

БЮЛЛЕТЕНЬ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 126, вып. 4 **2021** Июль — Август
Выходит 6 раз в год

BULLETIN OF MOSCOW SOCIETY OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 126, part 4 **2021** July — August
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С О Д Е Р Ж А Н И Е

Снитко В.П., Снитко Л.В. Новая находка <i>Nyctalus lasiopterus</i> (Schreber, 1780) на Урале	3
Никитский Н.Б., Полевой А.В., Власенко А.С. К морфологии и фенологии навозника весеннего (<i>Trypocoprís vernalis</i> (Linnaeus, 1758)) в Московской области	10
Мустафина А.Н., Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Каримова О.А. Экология и структура ценопопуляций <i>Zygophyllum pinnatum</i> Cham. (Zygophyllaceae) в Предуралье и Западном Казахстане	22
Гмошинский В.И., Матвеев А.В., Лазарева О.А. Новые данные о миксомицетах (=Мухогастреа, Мусетозоа) Государственного природного заповедника «Дагестанский» (Северный Кавказ, Россия)	37

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 599.426+574.9

НОВАЯ НАХОДКА *NYCTALUS LASIOPTERUS* (SCHREBER, 1780) НА УРАЛЕ

Владимир Петрович Снитко¹, Лариса Вячеславовна Снитко²

^{1,2} Южно-Уральский федеральный научный центр минералогии и геоэкологии
УрО РАН, биологический отдел

Автор, ответственный за переписку: Владимир Петрович Снитко, snitko@ilmeny.ac.ru

Аннотация. В 2019 г. на Урале в Ашинском р-не Челябинской обл. (54°56'08.4" с.ш., 57°17'07.3" в.д.; 54°56'02.3" с.ш., 57°16'58.3" в.д.) впервые выявлено новое местообитание одного из самых редких видов рукокрылых Западной Палеарктики – гигантской вечерницы *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780). В России биология и распространение *N. lasiopterus* изучены недостаточно. Это самая восточная точка обитания *N. lasiopterus* в России. Ближайшее место регистрации вида находится в 220 км к ЮЮЗ в Мелеузовском р-не Республики Башкортостан. Отловлено 26 экз. (4♀♀ad, 13♀♀ и 9♂♂ sad) и визуально отмечены 6 особей. По численности локальная группа *N. lasiopterus*, обнаруженная в Челябинской обл., крупнейшая в России. Возрастно-половой состав осмотренных животных свидетельствует о выведении потомства *N. lasiopterus* на Урале. Для сохранения *N. lasiopterus* необходимо осуществлять охрану широколиственных лесов, изучать экологию вида, проводить поиск новых мест обитания и внести вид в региональную Красную книгу.

Ключевые слова: рукокрылые, гигантская вечерница *Nyctalus lasiopterus*, граница ареала, Урал, Челябинская область.

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания по плановой теме ЮУФНЦ Минералогии и Геоэкологии УрО РАН № АААА-А19-119101490003-1.

Для цитирования: Снитко В.П., Снитко Л.В. Новая находка *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780) на Урале // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2021. Т. 126. Вып. 4. С. 3–9.

ORIGINAL ARTICLE

A NEW FIND OF A *NYCTALUS LASIOPTERUS* (SCHREBER, 1780) IN THE URALS

Vladimir P. Snit'ko¹, Larisa V. Snit'ko²

^{1,2} Biological department South Ural Federal Scientific Centre of Mineralogy and Environmental Geology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences

Corresponding author: Vladimir P. Snit'ko, snitko@ilmeny.ac.ru

Abstract. In 2019 in the Urals in the Ashinsky district of the Chelyabinsk region (N 54°56'08.4", E 57°17'07.3"; N 54°56'02.3", E 57°16'58.3") for the first time revealed a new habitat of one of the rarest species of bats of the Western Palearctic – Giant Noctule *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780). In Russia, the biology and distribution of *N. lasiopterus* has not been sufficiently studied. This is the eastern most habitat of *N. lasiopterus* in Russia. The nearest place for registering the species is 220 km to SSW in the Meleuzovsky district of the Republic of Bashkortostan. 26 individuals (4♀♀ad, 13♀♀ and 9♂♂ sad) were

caught and 6 individuals were visually considered. By the number of individuals, the local group *N. lasiopterus*, discovered in the Chelyabinsk region, the largest in Russia. Confirmed the fact of the excretion of the offspring *N. lasiopterus* in the Urals. The local group *N. lasiopterus*, which was discovered in the Chelyabinsk region, is the largest in Russia in number. To preserve *N. lasiopterus*, it is necessary to protect broad-leaved forests, study the ecology of the species, search for new habitats and enter the species in the regional Red Book.

Keywords: Chiroptera, Giant Noctule *Nyctalus lasiopterus*, area border, Ural, Chelyabinsk region

Financial Support. The work was carried out as part of the state task on the planned topic of the UUFNC Mineralogy and Environmental Geology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences № AAAA-A19-119101490003-1.

For citation: Snit'ko V.P., Snit'ko L.V. A New Find of a *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780) in the Urals // Byul. MOIP. Otd. biol. 2021. T. 126. Vyp. 4. S. 3–9.

Гигантская вечерница *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780) – один из самых редких видов летучих мышей Западной Палеарктики. Обитает в лесах Северной Африки, Европы, Кавказа и Ближнего Востока, на большей части ареала распространен спорадично (Dietz et al., 2009; Alcaldé et al., 2016). В соответствии с международно-правовыми обязательствами охраняется в рамках Боннской (EUROBATS) и Бернской конвенций, включен в приложение IV Директивы ЕС по местообитаниям и видам, а также как уязвимый вид (Vulnerable A4c; C2a(i)) внесен в Красную книгу МСОП (IUCN, 2016).

В России *N. lasiopterus* является одним из самых слабоизученных видов, встречается в лиственных лесах средней полосы и юге европейской части, везде редок (Кузякин, 1980; Стрелков, Ильин, 1990; Крускоп, 2012). Внесен в Красную книгу РФ (2001) и ряд региональных Красных книг в местах обитания.

Данные о находках *N. lasiopterus* получены при исследовании рукокрылых в Ашинском р-не Челябинской обл. Территория, на которой были выявлены *N. lasiopterus*, относится к зоне широколиственных лесов западного склона Уральских гор с низкогорным и среднегорным хребтово-увалистым рельефом (Наумова и др., 2011). Широколиственные леса дубово-кленово-липово-ясеновые, ясенево-дубовые с примесью березы и осины. Выявленные местообитания *N. lasiopterus* расположены в 350–550 м от р. Ук (левый приток р. Сим, бассейн Камы) на высотах 150–180 м над ур. моря.

Материал и методы

Основной метод исследования – отлов рукокрылых. Летучих мышей отлавливали с на-

ступлением сумерек и до рассвета четырьмя паутинными сетями (12 × 4 м с ячейей 17 мм), которые устанавливали в местах предположительного пролета на опушке леса и между деревьями. Сети крепили к капроновым шнурам и с помощью блоков, закрепленных на алюминиевых стойках, поднимали на высоту 7 м (Снитко, Снитко, 2012). Для привлечения пролетающих рукокрылых отловленных животных передерживали в мешочках из ткани вблизи паутинных сетей. Сигналы рукокрылых отслеживали с помощью ультразвукового детектора D240 «Pettersson Electronic AB». Взрослых летучих мышей (ad) и сеголетков (sad) определяли по степени окостенения эпифизов костей крыла – метакарпалей и фаланг (Стрелков, 1963). После осмотра, измерения, взвешивания и фотосъемки животных отпускали. Координаты точек отлова определяли навигатором «Garmin GPSmap 76C».

Результаты исследований

В ходе исследований кроме других видов рукокрылых были отловлены и *N. lasiopterus* (рис. 1). Ниже представлены географические координаты мест, где были выявлены *N. lasiopterus*, а также даты и результаты отловов.

Ашинский р-н, пос. Ук (54°56'08.4" с.ш., 57°17'07.3" в.д.), разреженный дубовый лес на окраине поселка. 16–17.VII 2019 отловлены 2 экз. *N. lasiopterus* (1♀ad, 1♀sad) и визуально отмечен 1 экз. Там же (54°56'02.3" с.ш., 57°16'58.3" в.д.), опушка дубового леса рядом с автодорогой у въезда в поселок. 18–19.VII 2019 отловлены 4 экз. *N. lasiopterus* (1♀ad, 1♀ и 2♂♂sad). Там же 14–15.VIII 2019 отловлены 11 экз. *N. lasiopterus* (2♀♀ad, 5♀♀ и 4♂♂sad) и визу-



Рис. 1. *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780) (самец сеголеток) в Челябинской обл. 19.VII 2019 г.

ально отмечены 3 экз. Там же 15–16.VIII 2019 для оценки численности *N. lasiopterus* в локальной точке 11 гигантских вечерниц, пойманных накануне в качестве приманки, передерживали во время отлова возле ловчих сетей. В результате были отловлены еще 9 экз. (6♀♀ и 3♂♂ sad) *N. lasiopterus* и две особи отмечены визуально.

Наблюдения показали, что в июле и августе активность *N. lasiopterus* сходна с активностью других видов рукокрылых и продолжается в течение всей ночи. Все гигантские вечерницы были пойманы в период с 23.30 до 5.00, время массовых залетов в сеть – с 2.00 до 4.00. Пол, возраст, морфометрические показатели и масса тела отловленных *N. lasiopterus* представлены в таблице.

