelinii</i>	72,1	26,5	1,4	–	–	–	–	–	–
	22,9	60,7	11,6	3,2	–	1,6	–	–	–
<i>S. cinerea</i>	53,6	34,5	6,2	–	1,4	3,2	–	–	–
	10,7	41,7	23,6	9,3	1,9	7,4	3,7	5,6	–
<i>S. triandra</i>	47,8	28,9	14,9	8,3	–	–	–	–	–
	11,3	33,3	22,9	15,2	3,7	7,8	4	1,9	–
<i>S. rosmarinifolia</i>	55,9	22,4	20,4	–	–	–	–	–	–
	35,9	38,7	25,5	1,5	–	–	–	–	–
<i>S. starkeana</i>	47,5	28,7	18,1	5,1	1,3	–	–	–	–
	13,4	37,8	23,8	13,5	7,8	3,7	–	–	–

Примечание: для каждого вида в верхней строчке показаны данные для мужских особей, в нижней – для женских.

Т а б л и ц а 2

Соотношение ассимилирующих побегов в кронах мужских и женских особей изученных видов ив

Вид	Признаки	Число ассимилирующих побегов	
		мужские особи	женские особи
<i>S. caprea</i>		391 (41%)	563 (59%)
<i>S. euxina</i>		432 (41,3%)	615 (58,7%)
<i>S. acutifolia</i>		280 (43,7%)	361 (56,3%)
<i>S. gmelinii</i>		206 (44,1%)	261(55,8 %)
<i>S. cinerea</i>		290 (41%)	417 (59%)
<i>S. triandra</i>		414 (38,8%)	653 (61,2%)
<i>S. starkeana</i>		471 (36,7%)	812 (63,3%)
<i>S. rosmarinifolia</i>		506 (49%)	524 (51%)

S. gmelinii, *S. acutifolia*, *S. viminalis*, *S. aurita*, *S. lapponum*); двухэтапно-оппадающие (*S. alba*, *S. euxina*, *S. triandra*, *S. cinerea*, *S. myrsinifolia*, *S. starkeana*, *S. rosmarinifolia*) и условно-неоппадающие (у женских особей *S. pentandra* коробочки с семенами остаются в составе кроны до весны).

С учетом долговечности вегетативных частей генеративных побегов, варианта ветвления и размера зоны отмирания вегетативных побегов у изученных видов можно выделить 7 архитектурных модулей: с одноэтапно- и дву-

этапно-оппадающими генеративными побегами на базе акро-, мезо- и базитонии, а также с условно неоппадающими генеративными побегами на базе акротонии.

Модули, развивающиеся на базе акротонии (три варианта)

Модуль I. Растения с одноэтапно-оппадающими генеративными побегами (рис. 2). Характерен для деревьев и высоких кустарников (*S. caprea*, *S. vinogradovii*, *S. gmelinii*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*).

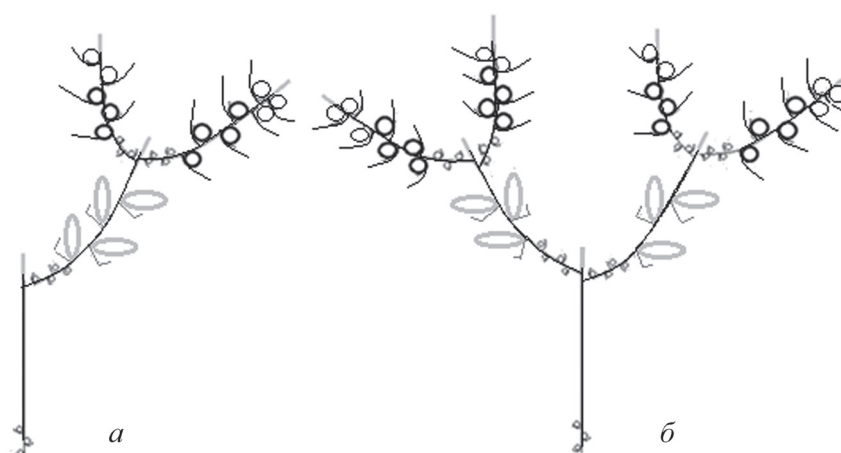


Рис. 2. Архитектурный модуль I. Условные обозначения к рис. 2–8 (серым цветом показаны отмирающие части побегов и опадающие части генеративных побегов; а – мужские особи, б – женские особи)

Модуль II. Растения с двуэтапно-оппадающими генеративными побегами (рис. 3). Характерен для деревьев и высоких кустарников (*S. alba*, *S. euxina*, *S. myrsinifolia*).

Модуль III. Растения с условно-неоппадающими генеративными побегами (рис. 4). Характерен для *S. pentandra*.

Модули, развивающиеся на базе мезотонии (два варианта)

Модуль IV. Растения с одноэтапно-оппадающими генеративными побегами (рис. 5). Характерен для кустарников средней величины (*S. aurita*).

Модуль V. Растения с двуэтапно-оппадающими генеративными побегами (рис. 6). Характерен для кустарников средней величины

(*S. triandra*, *S. cinerea*) (Недосеко, Викторов, 2016).

Модули, развивающиеся на основе базитонии (два варианта)

Модуль VI. Растения с одноэтапно-оппадающими генеративными побегами (рис. 7). Характерен для низких кустарников (*S. lapponum*).

Модуль VII. Растения с двуэтапно-оппадающими генеративными побегами (рис. 8). Характерен для низких кустарников *S. starkeana*, *S. rosmarinifolia*.

В результате проведенных исследований выявлено, что жизненные формы бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* формировались на основе разных архитектурных модулей (табл. 3).

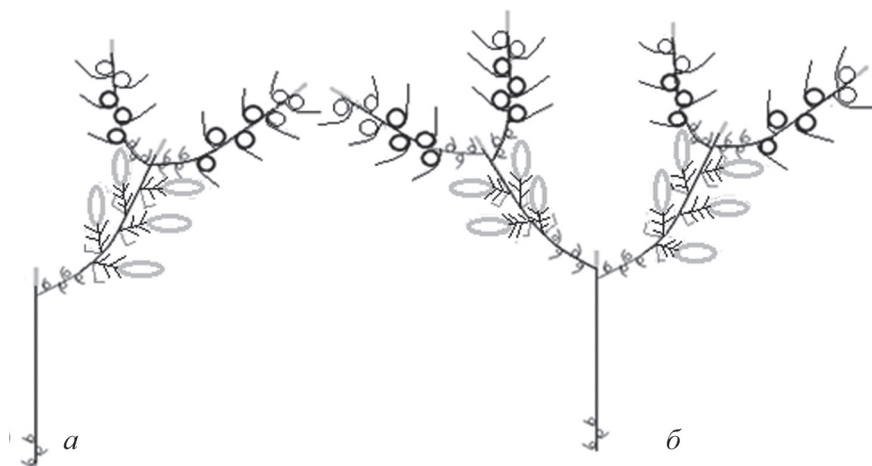


Рис. 3. Архитектурный модуль II (серым цветом показаны отмирающие части побегов и опадающие части генеративных побегов; а – мужские особи, б – женские особи)

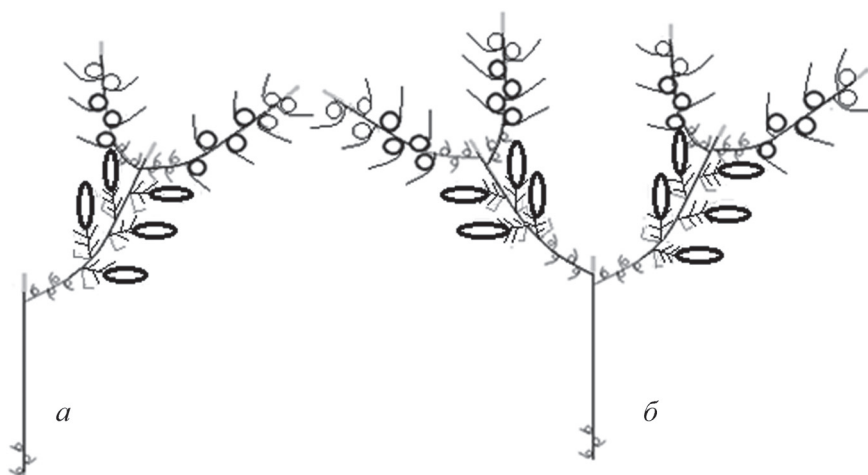


Рис. 4. Архитектурный модуль III (серым цветом показаны отмирающие части побегов и опадающие части генеративных побегов; а – мужские особи, б – женские особи)

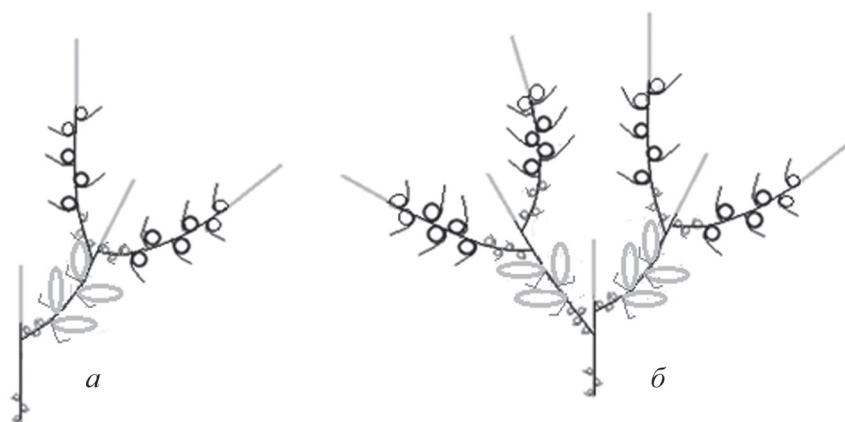


Рис. 5. Архитектурный модуль IV (серым цветом показаны отмирающие части побегов и опадающие части генеративных побегов; *a* – мужские особи, *б* – женские особи)



Рис. 6. Архитектурный модуль V (серым цветом показаны отмирающие части побегов и опадающие части генеративных побегов; *a* – мужские особи, *б* – женские особи)

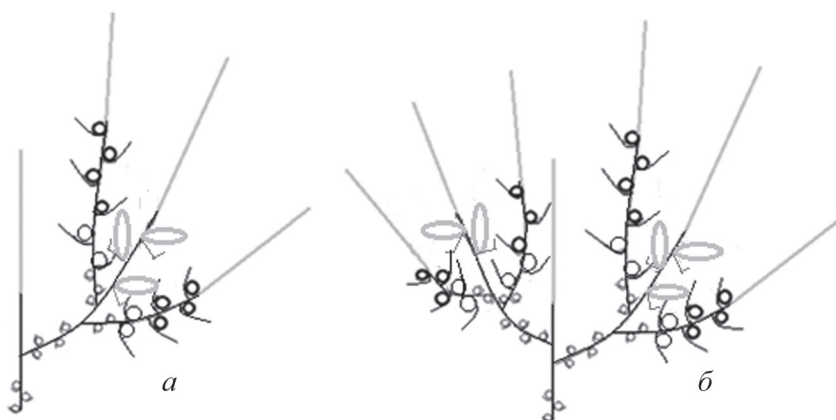


Рис. 7. Архитектурный модуль VI (серым цветом показаны отмирающие части побегов и опадающие части генеративных побегов; *a* – мужские особи, *б* – женские особи)

Особи деревьев и высоких кустарников аллювиальных видов подрода *Salix* формировались на основе трех архитектурных модулей:

модуля II (*S. alba*, *S. euxina*),
модуля III (*S. pentandra*),
модуля V (*S. triandra*).

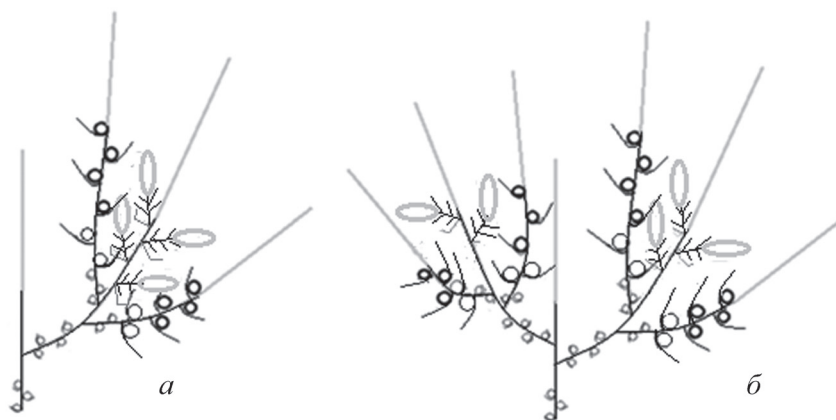


Рис. 8. Архитектурный модуль VII (серым цветом показаны отмирающие части побегов и опадающие части генеративных побегов; а – мужские особи, б – женские особи)

Особь разных жизненных форм видов ив подрода *Vetrix* по высоте распределяются в три группы: высокие, средние, низкие и формируются на основе шести архитектурных модулей: модуля I (*S. caprea*, *S. vinogradovii*, *S. gmelinii*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*), модуля II (*S. myrsinifolia*), модуля IV (*S. aurita*), модуля V (*S. cinerea*), модуля VI (*S. lapponum*), модуля VII (*S. starkeana*, *S. rosmarinifolia*) (табл. 1). Архитектурный модуль III характерен только для *S. pentandra* (секция *Pentandra*) из подрода *Salix*. Секция *Pentandra*, несмотря на то, что ее виды произрастают в холодном климате и неаллювиальных местообита-

ниях (осоково-вейниковых лесных болотах) морфологически более примитивна, чем секция *Salix* (*S. alba*, *S. euxina*) (Богдановская-Гиенэф, 1946). Современные методы генетического анализа с использованием молекулярных маркеров (ITS-данные) подтверждают близкородственные связи секций *Pentandra* и *Salix*, так как виды этих секций *S. alba* и *S. pentandra* группируются в одном кластере (BP 92%) (Баркалов, Козыренко, 2014). По мнению А.К. Скворцова (1968), секция *Salix* берет свои корни от секции *Pentandra* (рис. 9).