В целом диагностические признаки *N. lasiopterus* соответствуют показателям и характерным для вида признакам (Dietz, Helversen, 2004; Dietz et al., 2009).

Заключение

Таким образом, в 2019 г. в Ашинском р-не Челябинской обл. впервые выявлено новое местообитание *N. lasiopterus*. Это самая восточная точка обнаружения вида в России. Ближайшее

место регистрации находится в 220 км к ЮЮЗ на территории национального парка «Башкирия» в Мелеузовском р-не Республики Башкортостан (Снитко, Снитко, 2020) (рис. 2).

Всего в Челябинской обл. было отловлено 26 экз. *N. lasiopterus*, отмечены визуально 6 ос. Согласно литературным данным (Кузякин, 1980; Влащенко, 2011; Смирнов, Вехник, 2014; Васеньков и др., 2016; Домбровский и др., 2017; Vlaschenko et al., 2010, 2016; Kovalov et al., 2019), до недавнего времени самой большой группой *N. lasiopterus* считалась находка 04.V и 05.V 1915 в Харьковской губернии 15♀♀ad (Кузякин, 1980). Таким образом, выявленная в 2019 г. в Челябинской обл. на границе ареала локальная группа *N. lasiopterus* в настоящее время по численности является крупнейшей в России и на сопредельной территории СНГ.

По возрастно-половому составу среди отловленных *N. lasiopterus* были только взрослые самки с признаками постлактации и сеголетки обоих полов, что подтверждает ранее высказанное предположение (Снитко, Снитко, 2020) о размножении вида на Урале.

Новые находки подтверждают обитание *N. lasiopterus* на Урале, уточняют границы ареала.

Морфометрические показатели и масса тела *N. lasiopterus*, отловленных в Челябинской обл.

Дата отлова	Пол, возраст	Масса, г	Длина предплечья, мм		Длина тела, мм	Длина хвоста, мм	Размах крыльев, мм
			правое	левое			
16–17.VII 2019	♀ad	50,23	65,42	65,42	95	70	470
16–17.VII 2019	♀sad	45,21	68,20	68,20	81	62	470
18–19.VII 2019	♀ad	54,67	68,25	68,17	91	61	470
18–19.VII 2019	♂sad	42,70	65,71	65,64	93	63	450
18–19.VII 2019	♂sad	49,96	67,22	67,24	94	57	470
18–19.VII 2019	♀sad	44,81	68,01	68,35	84	57	470
14–15.VIII 2019	♀ad	59,34	68,48	68,20	95	70	478
14–15.VIII 2019	♀ad	59,32	69,12	69,22	97	70	485
14–15.VIII 2019	♂sad	44,42	66,00	66,04	90	72	450
14–15.VIII 2019	♂sad	54,13	66,74	66,68	97	66	470
14–15.VIII 2019	♂sad	52,47	68,39	68,46	97	63	478
14–15.VIII 2019	♂sad	44,88	66,32	66,40	97	64	467
14–15.VIII 2019	♀sad	57,83	68,43	68,69	100	70	479
14–15.VIII 2019	♀sad	54,65	66,74	66,81	98	70	467
14–15.VIII 2019	♀sad	53,50	64,82	64,62	96	70	450
14–15.VIII 2019	♀sad	57,00	69,94	69,96	102	70	480
14–15.VIII 2019	♀sad	57,43	67,54	67,55	99	70	475
15–16.VIII 2019	♂sad	42,64	66,75	66,56	97	63	465
15–16.VIII 2019	♂sad	44,70	67,26	67,16	97	68	468
15–16.VIII 2019	♂sad	48,00	67,65	67,15	93	70	460
15–16.VIII 2019	♀sad	50,89	67,02	66,23	99	64	461
15–16.VIII 2019	♀sad	53,40	63,65	64,00	98	68	452
15–16.VIII 2019	♀sad	48,20	68,71	68,75	92	67	480
15–16.VIII 2019	♀sad	51,53	66,99	66,39	83	70	470
15–16.VIII 2019	♀sad	57,95	67,52	67,48	99	72	450
15–16.VIII 2019	♀sad	51,64	66,83	66,80	98	67	468

ла вида и являются основой для будущих мониторинговых исследований. Для сохранения гигантской вечерницы необходимо охранять

широколиственные леса, заниматься поиском новых мест обитания, изучать экологию вида и внести его в региональную Красную книгу.

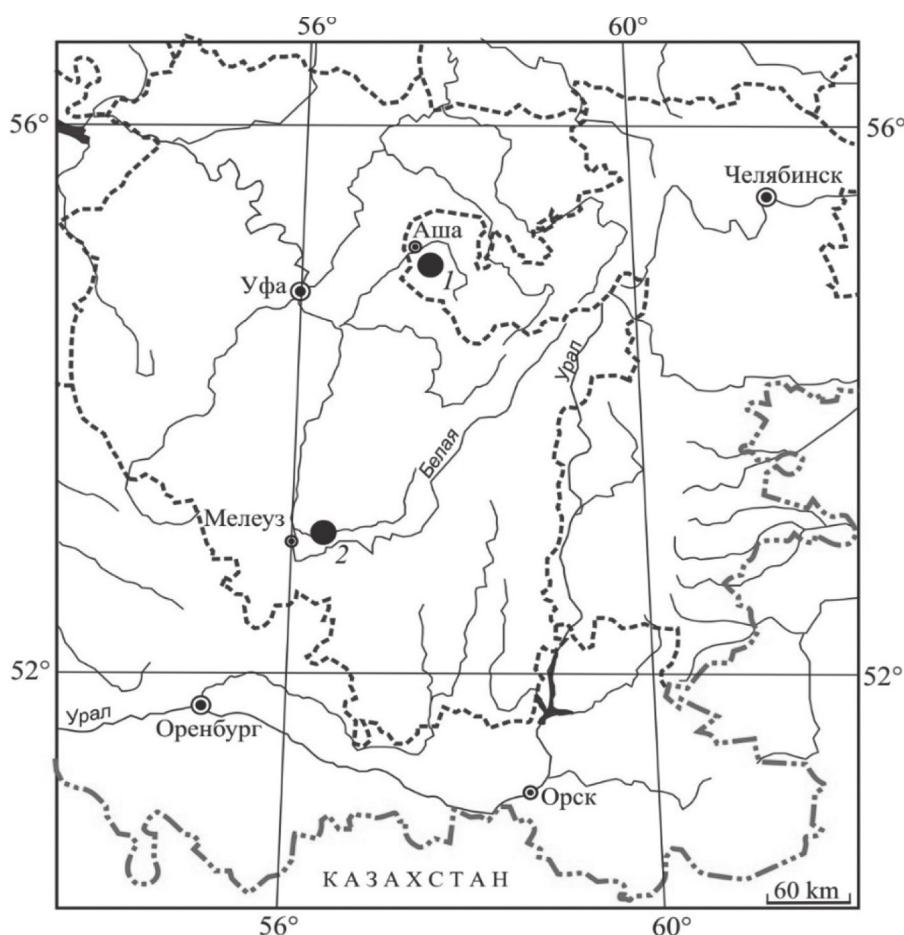


Рис. 2. Места обнаружения *Nyctalus lasiopterus* на Урале:
Челябинская обл., Ашинский р-н (1); Республика Башкортостан,
Мелеузовский р-н (2)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васеньков Д.А., Головина Г.А., Сидорчук Н.В. Первая регистрация гигантской вечерницы (*Nyctalus lasiopterus*) во Владимирской области // *Plecotus et al.* 2016. № 19. С. 32–36.
- Влащенко А.С. История исследований и кадастр находок рукокрылых (Chiroptera) на территории Харьковской области в XIX и XX столетиях // *Plecotus et al.* 2011. № 14. С. 26–54.
- Домбровский В.Ч., Фенчук В.А., Dietz M. Уникальная колония гигантской вечерницы *Nyctalus lasiopterus* в Припятском Полесье (Южная Беларусь) // Актуальные проблемы зоологической науки в Беларуси: Сборник статей XI Зоологической Международной научно-практической конференции, приуроченной к десятилетию основания ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам». Минск. 2017. Т. 1. С. 113–118.
- Красная книга Российской Федерации (Животные). М., 2001. 862 с.
- Крускоп С.В. Отряд Chiroptera // Млекопитающие России: систематико-географический справочник / Под редакцией: И.Я. Павлинов, А.А. Лисовский. М., 2012. С. 73–126.
- Кузякин А.П. Гигантская вечерница (*Nyctalus lasiopterus*) в СССР // Рукокрылые (Chiroptera). М., 1980. С. 55–59.
- Наумова Л.Г., Миркин Б.М., Мулдашев А.А., Мартыненко В.Б., Ямалов С.М. Флора и растительность Башкортостана: учеб. пособие. Уфа, 2011. 174 с.
- Смирнов Д.Г., Вехник В.П. Исследование территориального поведения гигантской вечерницы на Самарской луке методом радиотелеметрии // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 3-й научной конференции. М., 2014. С. 120.
- Снитко В.П., Снитко Л.В. Методы установки и использования паутинных сетей для отлова рукокрылых // Зоологический журнал. 2012. Т. 91. № 12. С. 1520–1526.
- Снитко В.П., Снитко Л.В. Первая находка гигантской вечерницы (*Nyctalus lasiopterus*) на Южном Урале // Зоологический журнал. 2020. Т. 99. № 3. С. 347–350.
- Стрелков П.П. Отряд Chiroptera – Рукокрылые // Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом

- АН СССР / под общим руководством И.И. Соколова. М.; Л., 1963. Вып. 82. С. 122–218.
- Стрелков П.П., Ильин В.Ю. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья // Фауна, систематика и эволюция млекопитающих (рукокрылые, грызуны). Труды Зоологического института АН СССР. Л., 1990. Т. 225. С. 42–167.
- Alcalde J., Juste J., Paunović M. *Nyctalus lasiopterus* // The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T14918A22015318. Accessed at: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T14918A22015318.en> Downloaded on 09 July 2020.
- Dietz C., von Helversen O. Illustrated identification key to the bats of Europe. Electronic Publication. Version 1.0. Tübingen and Erlangen (Germany). 2004. 72 p.
- Dietz C., von Helversen O., Nill D. Greater Noctula Bat *Nyctalus lasiopterus* (Schreber 1780) // In: Dietz C., von Helversen O., Nill D. Bats of Britain, Europe and Northwest Africa (English Edition). London, 2009. P. 273–276.
- IUCN. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-2. Accessed at: www.iucnredlist.org.
- Kovalov V., Hukov V., Rodenko O. New record of *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780) in Ukraine with a new confirmation of carnivory // North-Western Journal of Zoology. 2019. № 1. P. 91–95.
- Vlaschenko A., Gashchak S., Gukasova A., Naglov A. New record and current status of *Nyctalus lasiopterus* in Ukraine (Chiroptera: Vespertilionidae) // Lynx, n. s. (Praha). 2010. № 41. P. 209–216.
- Vlaschenko A., Kravchenko K., Prylutska A., Ivancheva E., Sitnikova E., Mishin A. Structure of summer bat assemblages in forests in European Russia // Turkish J. Zoology. 2016. № 40. P. 876–893.
- Vasen'kov D.A., Golovina G.A., Sidorchuk N.V. Pervaya registratsiya gigantskoj vechernitsy (*Nyctalus lasiopterus*) vo Vladimirskoj oblasti // Plecotus et al. 2016. № 19. S. 32–36.
- Vlashchenko A.S. Istoriya issledovanij i kadastr nakhodok rukokrylykh (Chiroptera) na territorii Khar'kovskoj oblasti v XIX i XX stoletiyakh // Plecotus et al. 2011. № 14. S. 26–54.
- Dombrovskij V.Ch., Fenchuk V.A., Dietz M. Unikal'naya koloniya gigantskoj vechernitsy *Nyctalus lasiopterus* v Pripyatskom Poles'e (Yuzhnaya Belarus') // Aktual'nye problemy zoologicheskoy nauki v Belarusi: Sbornik statej XI Zoologicheskoy Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferentsii, priurochennoj k desyatiletiyu osnovaniya GNPO «NPC NAN Belarusi po bioresursam». Minsk, 2017. T. 1. S. 113–118.
- Krasnaya kniga Rossijskoj Federatsii (Zhivotnye). M., 2001. 862 s.
- Kruskop S.V. Otryad Chiroptera // Mlekopitayushchie Rossii: sistematiko-geograficheskij spravochnik / pod redaktsiej: I.Ya.Pavlinov, A.A. Lisovskij. M., 2012. S. 73–126.
- Kuzyakin A.P. Gigantskaya vechernitsa (*Nyctalus lasiopterus*) v SSSR // Rukokrylye (Chiroptera). M., 1980. S. 55–59.
- Naumova L.G., Mirkin B.M., Muldashev A.A., Martynenko V.B., Yamalov S.M. Flora i rastitel'nost' Bashkortostana: ucheb. posobie. Ufa, 2011. 174 s.
- Smirnov D.G., Vekhnik V.P. Issledovanie territorial'nogo povedeniya gigantskoj vechernitsy na Samarskoj luke metodom radiotelemetrii // Povedenie i povedencheskaya ekologiya mlekopitayushchikh. Materialy 3-j nauchnoj konferentsii. M., 2014. S. 120.
- 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.
- Snit'ko V.P., Snit'ko L.V. Pervaya nakhodka gigantskoj vechernitsy (*Nyctalus lasiopterus*) na Yuzhnom
- Urale // Zoologicheskij zhurnal. 2020. T. 99. № 3. S. 347–350.
- Strelkov P.P. Otryad Chiroptera – Rukokrylye // Mlekopitayushchie fauny SSSR. Ch. 1. Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemye Zoologicheskim institutom AN SSSR. M.; L., 1963. Vyp. 82. S. 122–218.
- Strelkov P.P., Il'in V.Yu. Rukokrylye (Chiroptera, Vespertilionidae) yuga Srednego i Nizhnego Povolzh'ya // Fauna, sistematika i evolyutsiya mlekopitayushchikh. Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR. L., 1990. T. 225. S. 42–167.
- Alcalde J., Juste J., Paunović M. *Nyctalus lasiopterus* // The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T14918A22015318. Accessed at: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T14918A22015318.en> Downloaded on 09 July 2020.
- Dietz C., von Helversen O. Illustrated identification key to the bats of Europe. Electronic Publication. Version 1.0. Tübingen and Erlangen (Germany). 2004. 72 p.
- Dietz C., von Helversen O., Nill D. Greater Noctula Bat *Nyctalus lasiopterus* (Schreber 1780) // Dietz C., von Helversen O., Nill D. Bats of Britain, Europe and Northwest Africa (English Edition). London, 2009. P. 273–276.
- IUCN. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-2. Accessed at: www.iucnredlist.org.
- Kovalov V., Hukov V., Rodenko O. New record of *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780) in Ukraine with a new confirmation of carnivory // North-Western Journal of Zoology. 2019. № 1. P. 91–95.
- Vlaschenko A., Gashchak S., Gukasova A., Naglov A. New record and current status of *Nyctalus lasiopterus* in Ukraine (Chiroptera: Vespertilionidae) // Lynx, n. s. (Praha). 2010. № 41. P. 209–216.
- Vlaschenko A., Kravchenko K., Prylutska A., Ivancheva E., Sitnikova E., Mishin A. Structure of summer bat assemblages in forests in European Russia // Turkish Journal of Zoology. 2016. № 40. P. 876–893.

Информация об авторах

Снитко Владимир Петрович – ст. науч. сотр. биологического отдела Южно-Уральского федерального научного центра минералогии и геоэкологии УрО РАН, канд. биол. наук, snitko@ilmeny.ac.ru;

Снитко Лариса Вячеславовна – ст. науч. сотр. биологического отдела Южно-Уральского федерального научного центра минералогии и геоэкологии УрО РАН, канд. биол. наук, lvs223@yandex.ac.ru.

Information about the author

Snit'ko Vladimir P., Candidate of Biology, senior researcher associate of biological department South Ural Federal Scientific Centre of Mineralogy and Environmental Geology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences (snitko@ilmeny.ac.ru);

Snit'ko Larisa V., Candidate of Biology, senior researcher associate of biological department South Ural Federal Scientific Centre of Mineralogy and Environmental Geology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences (lvs223@yandex.ac.ru).

Вклад авторов

Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors

the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflicts of interests

The authors declare no conflicts of interests.

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

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

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 595.76

**К МОРФОЛОГИИ И ФЕНОЛОГИИ НАВОЗНИКА ВЕСЕННЕГО
(*TRYPOCOPRIS VERNALIS* (LINNAEUS, 1758))
В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ****Николай Борисович Никитский¹, Алексей Владимирович Полевой²,
Андрей Сергеевич Власенко³**¹ Зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова² Институт леса КарНЦ РАН³ Биологический музей им. К.А. Тимирязева**Автор, ответственный за переписку:** Николай Борисович Никитский,
nnikitsky@mail.ru

Аннотация. Навозник весенний считался до недавнего времени на территории России очень редким и спорадично встречающимся видом, поэтому он включен во многие региональные Красные книги и предложен для занесения в Красную книгу России. Впервые в 2018 г., а позже в 2019 г. он был обнаружен в значительном количестве в окрестностях дер. Немки, Лотошинского р-на, Московской обл. Здесь за полтора полевых сезона работ собрано, в основном в почвенные ловушки у лосиного и коровьего помета, 143 экз. этого вида, среди которых отмечены 72 самца и 71 самка. Средние размеры самцов и самок почти идентичны, хотя среди самок не обнаружены особи менее 14 мм и немного больше крупных экземпляров длиной 18 мм и более. Для самцов наблюдалась тенденция уменьшения размера к осени, в то время как у самок размеры к концу сезона несколько увеличивались, причем для некоторых периодов учета разница в размерах была статистически достоверна. Приведены 24 цветковые аберрации навозника весеннего, выявленные на нашем материале из окрестностей дер. Немки (Лотошинский р-н Московской обл.). Среди собранных нами жуков доминируют особи ярко-металлически-зеленого цвета, а после них – с зеленоватой переднеспинкой и зеленовато-фиолетовыми или фиолетово-зеленоватыми надкрыльями. Установлено, что апогей лёта жуков наблюдается в мае–июне, после чего их численность снижается. А в октябре могут обнаруживаться лишь единичные особи.

Ключевые слова: жесткокрылые, навозник весенний (*Trypocopris vernalis*), морфология и фенология, Московская область

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств научно-исследовательского проекта «НИ Зоологического музея МГУ» (проект № АААА-А16-116021660077-3) и федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

Для цитирования: Никитский Н.Б., Полевой А.В., Власенко А.С. К морфологии и фенологии навозника весеннего (*Trypocopris vernalis* (Linnaeus, 1758)) в Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2021. Т. 126. Вып. 4. С. 10–21.

ORIGINAL ARTICLE

**ON THE MORPHOLOGY AND PHENOLOGY OF SPRING DUNG BEETLE
(*TRYPOCOPRIS VERNALIS* (LINNAEUS, 1758)) IN THE MOSCOW REGION****Nikolay B. Nikitsky¹, Alexei V. Polevoj², Andrey S. Vlasenko³**¹ Zoological Museum of Moscow Lomonosov State University² Forest Research Institute KarRC RAS

³ К. Timiryazev State Biological Museum

Corresponding author: Nikolay B. Nikitsky, nnikitsky@mail.ru.

Abstract. *Trypocopris vernalis* (Linnaeus, 1958) was considered a very rare and sporadically occurring species on the territory of Russia. It was included in many regional Red Data Books and proposed to be included in the Red Data Book of Russia. It was for the first time discovered in 2018, and then in 2019 in the vicinity of the village Nemki (Lotoshinsky district, Moscow region). During the one and half of field season, 143 specimens of this species (72 males and 71 females) were collected, mainly with soil traps set near moose and cow dung. The average size of males and females is almost identical although among females there were no individuals less than 14 mm in length and more individuals larger than 18 mm. The body length noticeably decreased by autumn in males, while the opposite trend was observed in females. The difference in size between certain periods was statistically significant. We have identified in our material and present 24 color aberrations of this species, among which dominate individuals of bright metallic-green color and individuals with greenish pronotum and with greenish-purple or purple-greenish elytra. The beetle activity reaches its apogee in May–June and then decreases so that few individuals can be detected in October.

Keywords: Coleoptera (*Trypocopris vernalis*), morphology and phenology, Moscow region

Financial Support. Financial support for the research was provided from the funds of the research project “NI Zoological Museum of Moscow State University” (project No. AAAA16-116021660077-3) and the federal budget for the implementation of the state task of the KarRC RAS (Forest Research Institute KarRC RAS).

For citation: Nikitsky N.B., Polevoj A.V., Vlasenko A.S. On the morphology and phenology of Spring Dung Beetle (*Trypocopris vernalis* (Linnaeus, 1758)) in the Moscow region // Byul. MOIP. Otd. biol. 2021. T. 126. Vyp. 4. S. 10–21.

Навозник весенний (*Trypocopris vernalis* (Linnaeus, 1758)) – широко распространенный в Европе вид, однако он редок в восточной части своего ареала, т.е. на территории Европейской России. В Европе он известен из Албании, Андорры, Австрии, Беларуси, Бельгии, Болгарии, Боснии и Герцеговины, Великобритании, Венгрии, Германии, Греции, Дании, Ирландии, Испании, Италии, Косово, Латвии, Литвы, Лихтенштейна, Люксембурга, Северной Македонии, Молдавии, Черногории, Нидерландов, Норвегии, Польши, Румынии, Сербии, Словакии, Словении, Швеции, Швейцарии, Украины, Финляндии, Франции, Хорватии, Чехии, Эстонии, азиатской части Турции (хотя последнее указание нуждается в подтверждении). В России широко распространен, но редок, на территории европейской части. Считается, что на Кавказе этот вид сменяется *Trypocopris caspius* (Motschulsky, 1845) (Catalogue..., 2016). На территории России включен в Красные книги Воронежской (2018), Калужской (2017), Московской (2018), Нижегородской (2014), Пензенской (2019), Самарской (2019), Смоленской (1997) и Ярославской (2015) областей, в Красные книги Республики Марий

Эл (2016), Республики Татарстан (2016) и Красную книгу Чувашской Республики (2010). Известен также из Калининградской, Кировской и Белгородской областей. В Московской обл. до 2018 г. считался очень редким видом и был известен по старым сборам из Коломны и пос. Томилино (1914, И. Малевич), а также из окрестностей Звенигорода; нам известен по конкретному экземпляру с этикеткой: Николина Гора, 12.VI.1935, С. Никулин; окр. д. Облянищево, Можайского р-на, V.1974, в сухом лосином помете на опушке леса, А. Поседко (Никитский, 2016). Позже (VI 2018) отмечен единично М. Никоноровой в пос. Хорлово Воскресенского р-на. Все указанные выше сборы были представлены единичными экземплярами жуков, общее число которых не превышало 10 особей. Обнаружение уникальной по численности популяции этого вида (собрано 143 экз. за полтора полевых сезона) произошло в окрестностях дер. Немки Лотошинского р-на, на опушке ельника, а отчасти на луговом участке, расположенном в непосредственной близости от опушки.

В Европе, западнее территории России, *Trypocopris vernalis* (Linnaeus, 1758) обычно

характеризуется как лесной вид. Встречается в смешанных и лиственных лесах, сосняках. В основном указывается как вид, предпочитающий сосняки (Marczak, Mroczyński, 2018), причем более обилен на вырубках и в молодых насаждениях, культурах сосны (Вук, 2011; Marczak, 2013), однако есть данные о том, что чаще встречается в зрелых лесах (Ручин, Егоров, 2017) с обилием копытных животных, помет которых необходим для жизненного цикла жука (Marczak, 2013). В Польше навозника считают сугубо лесным обитателем, численность которого местами очень высока и достигает, по материалам сборов, тысяч экземпляров. Развитие вида происходит за счет навоза (хотя и не только, см. ниже) преимущественно диких копытных, реже крупного рогатого скота и некоторых других животных, указан для заячьего помета, а в Беларуси, по личному сообщению С.В. Салука, отмечен на волчьих экскрементах и фрагментах падали животных. В Польше его специально ловили на трупы свиней (Jarmusz, Bajerlein, 2015). Жуки роют норки (а точнее, туннели) в почве, куда заносят навоз и загнивающие растительные материалы, чаще из лесной подстилки, и откладывают туда яйца, а личинки питаются и развиваются за счет этого субстрата. Лёт жуков в разных условиях и по данным разных авторов происходит с весны и до первой половины лета, например, в Мордовском заповеднике (Ручин, Егоров 2017) или в Польше лёт происходит в разные летние месяцы или даже в сентябре (Вук, 2011; Marczak, 2013; Marczak, Mroczyński, 2018), а в Словении апогей лёта отмечен для июля (Vrezec et al., 2005). Продолжительность цикла развития жука составляет около года и есть мнение, что личинки зимуют в основном в почве.

Материал и методика исследований

Работа по изучению впервые обнаруженной на территории Московской обл. (возможно, и в России) крупной популяции навозника весенне-го проводилась в окрестности дер. Немки Лотошинского р-на сразу после обнаружения жуков, а точнее с 7.VII по 13.X 2018 и с 20.IV по 12.X 2019. К сожалению, первый этап проведен с неполным полевым сезоном, поэтому его данные в часть анализируемых показателей не были включены. При проведении нами исследования для привлечения *Tropocopris vernalis* использовали коровий и лосиный помет, последний обладал большей привлекательностью для жуков. Кучки

навоза (обычно три) обставлялись почвенными ловушками (ловушки Барбера), в качестве которых использовали прозрачные стаканчики одноразового пользования с раствором 2–3%-го формалина (всего одноразово ставилось 15–17 шт.). Учет прилетевших на приманки жуков проводили примерно один раз в месяц (точнее эти данные по датам приведены в разделе «Фенология»). Две кучки из навоза помещали на открытом опушечном участке, а одну – под пологом ближайших к опушке деревьев. Жуки прилетали, как правило, только на открытые участки опушки, но под навозом ходов не делали. В оконные ловушки, часть из которых располагалась поблизости от навоза, жуки попадали очень редко. За полтора года наблюдений в них было собрано всего 2 экз. Однако они отмечены в почвенной ловушке у пня с соком свежесрубленной березы, на которой стояла и оконная ловушка, но без попавших в нее жуков.

Описание основного места сбора

Основное место сбора жуков – лесная опушка и сопредельные с ней лесные участки в окрестностях дер. Немки Лотошинского р-на (N 56.425277, E 35.672982), Лотошинско-Талдомский геоботанический округ (Петров, 1968). Почвы на песчаной основе. Очевидно, на более сухих песчаных грядах, занимающих основную площадь места сбора, представлены преобразованием комбинации из типов дерново-подзолы и нечетко диагностируемых дерново-подзолистых типов. Их естественные вариации встречаются под старовозрастными ельниками на границе места сбора. Представлены подтипы типичные и глееватые.

На открытом участке – опушке леса, где раскладывался помет и ставились ловушки, на краю близ тропы отмечены единично совсем молодой подрост ели и осина, а также малина обыкновенная (*Rubus idaeus*), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium*), пижма обыкновенная (*Tanacetum vulgare*), ландыш майский (*Convallaria majalis*), дудник лесной (*Angelica sylvestris*), марьянник дубравный (*Melampyrum nemorosum*), сивец луговой (*Succisa pratensis*), иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium*), орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*), будра плющевидная (*Glechoma hederacea*), кукушкин лён (*Polytrichum commune*), кладония оленья (*Cladonia rangiferina*), кладония крыночковидная (*Cladonia pyxidata*).