S. triandra, принадлежащая к секции *Amygdalinae*, по результатам молекулярных исследований

Таблица 3

Жизненные формы и архитектурные модули бореальных видов ив

Архитектурный модуль	Жизненная форма																				
	1		2		3		4	5		6			7			8			9	10	11
	а	б	а	б	а	б	в	а	б	а	а	б	в	а	б	в	в	в	в	в	
I		+		+		+		+		+	+										+
II	*		*		*		*	+		+											
III		*		*		*															
IV									+			+			+						
V										*	*	+		*	+					+	*
VI																				+	
VII									+								+	+			

Условные обозначения: звездочкой (*) обозначены виды подрода *Salix*, знаком «+» обозначены виды подрода *Vetrix*; 1–11 – жизненные формы (см. обозначения на рис. 1); I–VII – типы архитектурных модулей (см. текст); высота: а – высокие, б – средние, в – низкие.

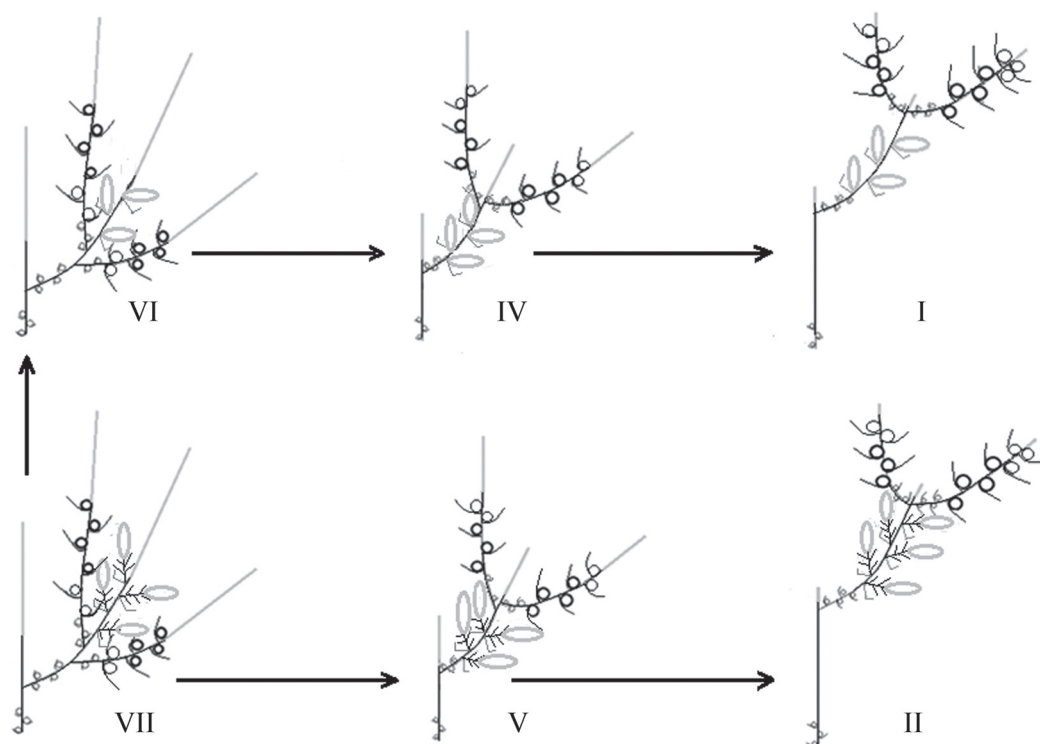


Рис. 11. Трансформация архитектурных модулей холодовыносливой ветви бореальных видов подрода *Vetrix* (от Ж.Ф. кустарничек – кустарник – дерево). Римскими цифрами обозначены номера архитектурных модулей (серым цветом показаны отмирающие части побегов и опадающие части генеративных побегов)

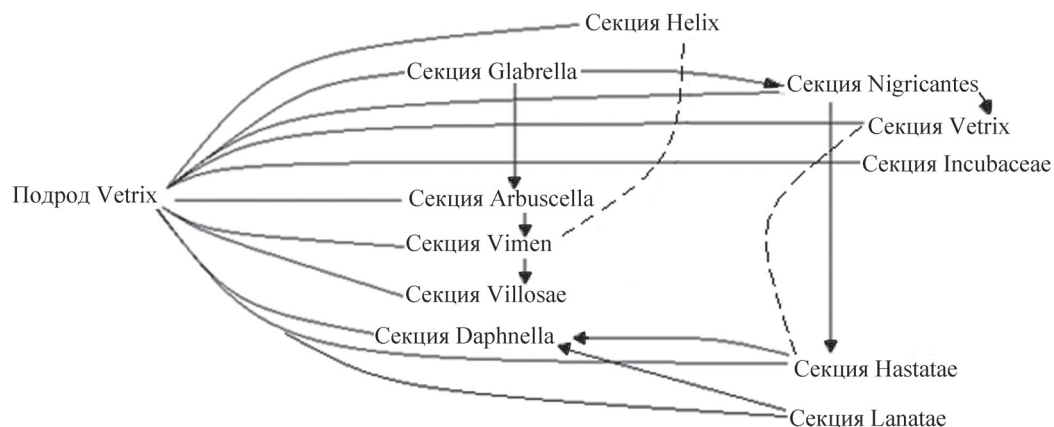


Рис. 12. Филогенетические связи видов ив изученных секций подрода *Vetrix* (по А.К. Скворцову, 1968). Пунктирной линией показаны связи близкородственных секций, основанные на данных молекулярной генетики

некоторым морфологическим признакам (например, по строению генеративного побега) сближается с секцией *Lanatae*, а по строению листа – с секцией *Hastatae*. Особняком стоит евразийская секция *Helix*, представителем которой является *S. vinogradovii*, возникшая в третичный период от примитивных (теплолюбивых) предков подрода *Vetrix* (Скворцов, 1968). Доказательств филогенетических связей бореальных видов ив различных секций подрода *Vetrix*, основанных на цитогенетических методах в литературе очень мало. Известны мнения о близкородственных связях *S. purpurea* L. из секции *Helix*, *S. dasyclados* и *S. viminalis* из секции *Vimen* (Ngantcha, 2010), а также *S. bebbiana* из секция *Vetrix* и *S. hastata* из секции *Hastatae* (Chen et al., 2010). По дан-

нетических связей бореальных видов ив различных секций подрода *Vetrix*, основанных на цитогенетических методах в литературе очень мало. Известны мнения о близкородственных связях *S. purpurea* L. из секции *Helix*, *S. dasyclados* и *S. viminalis* из секции *Vimen* (Ngantcha, 2010), а также *S. bebbiana* из секция *Vetrix* и *S. hastata* из секции *Hastatae* (Chen et al., 2010). По дан-

ным А.К. Скворцова (1968), в некоторых секциях подрода *Vetrix* эволюция жизненных форм шла от дерева к кустарнику (например, в секции *Vetrix*).

На основании работ А.К. Скворцова (1968) можно предположить, что у бореальных видов ив подрода *Vetrix* выделяются две линии эволю-

ции жизненных форм: 1) теплолюбивая, вероятно, не уходившая в горы, в которой эволюция жизненных форм происходила от дерева к кустарнику; 2) холодовыносливая, более молодая, возникшая от аркто-монтанных видов, в которой эволюция жизненных форм шла от

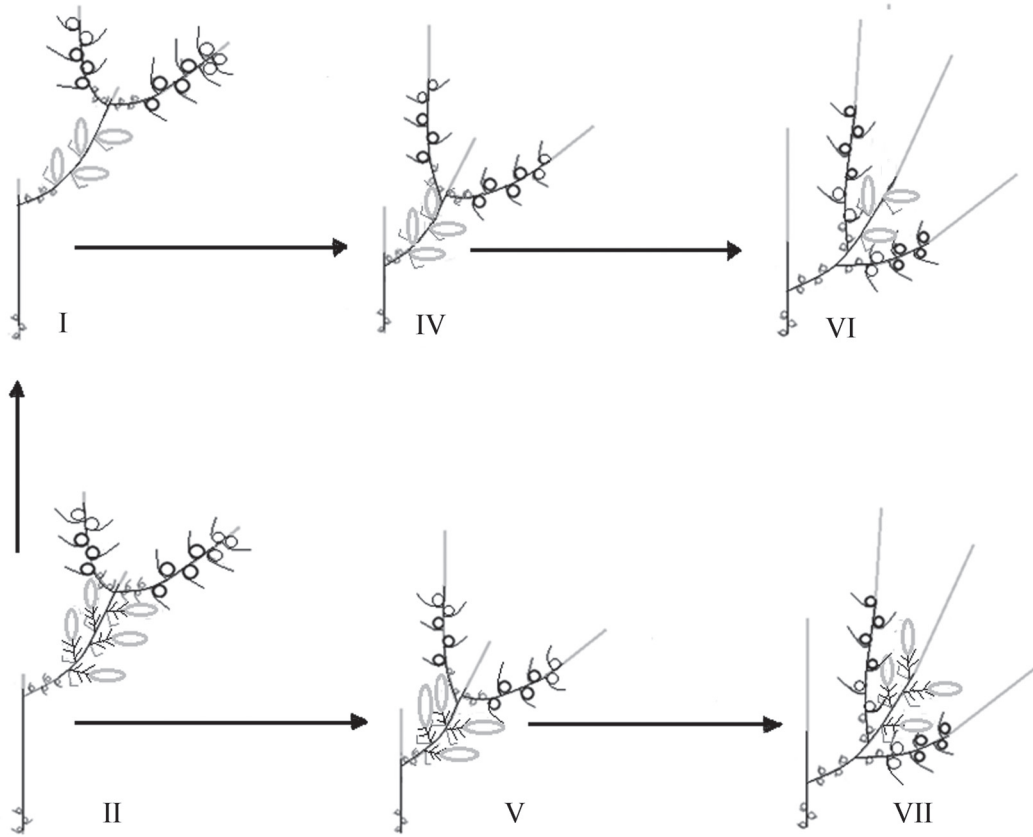


Рис. 13. Трансформация архитектурных модулей бореальных видов подрода *Vetrix* (от Ж.Ф. дерево – кустарник – кустарничек). Римскими цифрами обозначены номера архитектурных модулей (серым цветом показаны отмирающие части побегов и опадающие части генеративных побегов)

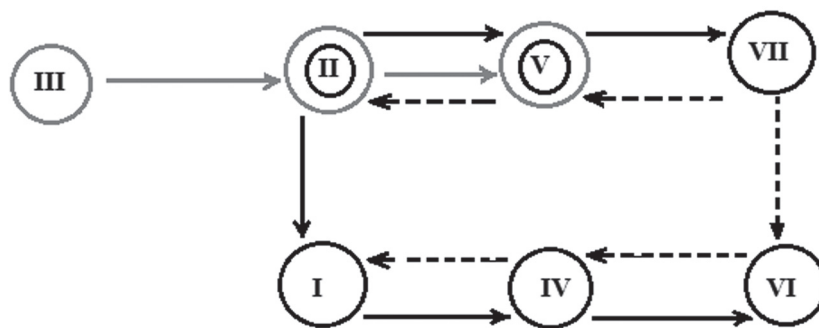


Рис. 14. Схема эволюции архитектурных модулей бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* (серым цветом показано направление эволюции в подрode *Salix*, а черным – в подрode *Vetrix* (пунктирной черной линией показана возможная эволюция аркто-монтанных видов от жизненной формы кустарника к дереву, сплошной черной линией – эволюция видов от жизненной формы дерева к кустарнику)

кустарничков и кустарников к деревьям. Такая эволюция жизненных форм основана на эволюции архитектурных модулей. В связи с этим мы можем предложить еще одну схему трансформаций архитектурных модулей в подроде *Vetrix* (рис. 13).

На основе филогенетических связей секций изученных видов ив можно предположить, что в целом эволюция ив подродов *Salix* и *Vetrix* носила сетчатый характер. Общая схема эволюции архитектурных модулей для бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* представлена на рис. 14.

Выводы

Эволюция архитектурных модулей в под родах *Salix* и *Vetrix* шла в разных направлениях: в подроде *Salix* – от акротонного модуля с олиственными двуэтапно-оппадающими генеративными побегами к мезотонному модулю; в подроде *Vetrix* – в пер-

вой линии от акротонного модуля с олиственными двуэтапно-оппадающими генеративными побегами к модулям, основанным на базитонии с такими же или одноэтапно-оппадающими генеративными побегами; во второй линии под рода *Vetrix* – от базик мезо- и акротонии с генеративными побегами одно- или двуэтапно-оппадающими.