Лес, расположенный вокруг опушки, представляет собой ельник, в 1-й ярус которого входит в качестве доминанта береза повислая (*Betula pubescens*), более редкая сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) и осина (*Populus tremula*), в подросте единично отмечены липа мелколистная (*Tilia cordata*) и совсем редко дуб черешчатый (*Quercus robur*). В подлеске произрастали лещина обыкновенная (*Corylus avellana*), бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosus*) (оба очень редко), малина обыкновенная (*Rubus idaeus*), иногда рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*), черемуха обыкновенная (*Padus avium*). Травяно-кустарничковый ярус включал чернику обыкновенную (*Vaccinium myrtillus*), костянику каменистую (*Rubus saxatilis*), бруснику обыкновенную (*Vaccinium vitis-idaea*), кислицу обыкновенную (*Oxalis acetosella*), пахучку обыкновенную (*Clinopodium vulgare*), нивяник обыкновенный (*Leucanthemum vulgare*), купену душистую (*Polygonatum odoratum*), крапиву двудомную (*Urtica dioica*), ландыш майский (*Convallaria majalis*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), вороний глаз четырехлистный (*Paris quadrifolia*), марьяник дубравный (*Melampyrum nemorosum*), орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*), землянику обыкновенную (*Fragaria vesca*), осоку волосистую (*Carex pilosa*), щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*), будру плющевидную (*Glechoma hederacea*), копытень европейский (*Asarum europaeum*), мицелис стенной (*Mycelis muralis*), вербейник обыкновенный (*Lysimachia vulgaris*). Были отмечены мхи: сфагнум дубравный (*Sphagnum nemoreum*), сфагнум магелланский, или средний (*Sphagnum magellanicum*), гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens*), кукушкин лён (*Polytrichum commune*), плагиохила порелловидная (*Plagiochila porelloides*), плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi*), а также лишайники: пармелия бороздчатая (*Parmelia sulcata*), кладония оленья (*Cladonia rangiferina*), кладония крынчовидная (*Cladonia pyxidata*), алектория бледно-охряная (*Alectoria ochroleuca*), эверния сливовая (*Evernia prunastri*), ксантория многоплодная (*Xanthoria polycarpa*), гипогимния вздутая (*Hypogymnia physodes*).

Статистическая обработка

В настоящей работе при обработке материалов для подтверждения различий между выборками использовали дисперсионный ана-

лиз (критерии Фишера, Манна–Уитни). При анализе распределения по цветовым формам применяли критерий Колмогорова–Смирнова, а при анализе сезонной динамики – непараметрическую корреляцию Пирсона. Все расчеты выполняли в программе PAST версии 4.02 (Hammer et al., 2001).

Результаты

Морфология

Навозник весенний (*Trypocopris vernalis* (Linnaeus, 1758)) относится к семейству Geotrupidae и встречается чаще в сообществе с другим более обычным у нас представителем этого семейства – навозником лесным (*Anoplotrupes stercorosus* (Scriba, 1791)), который в условиях средней полосы России является обычнейшим видом. Он, как и навозник весенний, способен утилизировать разлагающиеся растительные остатки в лесах, где подобно навознику весеннему роет норки, а точнее, делает ходы в почве, в которых развивается его личинка. Навозник весенний существенно отличается от навозника лесного не полностью окантованным основанием переднеспинки и слабо бороздчатыми или почти гладкими надкрыльями, а также раздвоенным зубцом на вершине передних голеней самцов (у самок обоих видов этот зубец простой). Длина тела навозника весеннего по экземплярам, собранным в Московской обл., варьирует от 12 (как правило, не менее 14) до почти 20 мм. На основании материалов, собранных нами в окрестностях дер. Немки Лотошинского р-на, по длине тела самцы и самки достоверно не различаются (критерий Фишера $F = 1,276$; $P = 0,26$), однако среди самок нет особей размером менее 14 мм, немного больше крупных особей длиной 18 мм и более (рис. 1).

На основании анализа распределения самцов и самок по размерам на протяжении полевого сезона можно отметить, что размеры самцов к осени несколько уменьшаются, а размеры самок наоборот увеличиваются (рис. 2). У самцов различия в размерах достоверны между периодами май–июнь и июль–сентябрь (критерий Манна–Уитни $U = 142,5$; $P = 0,035$). У самок размеры в апреле–мае достоверно меньше размеров в июне–июле ($U = 7,5$; $P = 0,041$) и июле–сентябре ($U = 21,5$; $P = 0,041$).

По окрасочным признакам особи этого вида разделены нами на 24 цветовые aberrации (таблица), среди которых доминируют ярко-металлически-зеленые особи и экзempla-

Перечень цветовых aberrаций *Trypocoprís vernalis*

Номер	Варианты цветовых aberrаций
1	ярко-металлически-зеленый
2	зеленоватый
3	переднеспинка зеленая или зеленовато-синеватая, надкрылья фиолетовые
4	переднеспинка зеленоватая, надкрылья зеленовато-фиолетовые или фиолетово-зеленоватые
5	переднеспинка черноватая, надкрылья черно-зеленовато-фиолетовые или фиолетово-зеленоватые
6	переднеспинка и надкрылья зеленовато-фиолетовые или фиолетово-зеленоватые
7	переднеспинка и надкрылья черно-зеленоватые или зеленовато-черноватые
8	переднеспинка зеленоватая, надкрылья черновато-синие со слабым фиолетовым отблеском
9	переднеспинка и надкрылья фиолетово-черноватые
10	переднеспинка металлически-зеленая, надкрылья зеленовато-черные
11	переднеспинка бронзово-зеленоватая, надкрылья зеленовато-черные
12	переднеспинка черная или черноватая, надкрылья фиолетовые
13	переднеспинка черноватая, надкрылья зеленоватые
14	переднеспинка и надкрылья черноватые
15	переднеспинка черновато-зеленоватая, надкрылья черноватые
16	переднеспинка черноватая, надкрылья черновато-зеленоватые
17	переднеспинка зеленоватая, надкрылья черноватые
18	переднеспинка бронзово-зеленоватая, надкрылья более ярко-зеленые
19	переднеспинка бронзовая, надкрылья фиолетовые
20	переднеспинка черноватая, с зеленым и фиолетовым блеском на диске, надкрылья темно-фиолетовые
21	переднеспинка черновато-зеленоватая, надкрылья зеленоватые местами с фиолетовым отблеском
22	переднеспинка черно-бронзовая, надкрылья зеленовато-фиолетовые
23	переднеспинка черновато-зеленая, надкрылья черно-фиолетовые
24	переднеспинка зеленая, надкрылья черноватые со слабым зеленоватым и фиолетовым отблеском