Жизненные формы бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* формировались, вероятно, на основе различных архитектурных модулей, наибольшее разнообразие которых характерно для представителей под рода *Vetrix*. Жизненные формы аллювиальных видов под рода *Salix* формировались на основе трех архитектурных модулей, а *Vetrix* – шести. Среди них исходный архитектурный модуль для рода *Salix* – модуль III, основанный на базе акротонии с условно неоппадающими генеративными побегами, как у *S. pentandra* (под род *Salix*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Антонова И.С. Изучение побеговых систем некоторых представителей семейства *Ulmaceae* Mirb. // Проблемы биологии растений: мат-лы Междунар. конф. посвященной 100-летию со дня рождения В.В. Письякуковой. СПб., 2006. С. 232–235 [Antonova I.S. Izuchenie pobegovykh sistem nekotorykh predstavitelei semeistva Ulmaceae Mirb. // Problemy biologii rastenii: mat-ly Mezhdunar. konf. posvyashchennoi 100-letiyu so dnya rozhdeniya V.V. Pis'yaukovoi. SPb., 2006. S. 232–235].
- Антонова И.С. О динамических единицах строения кроны древесных растений умеренной зоны // Тр. IX Междунар. конф. по экологической морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И.Г. Серебрякова). Т. 2. М., 2014. С. 48–51 [Antonova I.S. O dinamicheskikh edinitsakh stroeniya krony drevesnykh rastenii umerennoi zony // Tr. IX Mezhdunar. Konf. po ekologicheskoi morfologii rastenii, posvyashchennoi pamyati I.G. i T.I. Serebryakovykh (k 100-letiyu so dnya rozhdeniya I.G. Serebryakova). T. 2. M., 2014. S. 48–51].
- Антонова И.С., Лагунова Н.Г. О модульной организации некоторых групп высших растений // Журнал общей биологии. 1999. Т. 60. № 1. С. 49–59 [Antonova I.S., Lagunova N.G. O modul'noi organizatsii nekotorykh grupp vysshikh rastenii // Zhurnal obshchei biologii. 1999. T. 60. № 1. S. 49–59].
- Антонова И.С., Шаровкина М.М. Некоторые особенности строения побеговых систем и кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в умеренно-континентальном климате в разных условиях биотопа // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 2011. Вып. 4. С. 52–62 [Antonova I.S., Sharovkina M.M. Nekotorye osobennosti stroeniya pobegovykh sistem i krony molodykh generativnykh derev'ev *Tilia platyphyllos* Scop. v umerenno-kontinental'nom klimate v raznykh usloviyakh biotopa // Vestn. SPbGU. Ser. 3. 2011. Vyp. 4. S. 52–62].
- Антонова И.С., Шаровкина М.М. Некоторые особенности строения побеговых систем и развития кроны генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* (*Tiliaceae*) трех возрастных состояний в условиях умеренно континентального климата // Ботанический журнал. 2012. Т. 97. Вып. 9. С. 1192–1205 [Antonova I.S., Sharovkina M.M. Nekotorye osobennosti stroeniya pobegovykh sistem i razvitiya krony generativnykh derev'ev *Tilia platyphyllos* (*Tiliaceae*) trekh vozrastnykh sostoyanii v usloviyakh umerenno kontinental'nogo klimata // Botanicheskii zhurnal. 2012. T. 97. Vyp. 9. S. 1192–1205].
- Антонова И.С., Гниловская А.А. Побеговые системы кроны *Acer negundo* L. (*Aceraceae*) в разных возрастных состояниях // Ботанический журнал. 2013. Т. 98. (1 январь). С. 53–68 [Antonova I.S., Gnilovskaya A.A. Pobegovye sistemy krony *Acer negundo* L. (*Aceraceae*) v raznykh vozrastnykh sostoyaniyakh // Botanicheskii zhurnal. 2013. T. 98. (1 yanvar'). S. 53–68].
- Баркалов В.Ю., Козыренко М.М. Филогенетические отношения видов *Salix* L. subg. *Salix* (*Salicaceae*) по данным секвенирования межгенных спейсеров хлоропластного генома и ITS ядерной рибосомальной ДНК // Генетика. 2014. Т. 50. № 8. С. 240–249 [Barkalov V.Yu., Kozyrenko M.M. Filogeneticheskie otnosheniya vidov *Salix* L. subg. *Salix*

- (Salicaceae) po dannym sekvenirovaniya mezhgen-nykh speiserov khloroplastnogo genoma i ITS yadernoi ribosomal'noi DNK // *Genetika*. 2014. T. 50. № 8. S. 240–249].
- Беляева И.В. Ивы Урала: атлас-определитель / И.В. Беляева, О.В. Епанчинцева, А.А. Шаталина, Л.А. Семкина. Екатеринбург, 2006. 173 с. [Belyaeva I.V. Ivy Urala: atlas-opredelitel' / I.V. Belyaeva, O.V. Epanchintseva, A.A. Shatalina, L.A. Semkina. Ekaterinburg. 2006. 173 s.]
- Богдановская-Гиенэф И.Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Мат-лы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1946. Вып. 2. С. 425–468 [Bogdanovskaya-Gienef I.D. O proiskhozhdenii flory boreal'nykh bolot Evrazii // Mat-ly po istorii flory i rastitel'nosti SSSR. M.; L., 1946. Vyp. 2. S. 425–468].
- Буланая М.В. Биология и фитоценотическая роль черемухи обыкновенной (*Prunus padus* L.) в разных частях ареала. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 17 с. [Bulanaya M.V. Biologiya i fitotsenoticheskaya rol' cheremukhi obyknovЕННОй (*Prunus padus* L.) v raznykh chastyakh areala. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. M., 1989. 17 s.]
- Гашева Н.А. К методике структурного изучения побеговых модулей *Salix* // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2012. № 12. С. 99–110 [Gasheva N.A. K metodike strukturnogo izucheniya pobegovykh modulei *Salix* // Vestn. ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya. 2012. № 12. S. 99–110].
- Гетманец И.А. Биоморфология ив секции *Incubaceae* Kerner. рода *Salix* L. Автореф. ... канд. биол. наук. М., 1998. 16 с. [Getmanets I.A. Biomorfologiya iv sektsii *Incubaceae* Kerner. roda *Salix* L. Avtoref. ... kand. biol. nauk, M., 1998. 16 s.]
- Гетманец И.А. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южного Урала. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Омск, 2011. [Getmanets I.A. Ekologicheskoe raznoobrazie i biomorfologiya roda *Salix* L. Yuzhnogo Urala. Avtoref. Dis. ... dokt. biol. nauk. Omsk, 2011].
- Костина М.В. Генеративные побеги древесных покрытосеменных растений умеренной зоны // Автореф. ... докт. биол. наук. М., 2009. 40 с. [Kostina M.V. Generativnye pobegi drevесnykh pokrytosemennyykh rastenii umerennoi zony // Avtoref. ... dokt. biol. nauk. M., 2009. 40 s.]
- Криштофович А.Н. Палеоботаника. Л., 1957. 650 с. [Krishtofovich A.N. Paleobotanika. L., 1957. 650 s.]
- Мазуренко М.Т. Кустарники рода *Salix* L. (Salicaceae) Северо-Востока России, структура и морфогенез // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113. Вып. 5. С. 36–42 [Mazurenko M.T. Kustarniki roda *Salix* L. (Salicaceae) Severo-Vostoka Rossii, struktura i morfogenez // Byul. MOIP. Otd. biol. 2008. T. 113. Vyp. 5. S. 36–42].
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. К биолого-морфологической характеристике кустарничков таежной зоны восточной Сибири / Биология и продуктивность растительного покрова Северо-Востока. Владивосток, 1976. С. 3–48 [Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. K biologo-morfologicheskoi kharakteristike kustarnichkov taezhnoi zony vostochnoi Sibiri / Biologiya i produktivnost' rastitel'nogo pokrova Severo-Vostoka. Vladivostok, 1976. S. 3–48].
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Модульная организация дерева // Мат-лы X школы по теоретической морфологии растений «Конструкционные единицы в морфологии растений». Киров, 2004. С. 10–12 [Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. Modul'naya organizatsiya dereva // Mat-ly X shkoly po teoreticheskoi morfologii rastenii «Konstruktsionnye edinitisy v morfologii rastenii». Kirov, 2004. S. 10–12].
- Недосеко О.И. Бореальные виды ив подродов *Salix* и *Vetrix*: онтоморфогенез и жизненные формы (монография). Нижний Новгород, 2014а. 426 с. [Nedoseko O.I. Boreal'nye vidy iv podrodov *Salix* i *Vetrix*: ontomorfogenez i zhiznennyye formy (monografiya). Nizhnii Novgorod, 2014a. 426 s.]
- Недосеко О.И. Архитектоника ив на примере ивы остролистной // Тр. IX Междунар. конф. по экологической морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И.Г. Серебрякова). Т. 2. М., 2014б. С. 326–329 [Nedoseko O.I. Arkhitektonika iv na primere ivy ostrolistnoi // Tr. IX Mezhdunar. konf. po ekologicheskoi morfologii rastenii, posvyashchennoi pamyati I.G. i T.I. Serebryakovykh (k 100-letiyu so dnya rozhdeniya I.G. Serebryakova). T. 2. M., 2014b. S. 326–329].
- Недосеко О.И. Методика изучения архитектурных моделей в роде *Salix* // Тр. IX междунар. конф. по экологической морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И.Г. Серебрякова). Т. 2. М., 2014в. С. 323–326 [Nedoseko O.I. Metodika izucheniya arkhitekturnykh modelei v rode *Salix* // Tr. IX mezhdunar. konf. po ekologicheskoi morfologii rastenii, posvyashchennoi pamyati I.G. i T.I. Serebryakovykh (k 100-letiyu so dnya rozhdeniya I.G. Serebryakova). T. 2. M., 2014v. S. 323–326].
- Недосеко О.И. Классификация побегов и побеговых систем бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*: монография. Арзамас, 2015а. 247 с. [Nedoseko O.I. Klassifikatsiya pobegov i pobegovykh sistem boreal'nykh vidov iv podrodov *Salix* i *Vetrix*: monografiya / Arzamas, 2015a. 247 s.]
- Недосеко О.И. К вопросу изучения модульной организации и архитектоники в роде *Salix* // Вестн. КазНУ. Сер. Экологическая № 2/2(44). 2015б. С. 673–678 [Nedoseko O.I. K voprosu izucheniya modul'noi organizatsii i arkhitektoniki v rode *Salix* // Vestn. KazNu. Seriya Ekologicheskaya № 2/2(44). 2015b. S. 673–678].
- Недосеко О.И. Методика изучения архитектоники крон на примере бореальных видов ив // Современные концепции экологии биосистем

- и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: мат-лы Всерос. (с международным участием) науч. школы-конференции, посвященной 115-летию со дня рождения А.А. Уранова. Пенза, 2016а. С. 145–148 [Nedoseko O.I. Metodika izucheniya arkhitektoniki kron na primere boreal'nykh vidov iv // Sovremennye kontseptsii ekologii biosistem i ikh rol' v reshenii problem sokhraneniya prirody i prirodopol'zovaniya: mat-ly Vseros. (s mezhdunarodnym uchastiem) nauch. shkoly-konferentsii, posvyashchennoi 115-letiyu so dnya rozhdeniya A.A. Uranova. Penza, 2016a. S. 145–148].
- Недосеко О.И. Влияние световых условий и половой принадлежности на архитектурную модель ивы козьей // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: мат-лы Всерос. (с международным участием) науч. школы-конференции, посвященной 115-летию со дня рождения А.А. Уранова. Пенза, 2016б. С. 142–145 [Nedoseko O.I. Vliyanie svetovykh uslovii i polovoivoi prinadlezhnosti na arkhitekturnuyu model' ivy koz'ei // Sovremennye kontseptsii ekologii biosistem i ikh rol' v reshenii problem sokhraneniya prirody i prirodopol'zovaniya: mat-ly Vseros. (s mezhdunarodnym uchastiem) nauch. shkoly-konferentsii, posvyashchennoi 115-letiyu so dnya rozhdeniya A.A. Uranova. Penza, 2016b. S. 142–145].
- Недосеко О.И. Архитектоника *Salix dasyclados* L. в зависимости от пола и световых условий // Адаптация учащихся всех ступеней образования в условиях современного образовательного процесса: мат-лы XII Всерос. науч.-практ. конф. с международным участием. Арзамас, 2016в. 242 с. [Nedoseko O.I. Arkhitektonika *Salix dasyclados* L. v zavisimosti ot pola i svetovykh uslovii // Adaptatsiya uchashchikhsya vseh stupenei obrazovaniya v usloviyakh sovremennogo obrazovatel'nogo protsessa: mat-ly XII Vseros. Nauch.-prakt. konf. s mezhdunarodnym uchastiem. Arzamas, 2016v. 242 s.].
- Недосеко О.И., Викторов В.П. Архитектурные модели *Salix triandra* L. и *S. fragilis* L. // Социально-экологические технологии, 2016. № 2. С. 39–50 [Nedoseko O.I., Viktorov V.P. Arkhitekturnye modeli *Salix triandra* L. i *S. fragilis* L. // Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii, 2016. № 2. S. 39–50].
- Недосеко О.И., Викторов В.П. Филогенетические связи жизненных форм и архитектурных модулей бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* // Систематика и эволюционная морфология растений: мат-лы конф., посвященной 85-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова. М., 2017а. С. 277–282 [Nedoseko O.I., Viktorov V.P. Filogeneticheskie svyazi zhiznennykh form i arkhitekturnykh modulei boreal'nykh vidov iv podrodov *Salix* i *Vetrix* // Sistematika i evolyutsionnaya morfologiya rastenii: materialy konferentsii, posvyashchennoi 85-letiyu so dnya rozhdeniya V.N. Tikhomirova. M., 2017a. S. 277–282].
- Недосеко О.И., Викторов В.П. Архитектурные типы крон женских и мужских особей *Salix acutifolia* L. // Изв. высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2017б. № 1 (17). С. 14–27 [Nedoseko O.I., Viktorov V.P. Arkhitekturnye tipy kron zhenskikh i muzhskikh osobei *Salix acutifolia* L. // Izv. vysshikh uchebnykh zavedenii. Povolzhskii region. Estestvennye nauki. 2017b. № 1 (17). S. 14–27].
- Савиных Н.П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2000. 32 с. [Savinykh N.P. Biomorfologiya veronik Rossii i sopredel'nykh gosudarstv: Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. M., 2000. 32 s.].
- Савиных Н.П. Поливариантность особей и ее эволюционное значение // Методы популяционной биологии. Сб. мат-лов докл. 7 Всерос. популяционного семинара. Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С. 186–187 [Savinykh N.P. Polivariantnost' osobei i ee evolyutsionnoe znachenie // Metody populyatsionnoi biologii: Sb. Mat-lov dokl. 7 Vserossiiskogo populyatsionnogo seminar. Syktyvkar, 2004. Ch. 1. S. 186–187].
- Серебрякова Т.И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых растений и модусах преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 112–125 [Serebryakova T.I. Ob osnovnykh «arkhitekturnykh modelyakh» travyanistykh rastenii i modusakh preobrazovaniya // Byull. MOIP. Otd. biol. 1977. T. 82. Vyp. 5. S. 112–125].
- Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав / Жизненная форма, структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 161–179. [Serebryakova T.I. Zhiznennye formy i modeli pobegoobrazovaniya nazemno-polzuchikh mnogoletnikh trav / Zhiznennaya forma, struktura, spektry i evolyutsiya. M., 1981. S. 161–179].
- Скворцов А.К. Ивы СССР (систематический и географический обзор). М., 1968. 255 с. [Skvortsov A.K. Ivy SSSR (sistematicheskii i geograficheskii obzor). M., 1968. 255 s.].
- Abdollahzadeh A., Kazempour Osaloo S., Maassoumi A.A. Molecular phylogeny of the genus *Salix* (Salicaceae) with an emphasize to its species in Iran // Iran. J. Bot. 2011. Vol. 17. N 2. P. 244–253.
- Agaji S.A., Ghahremaninejad F., Mousavi S.F., Tabrizi F.M. Study of genetic variation in *Salix* using molecular markers // Adv. Environ. Biol. 2012. Vol. 6. N 11. P. 2982–2985.
- Barthelemy D., Caraglio Y. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. 2007. Vol. 99. P. 375–407.
- Chen J.H., Sun H., Wen J., Yang Y.P. Molecular phylogeny of *Salix* L. (Salicaceae) inferred from three chloroplast datasets and its systematic implications // Taxon. 2010. Vol. 59. P. 29–37.
- Graham A. Origin and evolution of the biota of S.E. North America, 1964. 18. S. 571–585.

- Halle F. The concept of architectural models in vascular plants // XII Междунар. ботан. конгресс. Тез. докл. / Л., 1975. Т. 1. С. 216.
- Halle F., Oldemann R.A.A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris, 1970. 178 p.
- Ngantcha A.C. DNA fingerprinting and genetic relationships among willow (*Salix* spp.) // Copyright Alain Claude Ngantcha, March, 2010 / Allrights reserved. P. 87.
- Przyborowski J.A., Sulima P., Kuszewska A. et al. Phylogenetic relationships between four *Salix* L. species based on DArT markers // Int. J. Mol. Sci. 2013. Vol. 14. P. 24113–24125.
- Tomlinson F.B. Branching and axis differentiation in tropical trees. Cambridge, 1978. P. 187–207.

Поступила в редакцию / Received 27.02.2017

Принята к публикации / Accepted 09.02.2019

**EVOLUTION OF ARCHITECTURAL MODULES OF BOREAL SPECIES
OF WILLOWS OF THE SUBGENERA *SALIX* AND *VETRIX*
(*SALIX*, SALICACEAE)**

*O.I. Nedoseko*¹, *V.P. Viktorov*²

Out of the studied willow species eleven life forms were singled out. When studying architectural modules, the author's technique based on 3 characteristics such as branching, the size of a zone of dying off of vegetative sprouts and the durability of vegetative parts of catkins has been used. According to the studied types 7 architectural modules were sorted out: with one-stage and two-stages falling-down catkins on base of acro-, meso- and bazitony and also with so called non-falling-down catkins on the basis of an acrotony. Life forms of boreal species of willows of the subgenera *Salix* and *Vetrix* emerged on the basis of different architectural modules. The evolution of life forms in the subgenera *Salix* and *Vetrix* is closely connected with evolution of architectural modules and went in different directions.

Key words: *Salix*, life forms, architectural modules, evolution, boreal species of willows of the subgenera *Salix* and *Vetrix*.

¹ Nedoseko Olga Ivanovna, Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod, Arzamas Branch, Chair of biology, geography and chemistry, Doctor biological science, docent, associate professor (nedoseko@bk.ru); ² Viktorov Vladimir Pavlovich, MPSU, Department of Botany, Head of Department, professor, Doctor biological science (vpviktorov@mail.ru).

УДК 574.2 + 630*561

ВЛИЯНИЕ АЭРОТЕХНОГЕННЫХ ВЫБРОСОВ МАГНЕЗИТОВОГО ПРОИЗВОДСТВА НА РОСТ *PINUS SYLVESTRIS* L. В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ПЛОДОРОДИЯ ПОЧВЫ

К.Е. Завьялов¹, Н.С. Иванова², А.М. Потапенко³, Сезгин Аян⁴

Проведено изучение роста сосны обыкновенной в искусственных насаждениях импактной зоны магнетитового производства (Южный Урал, г. Сатка). Исследованы два участка лесных культур одного возраста (созданы в 1983 г.), произрастающие в 3 км. от источника техногенного загрязнения и различающиеся плодородием почвы. Использован дендрохронологический анализ, на основе которого проанализированы радиальные приросты за 17 лет (1994–2010). Для выявления зависимости роста сосны обыкновенной от плодородия почв и уровня загрязнения использован дисперсионный анализ. Выявлено, что плодородие почв – статистически значимый фактор, определяющий рост сосны обыкновенной в условиях магнетитового загрязнения. Установлены критические значения выбросов газообразных (6100 т/год), при которых нивелируется положительный эффект для роста сосны обыкновенной. Результаты исследований имеют значение для рекультивации нарушенных ландшафтов в условиях техногенного загрязнения на Урале.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, техногенное (магнетитовое) загрязнение, адаптация, Южный Урал.

Развитие промышленности приводит к прогрессирующему увеличению выбросов в атмосферный воздух. В результате большие площади лесных экосистем оказываются под влиянием аэротехногенного загрязнения и требуют оценки развития дигрессивных тенденций, способности организмов и экосистем адаптироваться к данному воздействию. От решения этой проблемы зависит устойчивость управления биоресурсами и понимание механизмов стабилизации биосферы (Maiti et al., 2016). Острая актуальность задачи привела к бурному росту количества исследований по этой тематике и их высокому цитированию во всем мире (Haunschild et al., 2016). При этом особое внимание уделяется адаптации древесных растений к городским условиям, промышленным загрязнениям (Буханина, Двоглазова, 2010; Сухарева, 2013; Dise, Gundersen, 2004; Mikhailova et al., 2017) и особенностям взаимовлияния в системе фитоценоз – почва при загрязнении (Menon et

al., 2007; Orozco-Aceves et al., 2015; Bennett et al., 2017). Высказано предположение, что минеральное питание растений оказывает положительное влияние на их адаптацию к неблагоприятным факторам внешней среды (Хабарова и др., 2015; Maiti, Rodriguez, 2015).

В последние годы активно развивается дендроиндикационный метод исследования лесных экосистем (Шиятов и др., 2000; Methods of dendrochronology..., 1990). По годичным кольцам древесных растений можно определить влияние внешних условий и сделать пространственно-временную оценку изменения лесных экосистем на протяжении многих лет. Данный метод позволяет выявить негативное или позитивное воздействие различных факторов внешней среды, подавляющих или улучшающих радиальный прирост древесных растений (Hagedorn et al., 2014).

Изучение влияния магнетитового загрязнения на состояние и рост сосны обыкновенной про-

¹ Завьялов Константин Евгеньевич – науч. сотр. лаборатории экологии техногенных растительных сообществ Ботанического сада УрО РАН (620144, Екатеринбург, ул. 8 марта, 202а), канд. с.-х. наук (zavyalov.k@mail.ru); ² Иванова Наталья Сергеевна – ст. науч. сотр. лаборатории популяционной биологии древесных растений и динамики леса Ботанического сада УрО РАН (620144, Екатеринбург, ул. 8 марта, 202а.), ст. науч. сотр. Уральского государственного лесотехнического университета (620100, г. Екатеринбург, Сибирский тракт, 37), канд. с.-х. наук (i.n.s@bk.ru); ³ Потапенко Антон Михайлович – ст. науч. сотр. Института леса Национальной академии наук Белоруссии (246050, Республика Беларусь, Гомель, ул. Пролетарская 71), канд. с.-х. наук (anto_ha86@mail.ru); ⁴ Сезгин Аян – проректор университета Кастомони, зав. кафедрой лесоводства лесохозяйственного факультета (37100, Турция, Кузейкент кампус, Кастомони) докт. наук, профессор (sezginayan@gmail.com).

водится в г. Сатка Челябинской обл., начиная с 1984 г. Многолетние исследования в районе данного загрязнения показали, что выбросы магнетитового загрязнения вызывают:

снижение роста и ухудшение состояния как спелых естественных сосновых древостоев, так и опытных культур *Pinus sylvestris* L., *Larix sukaczewii* D y l., *Betula Pendula* Roth (Завьялов, Менщиков, 2016; Zavyalov et al., 2018),

снижение надземной фитомассы *Betula pendula* Roth (Завьялов, Менщиков, 2010),

увеличение ксероморфности листьев и содержания в них магния (Завьялов, 2013),

слабое ухудшение посевных качеств семян *Pinus sylvestris* L. (Мохначев и др., 2013) и естественного возобновления *Pinus sylvestris* L. (Mohnachev et al., 2018),

заметное снижение радиального прироста у данного древесного вида (Завьялов, 2018).

Цель нашего исследования заключалась в том, чтобы на основе сравнительного анализа радиальных приростов сосны обыкновенной в культурах одного возраста и при одинаковом уровне загрязнения, но произрастающих на почвах различного плодородия, выявить действие почвенного фактора на способность этого вида адаптироваться к техногенному (магнетитовому) загрязнению. Проведена проверка нулевой гипотезы о значимости плодородия почв для адаптации сосны обыкновенной к загрязнению.

Научная новизна заключается в доказательстве статистической достоверности различий в радиальном приросте сосны обыкновенной, про-

израстающей на почвах различного плодородия при одинаковом уровне техногенного загрязнения, выявлению пороговых значений интенсивности загрязнения, выше которых плодородие почвы не оказывает положительного эффекта на радиальный прирост.

Район и объекты исследований

Объектом исследования служили опытные культуры сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), заложенные в 1983 г. в условиях загрязнения аэротехногенными выбросами магнетитового производства (г. Сатка, Челябинская обл.). Исследованы культуры, произрастающие в 3 км от источника загрязнения на почвах различного плодородия (табл. 1). Район исследований характеризуется континентальным климатом с умеренно холодной зимой и теплым, иногда жарким летом. Для весны характерны резкие перепады от отрицательных к положительным температурам. Вегетационный период начинается в третьей декаде апреля. В мае и даже в июне бывают возвраты холодов, связанные с вторжением арктического воздуха. Похолодание нередко сопровождается обильным выпадением снега. Последние весенние заморозки отмечаются в конце мая – первых числах июня; первые осенние заморозки отмечаются в первой декаде сентября. Осень довольно теплая. Начало осени характеризуется, как правило, устойчивой ясной погодой. Среднегодовая температура воздуха 0,7 °С. Годовая сумма осадков 555 мм. Большая часть осадков выпадает в летний период (около 45% годовой

Т а б л и ц а 1

Характеристика условий местопроизрастания опытных участков культур сосны обыкновенной, расположенных в трех километрах от источника загрязнения (г. Сатка, Челябинская обл.)

Номер опытного участка	Характеристика почвы				
	рН** водной вытяжки	Гумус,* %	P ₂ O ₅ *, мг/кг	K ₂ O*, мг/кг	Соотношение** Mg ⁺⁺ /Ca ⁺⁺
Тип леса: сосняк ягодниковый Тип почвы: горная серая лесная легкосуглинистая неполноразвитая					
5	8,5	3,1	56	110	2,7
Тип леса: сосняк разнотравный Тип почвы: дерново-луговая среднесуглинистая					
6	8,3	9,5	70	170	0,9

П р и м е ч а н и е: *материал С.Л. Менщикова (1985); **материал С.Л. Менщикова и др. (2012).

суммы), максимальное количество осадков выпадает в июле. Зимой количество осадков резко уменьшается (26% годовой суммы, минимум в феврале). В работе использованы данные метеостанции «Златоуст» (40 км от источника выбросов) (Научно-прикладной справочник..., 1990). Согласно районированию Б.П. Колесникова (1969), район исследований относится к центральной части подзоны хвойно-широколиственных и южно-таежных хвойных лесов лесной зоны Южного Урала.

Методика исследований

Отбор кернов (по два с каждого дерева) проводили в 2010 г. шведским возрастным буровом на высоте около 30 см от шейки корня. Сбор, транспортировку и первичную обработку кернов проводили по стандартным методикам, принятым в дендрохронологии (Шиятов и др., 2000; Methods of dendrochronology..., 1990). Измерение ширины годичных колец выполнено на измерительном комплексе «LINTAB 6» с точностью 0,01 мм. Все годичные кольца визуальным и в пакете TSAP-WIN перекрестно датировали (Rinn, 1996). За 1994–2010 гг. для анализа использовали на опытном участке № 5 радиальные приросты с 58 деревьев, а на опытном участке № 6 – с 23 деревьев. Зависимость радиального прироста сосны обыкновенной от плодородия почв анализировали методами дисперсионного анализа (ANOVA) (Халафян, 2010). Индекс повреждения (I_p) древостоя на участке рассчитывали как средневзвешенное из категорий (классов). При расчете использовали формулу

$$I_p = \frac{n_1 K_1 + n_2 K_2 + \dots + n_6 K_6}{N},$$

где n_{1-6} – число деревьев I, I–IV категории (классов повреждения); K_{1-6} – баллы жизненного состояния категорий деревьев, соответствующие

номеру категории (класса повреждения); N – общее число деревьев на участке.

Для оценки жизненного состояния древостоя (индекса повреждения) использовали интегральные классы повреждения деревьев, основанные на учете морфологических биоиндикационных признаков повреждения деревьев.