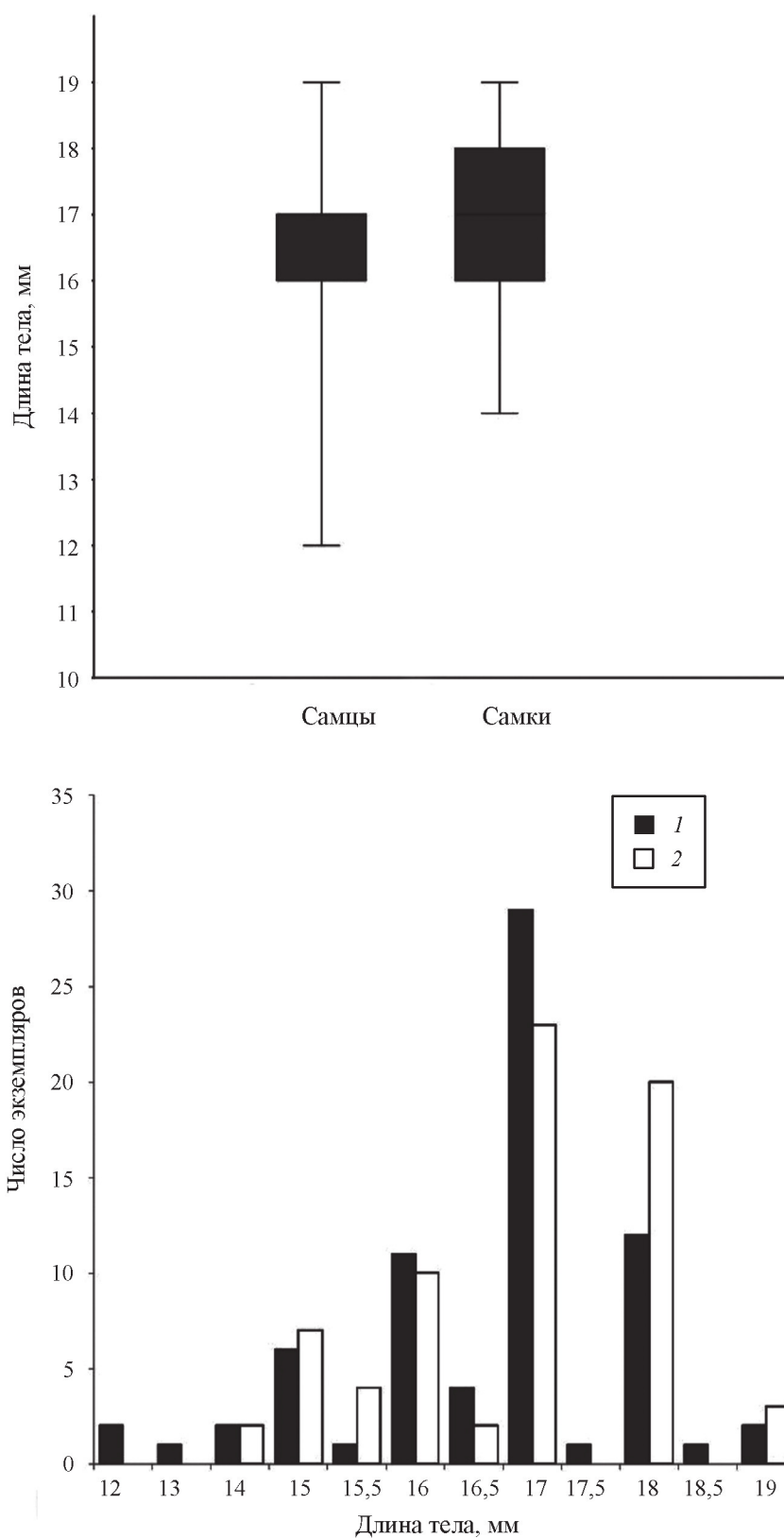


Рис. 1. Распределение самцов (1) и самок (2) по размерам

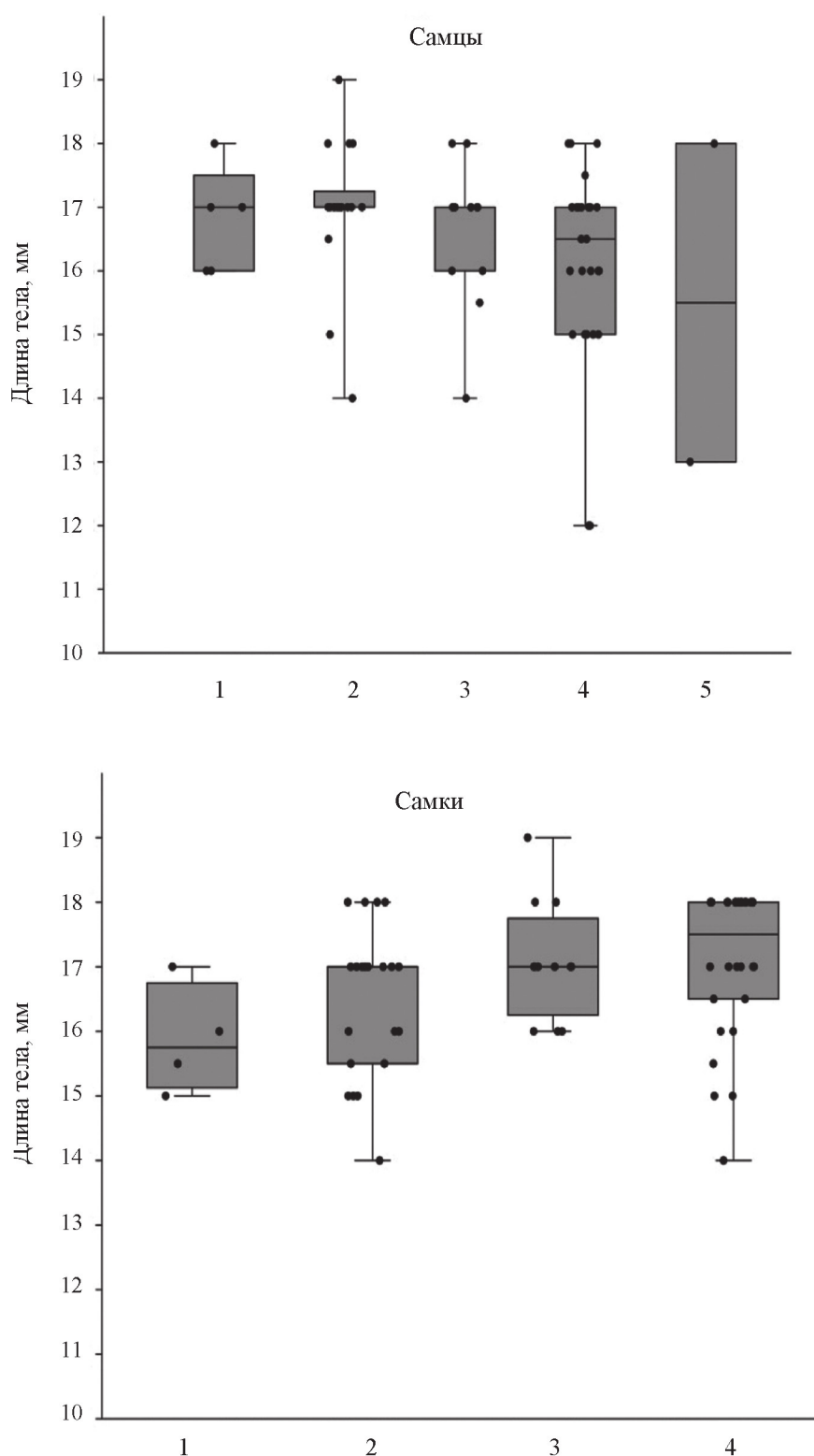


Рис. 2. Изменение размеров самцов и самок в течение сезона: 1 – апрель–май, 2 – май–июнь, 3 – июнь–июль, 4 – июль–сентябрь, 5 – сентябрь–октябрь (данные 2018 и 2019 гг., без учета пропущенного при сборах периода 22.VI–12.X 2019)

ры с зеленоватой переднеспинкой и зеленова-то-фиолетовыми или фиолетово-зеленоватыми надкрыльями. Причем, оба варианта окраски доминируют у обоих полов (рис. 3). Список этих цветовых aberrаций приведен в таблице

и некоторые из них представлены на фотогра-фиях (рис. 4). Следует, однако, отметить, что цветовые aberrации выделялись нами в основ-ном по окраске диска переднеспинки (кроме осветленных боков, которые у особей темной

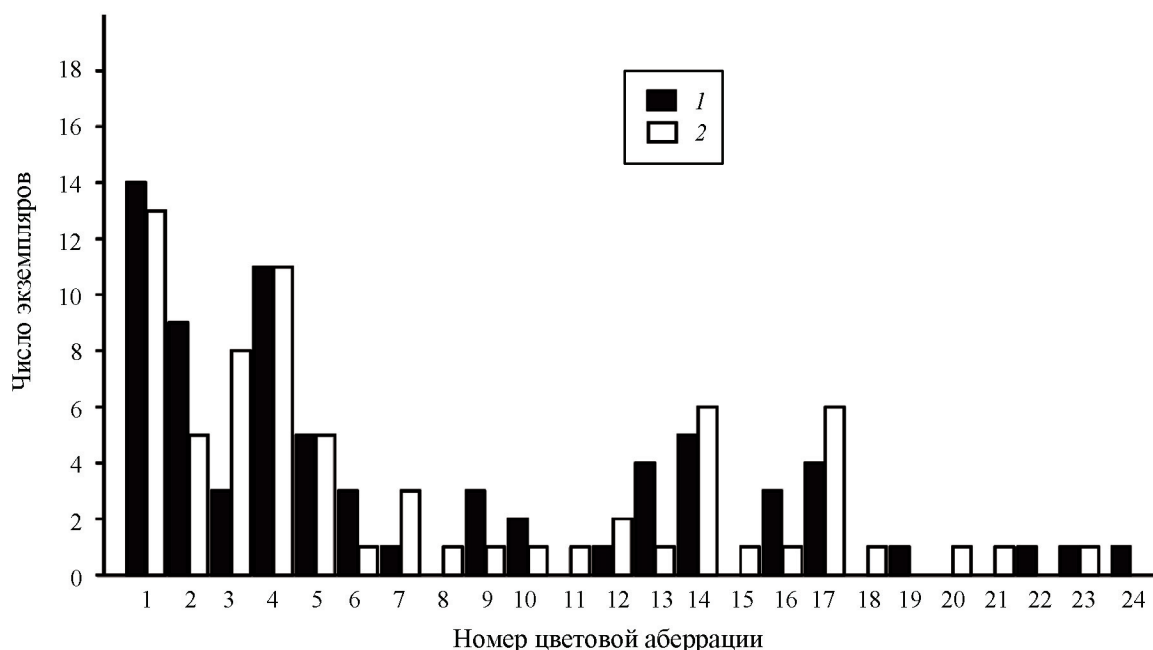


Рис. 3. Частотное распределение вариантов окраски у самцов (1) и самок (2)
Trypocopris vernalis

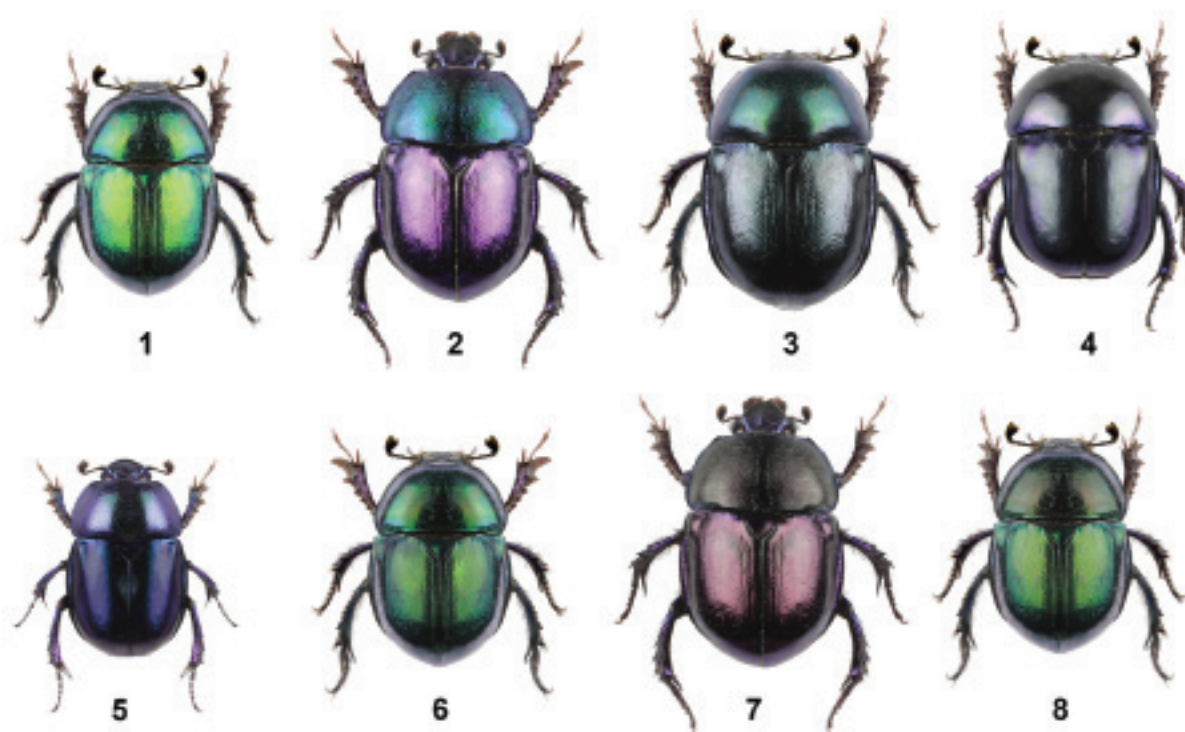


Рис. 4. Некоторые варианты цветowych аберраций *Trypocopris vernalis* (1 – ярко-металлически-зеленый; 2 – переднеспинка зеленая или зеленовато-синеватая, надкрылья фиолетовые; 3 – переднеспинка зеленоватая, надкрылья черноватые; 4 – переднеспинка и надкрылья черноватые; 5 – переднеспинка черноватая, с зеленым и фиолетовым блеском на диске, надкрылья темно-фиолетовые; 6 – зеленоватый; 7 – переднеспинка черная или черноватая, надкрылья фиолетовые; 8 – переднеспинка черноватая, надкрылья зеленоватые)

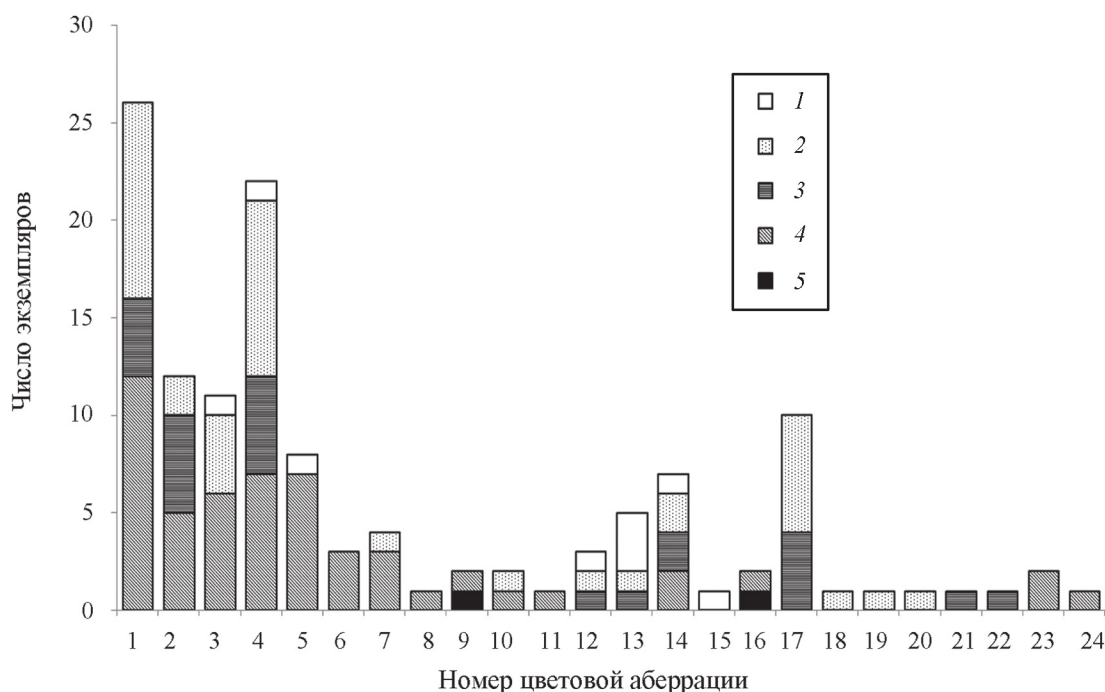


Рис. 5. Частотное распределение вариантов окраски *Trypocoris vernalis* по периодам сбора: 1 – апрель–май, 2 – май–июнь, 3 – июнь–июль, 4 – июль–сентябрь, 5 – сентябрь–октябрь (данные 2018 и 2019 гг. без учета периода 22.VI–12.X.2019)

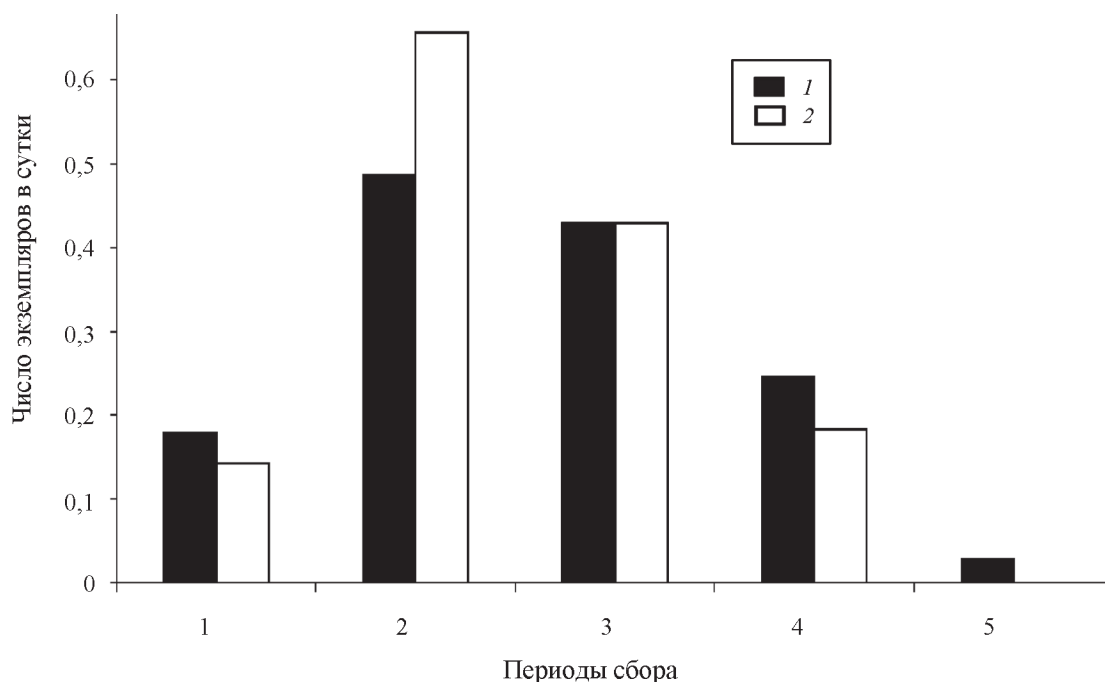


Рис. 6. Сезонная динамика самцов (1) и самок (2) *Trypocoris vernalis*: 1 – апрель–май, 2 – май–июнь, 3 – июнь–июль, 4 – июль–сентябрь, 5 – сентябрь–октябрь (по данным 2019 г., без учета периода 22.VI–12.X.2019)

окраски, как правило, зеленоватые или зеленовато-фиолетовые) и поверхности надкрылий (кроме осветленного краевого канта).

При анализе всех полученных данных по цветам (рис. 3) заметны половые различия по окраскам. Такие цветовые aberrации, как зеленоватая, переднеспинка черноватая и надкры-

лья зеленоватые, переднеспинка черноватая и надкрылья черновато-зеленоватые, переднеспинка и надкрылья зеленовато-фиолетовые или фиолетово-зеленоватые, преобладали у самцов. Варианты окраски с зеленой или зеленовато-синеватой переднеспинкой и фиолетовыми надкрыльями, а также с черно-зеленоватыми

или зеленовато-черноватыми переднеспинкой и надкрыльями чаще встречались у самок. Однако эти различия требуют подтверждения, так как они статистически недостоверны (критерий Колмогорова–Смирнова $D = 0,0659$; $P = 0,996$).