Классы повреждения деревьев

1. Фоновые (без признаков повреждений); степень дефолиации 0–20%.
2. Ослабленные; степень дефолиации 21–40%; продолжительность жизни хвои у сосны сокращается на 20–30%.
3. Сильно ослабленные; степень дефолиации 41–60%; продолжительность жизни хвои у сосны сокращается на 31–50%.
4. Усыхающие; степень дефолиации 61–99%; продолжительность жизни хвои у сосны сокращается на 50–75%.
5. Свежий сухостой (погибшие в текущем году).
6. Старый сухостой (погибшие более 2 лет назад).

Результаты

В процессе работы сформировалась нулевая гипотеза о том, что плодородие почв – значимый фактор для адаптации сосны обыкновенной к техногенному загрязнению. Было отмечено, что древостои на богатых почвах имеют больший рост (высота, диаметр) и лучшее жизненное состояние древостоя (табл. 2). Дисперсионный анализ, проведенный в 1994 и 1997–2002 гг., выявил статистическую достоверность различий в радиальном приросте сосны обыкновенной. В эти годы радиальный прирост сосны обыкновенной на богатых почвах достоверно больше, чем прирост на бедных почвах (табл. 3). Это доказывает статистическую значимость

Т а б л и ц а 2

Показатели опытных культур сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.)

Номер опытного участка	Диаметр, см	Высота, м	Индекс повреждения
5	7,2±0,33	6,9±0,20	3,13±0,18
6	9,7±0,75	7,2±0,49	2,66±0,08

П р и м е ч а н и е: индекс повреждения – показатель жизненного состояния древостоя.

фактора плодородия для адаптации растений к загрязнению.

На рисунке изображена динамика радиального прироста сосны в условиях различного плодородия. На участке № 6 (повышенное плодородие) прослеживается увеличение приростов по сравнению с приростами на опытном участке № 5. В периоды с 1995 по 1996 г. и с 2003 по 2010 г. наблюдается отсутствие статистически значимых различий приростов по участкам. Это связано с повышением выбросов. В 1995 г. на

фоне близких к средним значениям газообразных выбросов зафиксирован большой выброс магнетитовой пыли (Кузьмина, Менщиков, 2015), что отразилось на приросте не только в 1995, но и в 1996 г. В период с 2003 по 2004 г. вырос объем газообразных выбросов и до 2008 г. держался на высоком уровне.

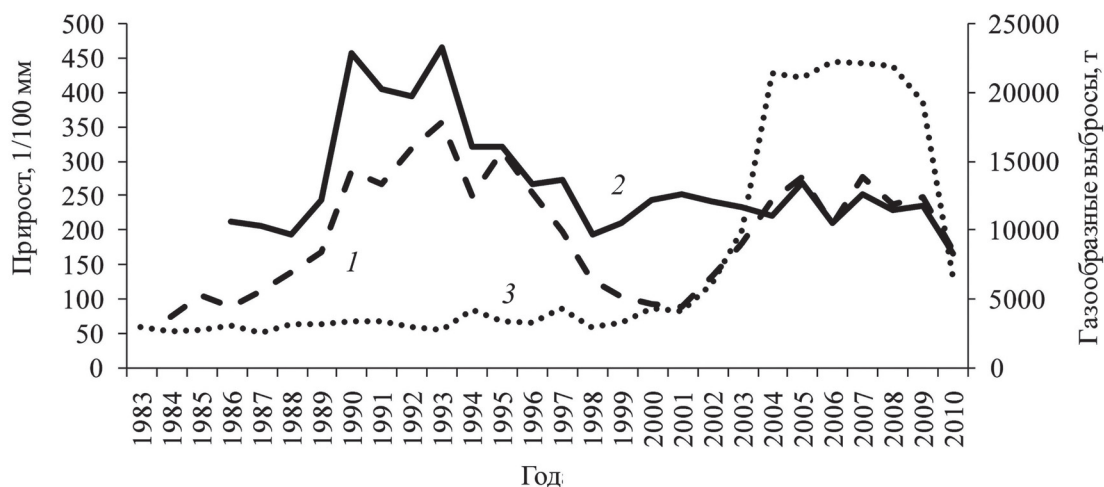
Отсутствие достоверных различий в приростах в другие годы и непостоянный уровень аэротехногенного загрязнения в исследуемый период позволяют провести анализ ограничений адапта-

Т а б л и ц а 3

Зависимость радиальных приростов сосны обыкновенной, произрастающей в условиях различного плодородия почв, от выбросов газообразных (г. Сатка, Челябинская обл.)

Выбросы газообразные, т/год (Кузьмина, Менщиков, 2015)	Год	Средние приросты, 1/100 мм		F(1,77)	p
		опытный участок № 5	опытный участок № 6		
2936	1998	199,60	266,00	16,46	0,0001*
3218	1996	254,52	268,05	0,64	0,4264
3285	1999	103,97	194,38	29,84	0,0000*
3420	1995	317,10	330,86	0,34	0,5607
4098	2001	90,81	238,86	67,72	0,0000*
4229	1994	251,28	320,43	11,42	0,0011*
4292	1997	199,60	266,00	16,46	0,0001*
4315	2000	94,34	240,62	64,19	0,0000*
6138	2002	133,45	228,00	23,29	0,0000*
6497	2010	171,65	160,48	0,24	0,6288
9990	2003	181,69	230,05	3,85	0,0533
19303	2009	249,86	228,85	0,57	0,4516
21131	2005	279,53	267,95	0,16	0,6931
21400	2004	244,48	225,19	0,36	0,5513
21925	2008	237,81	219,29	0,34	0,5634
22117	2007	278,93	246,00	1,01	0,3186
22264	2006	209,93	206,86	0,02	0,9016

П р и м е ч а н и е: звездочкой (*) отмечены статистически достоверные различия между ОУ 5 и 6 при $p < 0,05$; F – критерий Фишера.



Радиальный прирост и интенсивность газообразных выбросов: 1 – участок № 5, 2 – участок № 6, 3 – газообразные выбросы (данные Н.А. Кузьминой и С.Л. Менщикова, 2015)

ционной способности сосны обыкновенной к данному фактору. Минимальный уровень выбросов газообразных за исследуемый период зафиксирован в 1998 г. (2936 т), а максимальный – в 2006 г. (22 264 т). Средние значения за исследованный период составили 10 621,06 т/год (при стандартном отклонении 8358,337). Таким образом, уровень загрязнения изменялся более чем в 7,5 раз. Проведен анализ зависимости радиальных приростов сосны обыкновенной, произрастающей на двух участках, расположенных на одном удалении от источника загрязнения (3 км), но на почвах различного плодородия, от интенсивности аэротехногенного загрязнения (табл. 3). Анализируя значения приростов, представленные в табл. 3 в порядке возрастания количества газообразных выбросов, можно четко выделить две области. До определенного (критического) значения выбросов приросты сосны обыкновенной, растущей на почвах повышенного плодородия (участок № 6), превосходят приросты сосны на бедных почвах (участок № 5). При дальнейшем увеличении количества выбросов разница в приростах нивелируется. В табл. 3 приведены также результаты дисперсионного анализа: значения критерия Фишера (F) и уровня значимости (p). Результаты ANOVA показывают, что статистическая достоверность различий в приростах сосны обыкновенной, произрастающей на почвах различного плодородия в 3 км от источника загрязнения, сохраняется до уровня выбросов в 6138 т/год. При дальнейшем увеличении аэротехногенного загрязнения статисти-

чески достоверных различий в приростах не выявлено.

Обсуждение

В настоящее время проблема адаптации растений и экосистем к техногенному загрязнению чрезвычайно актуальна, однако работ, посвященных этой теме, очень мало, и проведенное нами исследование можно считать уникальным. Достаточно широко освещена в литературе проблема миграции элементов в системе почва – растение при техногенном загрязнении (Синдирева, 2003; Кузнецов, Могилева, 2008; Петрушенко и др., 2011; Петров, Шумилова, 2012; Батова и др., 2014), но отсутствует анализ влияния плодородия почв на адаптацию растений. Изучено влияние удобрений на рост и продуктивность масличных культур в условиях Рязанской обл. (Балабко, Виноградов, 2010). Авторами установлено положительное влияние удобрений на рост и продуктивность травянистых растений. Однако вывод делается только качественный, без выявления критических условий и анализа влияния интенсивности техногенного загрязнения. Следует также отметить, что появление новых мощных статистических методов и инструментов ГИС стимулировало разработку прогнозных моделей в лесоведении, которые связывают распространение и динамику видов с условиями местообитания (Komarov et al., 2003; Комаров, 2009; Исмаилов и др., 2011). Эти модели с успехом используются в области охраны природы и управления лесными ресурсами (Guisan, Zimmermann,

2000). Они ориентированы главным образом на моделирование динамики лесов под воздействием пожаров и рубок разной интенсивности и имеют высокий уровень точности прогнозирования в данной области (Чертов и др., 2012; Larocque et al., 2016; Fischer et al., 2016). Для использования разработанных моделей в условиях техногенного загрязнения необходима информация об особенностях влияния климатических и эдафических факторов на антропогенно нарушенные экосистемы (Bugmann, 2001). Полученные нами результаты помогут в решении названной проблемы.

Заключение

Таким образом, сравнительный анализ радиальных приростов сосны обыкновенной в культурах одного возраста и при одинаковом уровне загрязнения, но произрастающих на почвах различного плодородия, позволил оценить действие почвенного фактора на способность сосны обыкновенной адаптироваться к техногенному (магнетитовому) загрязнению (г. Сатка,

Челябинская обл.). Изучение с 1994 по 2010 г. радиальных приростов сосны обыкновенной показало, что в течение семи лет на плодородных почвах они были достоверно выше, чем на бедных. По нашему мнению, это связано с тем, что в почвах с высоким естественным плодородием, обладающих высокой буферной способностью, в меньшей степени происходят отрицательные сдвиги, поэтому они выдерживают высокое загрязнение, но до определенного уровня, а повышенное содержание элементов минерального питания способствует адаптации растений к экстремальным для них условиям. При уровне загрязнения, превышающем 6100 т/год газообразных выбросов, положительный эффект плодородия почв для роста сосны обыкновенной нивелируется.

Результаты исследований имеют значение для рекультивации нарушенных ландшафтов в условиях техногенного загрязнения на Урале и планирования озеленения промышленных зон и населенных пунктов.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Балабко П.Н., Виноградов Д.В. Продуктивность масличных культур на серой лесной почве при техногенном загрязнении ТМ // Плодородие. 2010. № 3 (54). С. 46–48. [Balabko P.N., Vinogradov D.V. Produktivnost' maslichnykh kul'tur na seroi lesnoi pochve pri tekhnogenom zagryaznenii TM // Plodorodie. 2010. № 3 (54). S. 46–48].
- Батова Ю.В., Казнина Н.М., Титов А.Ф., Лайдинен Г.Ф. Состояние травянистой растительности и накопление тяжелых металлов растениями, произрастающими в условиях техногенного загрязнения почвы // Вестн. Тамбовского ун-та. Сер. Естественные и технические науки. 2014. Т. 19. № 5. С. 1642–1645 [Batova Yu.V., Kaznina N.M., Titov A.F., Laidinen G.F. Sostoyanie travyanistoi rastitel'nosti i nakoplenie tyazhelykh metallov rasteniyami, proizrastayushchimi v usloviyakh tekhnogennoho zagryazneniya pochvy // Vestn. Tambovskogo un-ta. Ser. Estestvennye i tekhnicheskie nauki. 2014. T. 19. № 5. S. 1642–1645].
- Бухарина И.Л., Двоглазова А.А. Биоэкологические особенности травянистых и древесных растений в городских насаждениях. Ижевск, 2010. 184 с. [Bukharina I.L., Dvoeglazova A.A. Bioekologicheskie osobennosti travyanistykh i drevesnykh rastenii v gorodskikh nasazhdeniyakh. Izhevsk, 2010. 184 s.].
- Завьялов К.Е. Отклик радиального прироста *Pinus sylvestris* L. в опыте рекультивации техногенно-нарушенных земель Саткинского промузла // Экология и промышленность России, 2018. Т. 22. № 4. С. 60–63 <https://doi.org/10.18412/1816-0395-2018-4-60-63> [Zav'yalov K.E. Otklik radial'nogo prirosta Pinus sylvestris L. v opyte rekul'tivatsii tekhnogenno-narushennykh zemel' Catkinskogo promuzla // Ekologiya i promyshlennost' Rossii. 2018. T. 22. № 4. S. 60–63. <https://doi.org/10.18412/1816-0395-2018-4-60-63>].
- Завьялов К.Е., Менщиков С.Л. Надземная фитомасса опытных культур берёзы повислой в условиях загрязнения магнетитовой пылью // Изв. Оренбургского государственного аграрного ун-та. 2010. № 4 (28). С. 27–30 [Zav'yalov K.E., Menshchikov S.L. Nadzemnaya fitomassa opytnykh kul'tur berezy povisloi v usloviyakh zagryazneniya magnezitovoi pyl'yu // Izv. Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo un-ta. 2010. № 4 (28). S. 27–30].
- Завьялов К.Е., Менщиков С.Л. Опыт рекультивационных мероприятий по лесовосстановлению нарушенных земель саткинского промузла // Экология и промышленность России. 2016. Т. 20. № 12. С. 36–38. <https://doi.org/10.18412/1816-0395-2016-12-36-38> [Zav'yalov K.E.,

- Menshchikov S.L.* Opyt rekul'tivatsionnykh meropriyatii po lesovosstanovleniyu narushennykh zemel' satkinskogo promuzla // *Ekologiya i promyshlennost' Rossii*. 2016. T. 20. № 12. S. 36–38. <https://doi.org/10.18412/1816-0395-2016-12-36-38>].
- Завьялов К.Е.* Морфология и химический состав листьев опытных культур берёзы повислой (*Betula Pendula* Roth) в условиях магнетитового загрязнения // *Изв. Оренбургского государственного аграрного ун-та*. 2013. № 3 (41). С. 230–232. [*Zav'yalov K.E.* Morfologiya i khimicheskii sostav list'ev opytnykh kul'tur berezy povisloi (*Betula Pendula* Roth) v usloviyakh magnezitovogo zagryazneniya // *Izve. Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo un-ta*. 2013. № 3 (41). S. 230–232].
- Исмаилова Д.М., Бабой С.Д., Гостева А.А., Назимова Д.И.* Применение ГИС для анализа связи лесной растительности с рельефом на примере барьерно-дождевых ландшафтов Западного Саяна // *Геоинформатика*. 2011. № 3. С. 29–35 [*Ismailova D.M., Baboi S.D., Gosteva A.A., Nazimova D.I.* Primenenie GIS dlya analiza svyazi lesnoi rastitel'nosti s rel'efom na primere bar'erno-dozhdovykh landshaftov Zapadnogo Sayana // *Gеоинформатика*. 2011. № 3. S. 29–35].
- Колесников Б.П.* Леса Челябинской области. Леса СССР. Т. 4. М., 1969. С. 125–157 [*Kolesnikov B.P.* Lesa Chelyabinskoi oblasti. Lesa SSSR. T. 4. M., 1969. S. 125–157].
- Комаров А.С.* Модели сукцессии растительности и динамики почв при климатических изменениях // *Компьютерные исследования и моделирование*. 2009. Т. 1. № 4. С. 405–413 [*Komarov A.S.* Modeli suktsessii rastitel'nosti i dinamiki pochv pri klimaticheskikh izmeneniyakh // *Komp'yuternye issledovaniya i modelirovanie*. 2009. T. 1. № 4. S. 405–413].
- Кузнецов М.Н., Могилева С.М.* Накопление тяжелых металлов в плодах и почве в зоне техногенного загрязнения // *Вестн. Российской академии сельскохозяйственных наук*. 2008. № 4. С. 80–82 [*Kuznetsov M.N., Mogileva S.M.* Nakoplenie tyazhelykh metallov v plodakh i pochve v zone tekhnogennogo zagryazneniya // *Vestn. Rossiiskoi akademii sel'skokhozyaistvennykh nauk*. 2008. № 4. S. 80–82].
- Кузьмина Н.А., Менщиков С.Л.* Влияние аэротехногенных выбросов магнетитового производства на химический состав снеговой воды и почвы // *Изв. Оренбургского государственного аграрного ун-та*. 2015. № 6 (56). С. 192–196. [*Kuz'mina N.A., Menshchikov S.L.* Vliyanie aerotekhnogennykh vybrosov magnezitovogo proizvodstva na khimicheskii sostav snegovoi vody i pochvy // *Izv. Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo un-ta*. 2015. № 6 (56). S. 192–196].
- Менщиков С.Л.* Исследование экологических особенностей роста и обоснование агротехники создания культур хвойных пород в условиях магнетитовых запылений: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Свердловск, 1985. 20 с. [*Menshchikov S.L.* Issledovanie ekologicheskikh osobenosti rosta i obosnovanie agrotekhniki sozdaniya kul'tur khvoinykh porod v usloviyakh magnezitovykh zapylenii: avtoref. dis. ... kand. s.-kh. nauk. Sverdlovsk, 1985. 20 s.]
- Менщиков С.Л., Кузьмина Н. А., Мохначев П.Е.* Воздействие атмосферных выбросов магнетитового производства на почвы и снеговой покров // *Изв. Оренбургского государственного аграрного ун-та*. № 5(37). 2012. С. 221–224 [*Menshchikov S.L., Kuz'mina N. A., Mokhnachev P.E.* Vozdeistvie atmosferykh vybrosov magnezitovogo proizvodstva na pochvy i snegovoi pokrov // *Izv. Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo un-ta*. № 5 (37). 2012. S. 221–224].
- Мохначев П.Е., Махнева С.Г., Менщиков С.Л.* Особенности репродукции сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) в условиях загрязнения магнетитовой пылью // *Изв. Оренбургского государственного аграрного ун-та*. 2013. № 3 (41). С. 8–9 [*Mokhnachev P.E., Makhneva S.G., Menshchikov S.L.* Osobennosti reproduksii sosny obyknovennoi (*Pinus silvestris* L.) v usloviyakh zagryazneniya magnezitovoi pyl'yu // *Izv. Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo un-ta*. 2013. №3 (41). S. 8–9].
- Научно-прикладной справочник по климату СССР. Сер. 3. Многолетние данные. Кн. 1. Ч. 1–6. Вып. 9. Л., 1990. 557 с. [*Nauchno-prikladnoi spravochnik po klimatu SSSR. Ser. 3. Mnogoletnie dannye. Kn. 1. Ch. 1–6. Vyp. 9. L., 1990. 557 s.*].
- Петров В.Г., Шумилова М.А.* Способ изучения в лабораторных условиях подвижности техногенных загрязнений в почве // *Химическая физика и мезоскопия*. 2012. Т. 14. № 2. С. 249–252 [*Petrov V.G., Shumilova M.A.* Sposob izucheniya v laboratornykh usloviyakh podvizhnosti tekhnogennykh zagryaznenii v pochve // *Khimicheskaya fizika i mezoskopiya*. 2012. T. 14. № 2. S. 249–252].
- Петрушенко В.В., Шихалева Г.Н., Васильева Т.В., Эннан А.А.* Биологическая утилизация техногенных загрязнений в системе «почва – растение – атмосферный воздух» // *Вестн. ИрГСХА*. 2011. № 44–48. С. 92–97 [*Petrushenko V.V., Shikhaleeva G.N., Vasil'eva T.V., Ennan A.A.* Biologicheskaya utilizatsiya tekhnogennykh zagryaznenii v sisteme «pochva–rastenie–atmosfernyi vozdukh» // *Vestn. IrGSKhA*. 2011. № 44–48. S. 92–97].
- Синдирева А.В.* Прогнозирование содержания химических элементов в почве и растениях при техногенном загрязнении // *Вестн. Омского государственного аграрного ун-та*. 2003. № 3. С. 13–15 [*Sindireva A.V.* Prognozirovanie sodержaniya khimicheskikh elementov v pochve i rasteniyakh pri tekhnogennom zagryaznenii // *Vestn.*

- Omskogo gosudarstvennogo agrarnogo un-ta. 2003. № 3. S. 13–15].
- Сухарева Т.А. Пространственно-временная динамика микроэлементного состава хвойных деревьев и почвы в условиях промышленного загрязнения // Изв. высших учебных заведений. Лесной журнал. 2013. № 6. С. 19–28 [Sukhareva T.A. Prostranstvenno-vremennaya dinamika mikroelementnogo sostava khvoynykh derev'ev i pochvy v usloviyakh promyshlennogo zagryazneniya // Izv. vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal. 2013. № 6. S. 19–28].
- Хабарова Е.П., Феклистов П.А., Кошелева А.Е. Содержание минеральных элементов в отмирающей хвое сосны на осушенных площадях // Лесной вестник. 2015. Т. 19. № 2. С. 15–20 [Khabarova E.P., Feklistov P.A., Kosheleva A.E. Soderzhanie mineral'nykh elementov v otmirayushchei khvoe sosny na osushennykh ploshchadyakh // Lesnoi vestnik. 2015. T. 19. № 2. S. 15–20].
- Халафян А.А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных: учебник. М., 2010. 528 с. [Khalafyan A.A. STATISTICA 6. Statisticheskii analiz dannykh: uchebnik. M., 2010. 528 s.].
- Чертов О.Г., Комаров А.С., Грязькин А.В., Смирнов А.П., Бхатти Д.С. Имитационное моделирование влияния лесных пожаров на пулы углерода в хвойных лесах европейской России и центральной Канады // Лесоведение. 2012. № 2. С. 3–10 [Chertov O.G., Komarov A.S., Gryaz'kin A.V., Smirnov A.P., Bkhatti D.S. Imitatsionnoe modelirovanie vliyaniya lesnykh pozharov na puly ugleroda v khvoynykh lesakh evropeiskoi Rossii i tsentral'noi Kanady // Lesovedenie. 2012. № 2. S. 3–10].
- Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Курдянов А.В., Круглов В.Б., Мазене В.С., Наурзбаев М.М., Хантемиров Р.М. Методы дедрохронологии. Ч. 1. Основы дедрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: Учебно-методическое пособие. Красноярск, 2000. 80 с. [Shiyatov S.G., Vaganov E.A., Kirdyanov A.V., Kruglov V.B., Mazepe V.S., Naurzbaev M.M., Khantemirov R.M. Metody dedrokhronologii. Ch. 1. Osnovy dendrokhnologii. Sbor i poluchenie drevesno-kol'tsevoi informatsii: Uchebno-metodicheskoe posobie. Krasnoyarsk, 2000. 80 s.].
- Bennett J.A., Maherali H., Reinhart K.O., Lekberg Y., Hart M.M., Klironomos J. Plant-soil feedbacks and mycorrhizal type influence temperate forest population dynamics // Science. 2017. Vol. 355. Issue 6321. P. 181–184 (DOI: 10.1126/science.aai8212).
- Bugmann H. A review of forest gap models // Climatic Change. 2001. T. 51. № 3–4. С. 259–305.
- Dise N.B., Gundersen P. Forest Ecosystem Responses to Atmospheric Pollution: Linking Comparative With Experimental Studies // Water, Air, & Soil Pollution: Focus. 2004. 4(2). P. 207–220 (<https://doi.org/10.1023/B:WAFO.0000028355.20005.c5>).
- Fischer R., Bohn F., de Paula M.D., Dislich C., Groeneveld J., Gutiérrez A.G., Kazmierczak M., Knapp N., Lehmann S., Paulick S., et al. Lessons learned from applying a forest gap model to understand ecosystem and carbon dynamics of complex tropical forests // Ecological Modelling. 2016. N 326. C. 124–133.
- Guisan A., Zimmermann N. Predictive habitat distribution models in ecology // Ecological Modelling. 2000. N 135. P. 147–86.
- Hagedorn F., Shiyatov S.G., Mazepa V.S., Devi N.M., Grigor'ev A.A., Bartish A.A., Fomin V.V., Kapralov D.S., Terent'ev M., Bugman H., Rigling A., Moiseev P.A. Treeline advances along the Urals mountain range – driven by improved winter conditions? // Global Change Biology. 2014. N 20. P. 3530–3543 (doi: 10.1111/gcb.12613).
- Haunschild R., Bornmann L., Marx W. Climate Change Research in View of Bibliometrics // PLoS ONE. 2016. 11(7): e0160393 (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160393>).
- Komarov A., Chertov O., Zudin S., Nadporozhskaya M., Mikhailov A., Bykhovets S., Zudina E., Zoubkova E. EFIMOD 2 – a model of growth and cycling of elements in boreal forest ecosystems // Ecological Modelling. 2003. T. 170. № 2–3. С. 373–392.
- Larocque G.R., Komarov A., Chertov O., Shanin V., Liu J., Bhatti J.S., Wang W., Peng C., Shugart H.H., Xi W., Holm J.A. Process-based models: A synthesis of models and applications to address environmental and management issues // Ecological forest management handbook. CRC Press, Boca Raton, FL, USA. 2016. P. 223–266.
- Maiti R., Rodriguez H.G. Mystry of Coexistence and Adaptation of Trees in a Forest Ecosystem // Forest Research. 2015. 4:e120 (doi:10.4172/2168-9776.1000e120).
- Maiti R., Rodriguez H.G., Ivanova N.S. Autoecology and Ecophysiology of Woody Shrubs and Trees: Concepts and Applications. John Wiley & Sons, 2016.
- Menon M., Hermle S., Günthardt-Goerg M.S., Schulin R. Effects of heavy metal soil pollution and acid rain on growth and water use efficiency of a young model forest ecosystem // Plant and Soil. 2007. Vol. 297. P. 171–183 (<https://doi.org/10.1007/s11104-007-9331-4>).
- Methods of dendrochronology. Application in the environmental sciences (eds. E.R. Cook, L.A. Kairiukstis). Dordrecht; Boston; London; 1990. 394 p.
- Mikhailova T.A., Afanasieva L.V., Kalugina O.V., Shergina O.V., Taranenko E.N. Changes in nutrition and pigment complex in pine (*Pinus sylvestris* L.) needles under technogenic pollution in Irkutsk region, Russia // Journal of Forest Research. 2017. 22:6. P. 386–392 (DOI: 10.1080/13416979.2017.1386020).

- Mohnachev P.E., Makhniova S.G., Menshikov S.L., Zavyalov K.E., Kuzmina N., Potapenko A., Ayan S., Laaribya S.* Scotch Pine Regeneration in Magnesite Pollution Conditions in South Ural, Russia // SEEFOR. 2018. N 9 (1) (<https://doi.org/10.15177/seefor.18-02>).
- Orozco-Aceves M., Standish R.J., Tibbett M.* Soil conditioning and plant-soil feedbacks in a modified forest ecosystem are soil-context dependent // Plant and Soil. 2015. Vol. 390. P. 183–194 (<https://doi.org/10.1007/s11104-015-2390-z>).
- Rinn F.* TSAP. Reference manual. Version 3.0. Heidelberg, 1996. 263 p.
- Zavyalov K.E., Menshikov S.L., Mohnachev P.E., Kuzmina N., Potapenko A., Ayan S.* Response of Scotch pine, Sukachyov's larch, and silver birch to magnesite dust in Satkinsky industrial hub // Forestry Ideas. 2018. T. 24. N 1. P. 23–36.

Поступила в редакцию / Received 19.09.2018
Принята к публикации / Accepted 10.02.2019

IMPACT OF AEROTECHNOGENIC EMISSIONS OF MAGNESITE PRODUCTION ON THE GROWTH OF *PINUS SYLVESTRIS* L., DEPENDING ON SOIL FERTILITY

K.E. Zavyalov¹, N.S. Ivanova², A.M. Potapenko³, Sezgin Ayan⁴

The study of the growth of Scots pine was carried out on forest planting of the impact zone of magnesite production (southern Urals, Satka). Two sites of forest cultures of the same age (created in 1983) growing in 3 km from the source of technogenic pollution and differing in soil fertility are investigated. We used dendrochronological analysis, on the basis of which annual growth rings for 17 years (1994–2010) were analyzed. Dispersion analysis was used to identify the dependence of pine growth on soil fertility and pollution level. It was revealed that soil fertility is a statistically significant factor determining the growth of Scots pine under conditions of magnesite pollution. The critical values of gaseous emissions (6100 tons per year), at which the positive effect for the growth of Scots pine is leveled, are established. The research results are important for the reclamation of disturbed landscapes in the conditions of technogenic pollution in the Urals.

Key words: *Pinus sylvestris* L., technogenic (magnesite) pollution, adaptation, Southern Urals.

Acknowledgement. The work was carried out within the framework of the state task of the Botanical garden of the Ural branch of RAS.

¹ Zavyalov Konstantin Evgenievich, Laboratory of Ecology of technogenic Plant Communities of the Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (202a, 8-March street, Yekaterinburg, Russia, 620144, zavyalov.k@mail.ru); ² Ivanova Natalya Sergeevna, Laboratory of Population Biology of Woody Plants and Forest Dynamics of the Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (202a, 8-March street, Yekaterinburg, Russia, 620144), Ural State Forest Engineering University (37, Sibirsky Trakt, Yekaterinburg, 620100, i.n.s@bk.ru); ³ Potapenko Anton Mikhailovich, Institute of Forest of the National Academy of Sciences of Belarus (71, Proletarskaya street, Gomel, Republic of Belarus, 246050, anto_ha86@mail.ru); ⁴ Sezgin Ayan, Kastamonu University Turkey, Head of Silviculture Department, Forestry Faculty (Kuzeykent Campus, Kastamonu, Turkey, 37100, sezginayan@gmail.com).

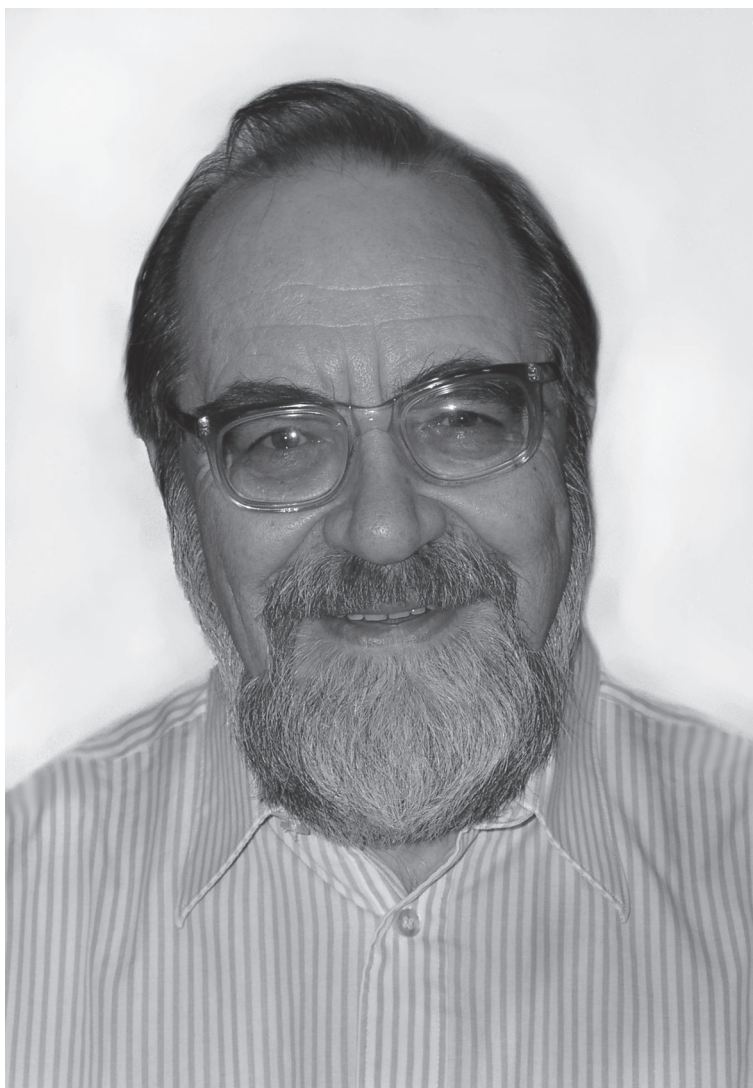
ПАМЯТНЫЕ ДАТЫ
MEMORABLE DATES

УДК 913

АНДРЕЙ ВЛАДИМИРОВИЧ ШЕР И МУЗЕЙ
ЛЕДНИКОВОГО ПЕРИОДА*Ф.К. Шидловский¹, И.В. Кириллова²*

В 2019 г. исполняется 80 лет со дня рождения одного из лучших отечественных специалистов по фауне и окружающей среде ледникового периода А.В. Шера. Последние годы своей жизни он тесно сотрудничал с частным Музеем ледникового периода. Приведены воспоминания создателя музея и главного хранителя научной коллекции.

Ключевые слова: А.В. Шер, 80-летие, Музей ледникового периода, сотрудничество.



¹ Шидловский Федор Касперович – генеральный директор Национального альянса Шидловского «Ледниковый период»;

² Кириллова Ирина Владимировна – главный хранитель научной коллекции Музея ледникового периода (ikirilova@yandex.ru).

Андрей Владимирович Шер (28.10.1939–11.08.2008) – выдающийся палеобиолог и географ, настоящий естествоиспытатель, один из лучших специалистов по фауне и окружающей среде ледникового периода, ученый мирового масштаба. Образование А.В. Шер получил на кафедре геоморфологии географического факультета МГУ. По словам его одногруппника, даже на фоне очень сильных студентов он был одним из лучших. Основную часть своей жизни Андрей Владимирович работал в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, при этом он имел тесные творческие контакты с профильными организациями и специалистами всего мира, а также с нашим частным Музеем ледникового периода. Сотрудничество оказалось взаимопользным.

Проект Музея, задуманный Ф.К. Шидловским еще в 80-е годы XX в., был реализован в 2004 г. в виде обширной (около 1000 м²) экспозиции, посвященной мамонтовой фауне и современному косторезному искусству. Экспозиция располагалась в одном из павильонов ВДНХ, где Музей успешно проработал в течение 10 лет, принимая множество посетителей (в 2013 г. музей посетили 60 000 человек). С началом масштабной реконструкции ВДНХ Музею пришлось переехать – экспозиция нашла пристанище в гостеприимных стенах биолого-химического факультета Московского педагогического государственного университета на ул. Кибальчича. Очень недолго нам посчастливилось работать в тесном контакте с Андреем Владимировичем Шером, однако его влияние во многом определило направления развития Музея.

Знакомство (вспоминает Ф.К. Шидловский)

С Андреем Шером меня познакомил его коллега и друг, известный палеобиолог и криолитолог Давид Гиличинский, с которым мы неоднократно проводили совместные полевые работы и с которым у нас сложились теплые дружеские отношения. Давид не раз рассказывал про знаменитого палеобиолога-четвертичника, который знает о мамонтовой фауне и природной среде плейстоцена буквально все, и настойчиво пытался нас познакомить. Такой человек, несомненно, был необходим Музею, посвященному фауне ледникового периода. Сам Андрей Владимирович в то время уже слышал много о бизнесмене, собравшем коллекцию плейстоценовых костей, однако эти отзывы отнюдь не вызвали в нем желания контактировать.

Тем не менее благодаря настойчивости Давида Абрамовича в 2004 г. мы познакомились. Андрей Владимирович пришел в Музей один раз, второй – и началась интенсивная работа. Потом он так говорил о начале нашего сотрудничества: «Ладно, думаю, стоит поработать. Коллекция большая, интересная, процентов 10 рабочего времени можно ей уделить. А оказалось – 90%, и 10% – на все остальное».

Общение с Андреем Владимировичем не ограничивалось работой с коллекцией. В беседах с ним поражали всесторонность и основательность его знаний; ответы на вопросы всегда были глубокими и исчерпывающими. Становилось понятно, как развиваться Музею, как решать разные задачи, начиная от чисто музейных и научных и заканчивая финансовыми. Когда создавался Музей ледникового периода, то знаний ни в музейной области, ни в палеобиологии и палеогеографии у меня не было. Были коммерческие приоритеты и собственное восприятие музея, в значительной мере дилетантское. Под влиянием Андрея Владимировича, его бесед и совместной работы, трудности постепенно преодолевались. Наше сотрудничество оказалось разносторонним и исключительно конструктивным.

Организация фондовой работы

После общения с Андреем Владимировичем стала очевидной основная задача музея – формирование фондов, учет и сохранение находок. А.В. Шер организовал маркировку материалов и занесение данных о них в компьютер. В то время кости ископаемых млекопитающих поступали в значительном объеме и лежали навалом в гаражах; оставить их без регистрации означало утратить часть информации – таково, к сожалению, свойство человеческой памяти. Шифровка образцов, каталогизация и логичное размещение материалов в хранилище (тогда это был двойной гаражный бокс) требовали много усилий и, главное, времени. Основное рабочее место находилось в гаражах, где условия были суровые. Холод зимой и жара летом, грибок, пыль, теснота, странные личности в сумраке гаражных лабиринтов. Тем не менее, Андрей Владимирович проводил там много времени. Однако он вскоре понял, что выступать сразу в нескольких ипостасях – вести учет, заниматься экспозицией, организовывать контакты и сайт Музея, привлекать специалистов, изучать и публиковать материалы – одному человеку не под силу. Сначала ему помогал Федор Шидловский-младший. Спустя некоторое время Шер решил, что нужен помощник, разби-

рающийся в костях, и пригласил в Музей Ирину Владимировну Кириллову – выпускницу кафедры геоморфологии географического факультета МГУ. Это придало новый импульс работе. У нас появилась команда, которая осуществляла научное направление работы Музея. Федор Касперович обеспечивал поступление новых материалов, Ирина Владимировна – отбор, регистрацию и фотографирование, Андрей Владимирович – изучение и публикации.

Теперь каждую привезенную находку тщательно осматривали, после чего решали, отправить ее в научные фонды или в «амнистию» – так с легкой руки Ирины Владимировны стали называть отдельный гаражный бокс, где хранились материалы, не попавшие в научный фонд. Андрей Владимирович с удовольствием использовал этот термин; ему нравилось давать меткие характеристики предметам и явлениям, что придавало игровую форму нашим отношениям и порой смягчало неприглядность некоторых сторон жизни. Из «амнистии» брали материалы для обмена, подарков и создания скелетных реконструкций и композиций. Нередко образцы, не вызвавшие сначала интереса, в последующем успешно использовались для решения конкретных научных задач.

Работа с экспозицией

Кроме формирования научных фондов, Андрей Владимирович занимался экспозицией, стремясь придать ей музейную форму. В залах появились таблички с информацией об отдельных экспонатах и в целом о Ледниковом периоде, мамонтовой фауне и ее представителях. Стало понятно, что яркое, броское, аттрактивное пригодно для выставки, но не для музея, а экскурсии должны иметь не только развлекательную, но и образовательную составляющую. Акцент постепенно перемещался именно в эту сторону.

Полевые работы (вспоминает Ф.К. Шидловский)

В рамках нашего с Андреем Владимировичем сотрудничества проходили также полевые работы. Наиболее значительной стала проведенная в 2007 г. совместная экспедиция на место находки так называемой билибинской лошади – передней части мумии ювенильной особи. Этот объект был очень важен для нас, поскольку мумифицированные остатки древних животных в нашей коллекции были представлены лишь небольшими фрагментами. Перед нами встала задача показать грантодателю ценность находки и убедить его выделить деньги на поездку. Андрей Владимирович

умел блистательно излагать свои мысли и планы, формулировать задачи, и в результате получил грант Российского фонда фундаментальных исследований для изучения места находки. Правда, в тот период денег давали мало, их хватило только на авиабилеты, и основное финансирование экспедиции осуществлялось за счет Музея.

Маршрут после дальнего перелета начинался в пос. Кепервеем (аэропорт г. Билибино), включал сплав по р. Малый Анюй, а также проход тяжелым вездеходом по тундре. В этой поездке мы постоянно общались с Андреем Владимировичем. Он легко и непринужденно делился информацией о самых разных сторонах жизни, тех, что мы наблюдали на своем пути, и весьма отвлеченных. Это был уникальный «концентрат» накопленных знаний, личного опыта, и не во всех случаях удавалось понять все сразу.

В нашей экспедиции участвовал американский бизнесмен и любитель древностей Джон Вуд. В силу своего весьма преклонного возраста он передвигался, опираясь на палочку. Путешествие на вездеходе оказалось очень тяжелым. Даже молодому парню нелегко пришлось бы, а тут... Джон не мог самостоятельно залезать и слезать с вездехода. Даже небольшая остановка сопровождалась отдельным мероприятием по его перемещению с вездехода на землю, потом обратно. Андрей Владимирович в этой ситуации был великолепен и галантен, поддерживая и направляя Вуда, перекидываясь с ним шутками, иногда крепкими мужскими комментариями. К концу экспедиции помолодевший Джон стал ходить уже без палочки.

В поездке А.В. Шер успевал очень многое: участвовать в организации лагеря, готовить еду, заботиться обо всех, фотографировать, вести запись наблюдений, отмечать погоду, характеристики ландшафта и разные явления природы, выделяя необычное (например, появление нетипичных для высоких широт муравьев в зоне распространения многолетнемерзлых пород). Глазами Андрея Владимировича мы наблюдали циклическое потепление и связанные с этим изменения в природе.

Экспедиция проводилась в суровых условиях Крайнего Севера, а значит, была рискованной. Незадолго до нашего прибытия затонул вместе с людьми вездеход, переправлявшийся через р. Малый Анюй. Чтобы избежать подобной участи, мы направляли свою тяжелую машину длинным шестом в сторону берега, стараясь не бороться с течением, а использовать в своих целях силу потока. Небольшое усилие

весла – и неповоротливый вездеход движется к берегу. Трудно сказать, какие чувства испытывал Андрей Владимирович в эти опасные моменты, но внешне он всегда оставался спокойным и собранным. Только на привалах он мог позволить себе расслабиться и остроумно прокомментировать события прошедшего дня.

Андрей Владимирович явно осознавал, что эта экспедиция – его «лебединая песня», и не мог, что называется, «надышаться». Со вкусом проживал каждый день, каждое событие. С наслаждением ел и рыбу, и добытую лосятину. И – курил, курил постоянно, несмотря на то, что жил с искусственным клапаном сердца и постоянно принимал таблетки.

Впервые он побывал в этих местах около 40 лет назад и с чрезвычайным интересом отслеживал изменения в рельефе, происходящие в том числе и у нас на глазах. Он буквально «читал» и долину, и склоны реки, и междуречье, что доступно далеко не каждому. Он видел и глубоко чувствовал природную среду, и современную, и прошедших эпох, чувствовал себя элементом этой среды. Эти неслучайные качества были следствием счастливого сочетания разных граней его талантливой личности и всестороннего географического образования.

Для Андрея Владимировича эта поездка была интересна не только с профессиональной точки зрения, она принесла огромную радость общения с близкой ему северной природой, всколыхнула ностальгические чувства – вспомнились молодость и экспедиции прошлых лет.

Цель экспедиции, состоявшая в том, чтобы найти заднюю часть мумии билибинской лошади, в итоге оказалась утопической. Потревоженная мерзлота летом быстро деградирует, «ползет», ее постоянно сгребают в общие отвалы. Нереально раскапывать без применения серьезной техники старые отвалы, уже прошедшие зимнее замораживание. Кроме того, к нашему приезду артель разорилась, люди разъехались, и было некому указать, где сделана находка и где те самые отвалы. Мы застали на прииске только владельца вездехода, видевшего, как мумию жеребенка разорвало кlyком катерпиллера. К сожалению, другой информацией он не обладал. Однако, вопреки всем трудностям, были собраны недостающие материалы и написана статья, опубликованная уже после смерти А.В. Шера (Спасская и др., 2012).

Научное сотрудничество

Связи А.В. Шера в научном мире привлекли к Музею внимание разных специалистов по

четвертичному периоду: географов, биологов, геологов. Музей посещали В.С. Байгушева, А.А. Величко, С.С. Губин, Н.В. Гарутт, Е.Н. Мащенко, В.Н. Николаев, Н.Н. Спасская и многие другие.

На конференции в Южной Дакоте (2005) А.В. Шер впервые сообщил международному научному сообществу о нашем Музее, и это оказалось важной ступенью в приобретении весомых зарубежных партнеров. R. Kahlke (Германия), Ben Laden (Дания), A. Lister (Англия), J. Van der Made (Испания), M.-R. Palombo (Италия), B. Shapiro (США) и другие специалисты посещали Музей и работали с фондовыми коллекциями; результаты исследований были опубликованы в научных изданиях. Одним из знаменательных событий стала коллективная статья с нашим участием в журнале «Science» (Gilbert et al., 2007). Музей ледникового периода стал известен в мире благодаря своим фондам и публикациям высококлассных специалистов, изучавших материалы.

В 2007 г. проходила IV Мамонтовая конференция, собравшая специалистов со всего мира. Она началась в Якутске и продолжилась в Москве под руководством А.В. Шера. На конференции были представлены доклады всемирно известных палеонтологов, использовавших в своей работе материалы нашего Музея. Сфера научных интересов А.В. Шера была очень широка: представители мамонтовой фауны, среда их обитания, проблемы жизни и вымирания, генетические исследования, радиоуглеродное датирование и т.д. Были у Андрея Владимировича «нелюбимые» объекты, например, бизон, с его чрезвычайно широким диапазоном изменчивости. Был и любимый объект изучения – шерстистый носорог, которому уделялось особое внимание.

Юбилей без юбиляра

Интенсивная научная и публичная жизнь не могла не сказаться на здоровье. Курение, частые и непростые поездки в поле и за рубеж тоже дали о себе знать. Нагрузки слишком большие для человека, у которого сердце работает на искусственном клапане. По словам Андрея Владимировича, он и сам не ожидал, что столько лет проживет с клапаном. Он исключил даже мысли о смерти и жил так, как считал нужным, получая удовольствие от всех проявлений жизни. Его великолепные память и эрудиция, фонтан идей отнюдь не соответствовали возрасту. В отличие от многих, Андрея Владимировича умел доводить свои идеи до завершения в виде конкретных дел и публикаций (а их

у него около двух сотен), многие из которых стали классическими.

Десять лет в начале отмеренного срока кажутся вечностью, и по его истечении сердце не подает сигналов тревоги. Шер планировал широко отметить свое 70-летие в окружении коллег и друзей. Но... срок замены клапана был пропущен. В 2009 г. мы отмечали юбилей в стенах его Института, к великому сожалению, уже без него. Собрались коллеги и друзья, те, кто работал с ним в Москве и экспедициях. Был показан памятный фильм, освещавший разные этапы его сотрудничества с Музеем. У многих присутствующих осталось чувство недоумения – действительно ли произошло то, что произошло.

Музей Ледникового периода после А.В. Шера

Публикации Андрея Владимировича по результатам исследования наших фондовых материалов сделали Музей ледникового периода известным во всем мире. После его ухода мы не имели права терять вектор и уровень, заданные им. Работа продолжалась. Теперь коллекции занимают несколько блоков. «Склады костей» преобразованы в настоящие лабораторные помещения с организованной логистикой. Отдельный блок занимает остеологическая коллекция современных млекопитающих с Северо-Запада Чукотки. Этот регион почти не охарактеризован в других естественно-научных музеях.

Результаты наших собственных исследований, посвященных разным животным мамонтового фаунистического комплекса, были представлены на заседаниях Русского географиче-

ского общества (2010), в Зоологическом институте РАН в Санкт-Петербурге (2012), а также на Международных мамонтовых совещаниях во Франции (2010) и Греции (2014), на международных совещаниях, посвященных крупным плейстоценовым хищникам, во Франции (2011) и Нидерландах (2015), в Ростове-на-Дону (2013), Москве (ГИН, 2017), Постоянной Яме (Словения, 2018) и т.д.

Мы продолжаем сотрудничать с отечественными и зарубежными специалистами. Их список претерпел некоторые изменения, но суть взаимодействий осталась прежней. Наши научные работы отличаются комплексностью подхода к объектам изучения и тщательный анализ. За прошедшие годы вышли статьи, посвященные шерстистому носорогу, мамонту, пещерному льву, бизону (Kirillova et al., 2010, 2012, 2015a,б, 2016a,б, 2017, 2018; Shidlovskiy, Kirillova, 2013 и др.). На наши публикации ссылаются коллеги, некоторые статьи используют при чтении лекций студентам в университетах России и Германии. В настоящее время научную работу ведет главный хранитель коллекции И.В. Кириллова, обеспечивая преемственность работы А.В. Шера в нашем Музее.

Сейчас мы могли бы с гордостью сказать Андрею Владимировичу, что начатая им работа с материалами фондов продолжается. Мы перешли на новый уровень – самостоятельные научные исследования, сделав Музей ледникового периода одним из мировых центров изучения мамонтовой фауны, что стало серьезным достижением для частного музея, не имеющего внешней финансовой поддержки и балансирующего на грани выживания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Спаская Н.Н., Кузнецова Т. В., Шер А.В.* Морфометрическое исследование черепа позднеплейстоценовой мумии билибинской лошади с западной Чукотки // Палеонтологический журнал. 2012. № 1. С. 89–101 [*Spasskaya N.N., Kuznetsova T.V., Sher A.V.* Morfometricheskoe issledovanie cherepa pozdnepleistotsenovoj mumii bilibinskoj loshadi s zapadnoj Chukotki // *Paleontologicheskij zhurnal*, 2012. № 1. S. 89–101].
- Gilbert M.T.P., Tomsho L.P., Rendulic S., Packard M., Drautz D.I., Sher A., Tikhonov A., Dalén L., Kuznetsova T., Kosintsev P., Campos P.F., Higham Th., Collins M.J., Wilson A.S., Shidlovskiy F., Buigues B., Ericson P.G.P., Germonopré M., Lacumin P., Nikolaev V., Novak-Kemp M., Willerslev E., Knight J.R., Irzyk G.P., Perbost C.S., Fredrikson K.M., Harkins T.T., Sheridan Sh., Miller W., Schuster S.C.* Whole-Genome Shotgun Sequencing of Mitochondria from Ancient Hair Shafts // *Science*. 2007. Vol. 317. P. 1927.
- Kirillova I. V., Shidlovskiy F.K.* Estimation of individual age and season of death in woolly rhinoceros, *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799), from Sakha-Yakutia, Russia // *Quaternary Science Reviews*, 2010. Vol. 29. P. 3106–3114.
- Kirillova I.V., Shidlovskiy F. K., Titov V.V.* Kastykhtakh mammoth from Taimyr (Russia) // *Quaternary International*, 2012. Vol. 276–277. P. 269–277.
- Kirillova I.V., Tunov A.V., Levchenko V.A., Chernova O.F., Yudin V.G., Bertuch F., Shidlovskiy F.K.* On the discovery of a cave lion from the Malyy Anyui River (Chukotka, Russia) // *Quaternary Science Reviews*, 2015a. Vol. 117. P. 135–153.

- Kirillova I.V., Zanina O.G., Chernova O.F., Lapteva E.G., Trofimova S.S., Lebedev V.S., Tiunov A.V., Soares A.E.R., Shidlovskiy F.K., Shapiro B. An ancient bison from the mouth of the Rauchua River (Chukotka, Russia) // *Quaternary Research*, 2015b. Vol. 84. P. 232–245.
- Kirillova I. V., Argant J., Lapteva E.G., Korona O.M., van der Plicht, Zinovyev E.V., Kotov A.A., Chernova O.F., Fadeeva E.O., Baturina O.A., Kabilov M.R., Shudlovskiy F.K., Zanina O.G. The diet and environment of mammoths in North-East Russia reconstructed from the contents of their feces // *Quaternary International.*, 2016a. Vol. 406. P. 147–161.
- Kirillova I.V., van der Plicht J., Gubin S.V., Zanina O.G., Chernova O.F., Lapteva E.G., Trofimova S.S., Zinovyev E.V., Zharov A.A., Fadeeva E.O., van Kolfschoten, Shidlovskiy F.K., Kotov A.A. Taphonomic phenomenon of ancient hair from Glacial Beringia: perspectives for palaeoecological reconstructions // *BOREAS* 2016b, N 3. P. 455–469. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/bor.2016.45.issue-3/issuetoc>.
- Kirillova I. V., Chernova O.F., van der Made J., Kukarskih V.V., Shapiro B., van der Plicht J., Shidlovskiy F.K., Heintzman P.D., van Kolfschoten T., Zanina O.G. Discovery of the skull of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839) above the Arctic Circle // *Quaternary Research*, 2017, N 3. P. 537–550.
- Kirillova I. V., Shidlovskiy F. K., Zinoviev A.V. Metapodials of ancient bison (*Bison priscus* Boj.) of north-east Russia: “Stress markers”, sex and withers height // *Integrative Zoology*, 2018 [in press].
- Shidlovskiy F.K., Kirillova I.V. Horns of the woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) in the Ice Age Museum collection (Moscow, Russia) // *Quaternary International*. 2012. Vol. 255. P. 125–129.

Поступила в редакцию / Received 05.10.2018
Принята к публикации / Accepted 30.01.2019

ANDREI VLADIMIROVICH SHER AND THE ICE AGE MUSEUM

F.K. Shidlovskiy¹, I.V. Kirillova²

In 2019, the 80th anniversary of the birth of one of the best domestic experts on the fauna and environment of the glacial period A.V. Sher. The last years of his life he worked closely with the Museum of the Ice Age. The memories of this of creator of Museum and chief custodian are given.

Key words: A.V. Sher, 80th anniversary, Ice Age Museum, cooperation.

¹ Shidlovskiy Fedor Kasperovich, ² Kirillova Irina Vladimirovna, National Alliance of Shidlovskiy “Ice age”, Ice Age Museum (ikirillova@yandex.ru).

Biological series
Volume 124. Part 2
2019

C O N T E N T S

<i>Solovjev A.N., Shikhova T.G., Busygin E.I.</i> Phenological Consequences of the Cold Summer of 2017	3
<i>Snit'ko V.P., Snit'ko L.V.</i> New Data on the Distribution of Kuhl's Pipistrelle <i>Pipistrellus kuhlii</i> (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Urals and Southern Urals	16
<i>Iljin I.N., Kovalchuk Yu.L., Poltarukha O.P.</i> Pelagic Fouling in the Coastal Water of Vietnam	20
<i>Dorohin D.M., Lysenkov S.N., Elumeeva T.G.</i> Comparison of Ranges of Insects Visiting some Apiaceae Species in Moscow Oblast	25
<i>Nedoseko O.I., Viktorov V.P.</i> Evolution of Architectural Modules of Boreal Species of Willows of the Subgenera <i>Salix</i> and <i>Vetrix</i> (<i>Salix</i> , Salicaceae)	35
<i>Zavyalov K.E., Ivanova N.S., Potapenko A.M., Sezgin Ayan.</i> Impact of Aerotechnogenic Emissions of Magnesite Production on the Growth of <i>Pinus sylvestris</i> L., Depending on Soil Fertility	50
<i>Memorable dates</i>	
<i>Shidlovskiy F.K., Kirillova I.V.</i> Andrei Vladimirovich Sher and the Ice Age Museum	59

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

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

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

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

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

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

Правила оформления рукописи

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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