Частотное распределение цветов по периодам сбора (рис. 5) позволяет выделить следующие варианты окраски: раннелетний – переднеспинка зеленоватая, а надкрылья черноватые, более весенний – переднеспинка черноватая, а надкрылья зеленоватые и позднелетний – зеленоватый. Для осенней окраски характерны переднеспинка и надкрылья фиолетово-черноватые, а также переднеспинка черноватая и надкрылья черновато-зеленоватые, однако слишком мало особей собрано с

такой окраской и она недостоверна как отличительный признак.

Фенология

Наблюдения за динамикой лёта жуков, т.е. выем материала из ловушек, проводились нами в 2018 г. 7.VII–12.VIII; 12.VIII–15.IX; 15.IX–13.X; в 2019 г. 20.IV–18.V; 18.V–22.VI; 22.VI–20.VII; 20.VII–7.IX; 7.IX–12.X. Две пропущенные при учетах почвенные ловушки датировались 22.VI–12.X 2019. Установлено, что численность самцов и самок меняется примерно одинаково в течение сезона (коэффициент корреляции Пирсона: $R_s = 1$; $P = 0,016$), апогей лёта наблюдается в мае–июне, а затем происходит постепенный спад (рис. 6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Красная книга Воронежской области. Т. 2. Животные / Отв. ред. С.О. Негроров. Воронеж, 2018. 448 с.
- Красная книга Калужской области. Изд. 2-е. Т. 2. Животный мир / Отв. ред. В.А. Антюхина. Калуга, 2017. 405 с.
- Красная книга Московской области. Изд. 3-е / Отв. ред. Т.И. Варлыгина, В.А. Зубакин, Н.Б. Никитский, А.В. Свиридов. М., 2018. 808 с.
- Красная книга Нижегородской области. Изд. 2-е. Т. 1. Животные / Под ред. Г.А. Ануфриева, С.В. Бакка, Н.Ю. Киселевой. Новгород, 2014. 448 с.
- Красная книга Пензенской области. Изд. 2-е. Т. 2. Животные / Под ред. В.Ю. Ильина. Пенза, 2019. 264 с.
- Красная книга Республики Марий Эл. Т. Животные / Отв. ред. Г.А. Ануфриев и А.С. Аюпов. Йошкар-Ола, 2016. 256 с.
- Красная книга Республики Татарстан. Изд. 3-е / Под ред. А.А. Назирова. Казань, 2016. 759 с.
- Красная книга Самарской области. Изд. 2-е / Под ред. С.В. Симака, А.Е. Кузовенко, С.А. Сачкова, А.И. Файзулина. Самара, 2019. 354 с.
- Красная книга Смоленской области. 1997. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений / Отв. ред. Н. Д. Круглов. Смоленск, 294 с.
- Красная книга Чувашской Республики. Т. 1. Ч. 2. Животные / Гл. ред. И.В. Исаев. Чебоксары, 2010. 372+56 с.
- Красная книга Ярославской области / Отв. ред. М.А. Нянковский. Ярославль, 2015. 472 с.
- Никитский Н.Б. Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Московской области. Ч. 1. / Отв. ред. Н.Б. Никитский, Б.Р. Стриганова. Москва, Берлин, 2016. 712 с.
- Петров В.В. Новая схема ботанико-географического районирования Московской области // Вестник МГУ. Сер. Биология. 1968. № 5. С. 44–50.
- Ручин А.Б., Егоров Л.В. Обзор видов насекомых Мордовского заповедника включаемых в Красную книгу Российской Федерации // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2017. Т. 2 (Suppl. 1). С. 2–9.
- Byk A. Abundance and composition of Geotrupidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) in the developmental cycle of pine stands in Człuchów Forest (NW Poland) // Baltic J. Coleopterol. 2011. Vol. 11. N 2. P. 171–186.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera / I. Löbl, D. Löbl eds.). Vol. 3. Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea. Revised and Updated Edition. 2016. Leiden, Boston, 983 p.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Palaeontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologica Electronica. 2001. Vol. 4. N 1. P. 1–9.
- Jarmusz M., Bajerlein D. *Anoplotrupes stercorosus* (Scr.) and *Trypocopris vernalis* (L.) (Coleoptera: Geotrupidae) visiting exposed pig carrion in forests of Central Europe: seasonality, habitat preferences and influence of smell of decay on their abundances // Entomologia Generalis. 2015. Vol. 35. N 3. P. 213–228.
- Marczak D. Habitat selection by two species of dung beetle, *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba) and *Trypocopris vernalis* (L.) (Coleoptera: Geotrupidae), changes with stand age in a fresh pine forest // Leśne Prace Badawcze (Forest Research Papers). 2013. Vol. 74. N 3. P. 227–232.
- Marczak D., Mroczynski R. Sezonowość oraz wybiórczość siedliskowa żuków (Coleoptera: Geotrupidae) wabionych odchodami łosia *Alces alces* L. w Kampinoskim Parku Narodowym // Leśne Prace Badawcze (Forest Research Papers). 2018. Vol. 79. N 4. P. 303–308.
- Vrezec A., Kapla A., Pirnat A., Ambrožič Š. Primerjava številčnosti govnačeev (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae) v Sloveniji: uporaba popisne metode za hrošče z zemeljskimi pastmi na širšem območju // Acta Entomologica Slovenica. 2005. Vol. 13, št. 2 P. 145–164.

REFERENCES

- Krasnaya kniga Voronezhskoj oblasti. T. 2. Zhivotnye / Otv. red. S.O. Negrobov. Voronezh, 2018. 448 s.
- Krasnaya kniga Kaluzhskoj oblasti. Izd. 2-e. T. 2. Zhivotnyj mir / Otv. red. V.A. Antyukhina. Kaluga, 2017. 405 s.
- Krasnaya kniga Moskovskoj oblasti. Izd. 3-e / Otv. red. T.I. Varlygina, V.A. Zubakin, N.B. Nikitsky, A.V. Sviridov. M., 2018. 808 s.
- Krasnaya kniga Nizhegorodskoj oblasti. Izd. 2-e. T. 1. Zhivotnye / Pod. red. G.A. Anufrieva, S.V. Bakki, N.J. Kiselevoj. Novgorod, 2014. 448 s.
- Krasnaya kniga Penzenskoj oblasti. Izd. 2-e. T. 2. Zhivotnye / Pod. red. V.J. Iljina. Penza, 2019. 264 s.
- Krasnaya kniga Respubliki Marij El. T. Zhivotnye / Otv. red. G.A. Anufriev i A.S. Ajupov. Yoshkar-Ola, 2016. 256 s.
- Krasnaya kniga Respubliki Tatarstan. Izd. 3-e / Pod. red. A.A. Nazirova. Kazan, 2016. 759 s.
- Krasnaya kniga Samarskoj oblasti. Izd. 2-e / Pod. red. S.V. Simaka, A.E. Kuzovenko, S.A. Sachkova, A.I. Phajzulina. Samara, 2019. 354 s.
- Krasnaia kniga Smolenskoj oblasti. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy izcheznoveniya vidy zhivotnykh i rastenij / Otv. red. N.D. Kruglov. Smolensk, Izd-vo SGPI. 1997. 294 s.
- Krasnaya kniga Chuvashskoj Respubliki T. 1. Ch. 2. Zhivotnye / Gl. red. I.V. Isaev. Cheboksary. 2010. 372+56 s.
- Krasnaya kniga Yaroslavskoj oblasti / Otv. red. M.A. Njankovskij. Jaroslavl', 2015. 472 s.
- Nikitsky N.B. Zhestkokrylye nasekomye (Insecta, Coleoptera) Moskovskoj oblasti. Ch. 1. / Otv. red. N.B. Nikitsky, B.R. Striganova. Moskva, Berlin, 2016. 712 s.
- Petrov V.V. Novaya skhema botaniko-geograficheskogo rajonirovaniya Moskovskoj oblasti // Vestnik MGU. Ser. Biologiya. 1968. № 5. S. 44–50.
- Ruchin A.B., Egorov L.V. Obzor vidov nasekomykh Mordovskogo zapovednika, vključaemykh v Krasnuju knigu Rossijskoj Federatsii // Nature Conservation Research. Zapovednaja nauka. 2017. T. 2 (Suppl. 1). S. 2–9.
- Byk A. Abundance and composition of Geotrupidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) in the developmental cycle of pine stands in Człuchów Forest (NW Poland) // Baltic J. Coleopterol. 2011. Vol. 11. N 2. P. 171–186.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera / Eds. I. Löbl, D. Löbl. Vol. 3. Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea. Revised and Updated Edition. 2016. Leiden, Boston, 983 p.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Palaeontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologica Electronica. 2001. Vol. 4. N 1. P. 1–9.
- Jarmusz M., Bajerlein D. *Anoplotrupes stercorosus* (Scr.) and *Trypocopriss vernalis* (L.) (Coleoptera: Geotrupidae) visiting exposed pig carrion in forests of Central Europe: seasonality, habitat preferences and influence of smell of decay on their abundances // Entomologia Generalis. 2015. Vol. 35. N 3. P. 213–228.
- Marczak D. Habitat selection by two species of dung beetle, *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba) and *Trypocopriss vernalis* (L.) (Coleoptera: Geotrupidae), changes with stand age in a fresh pine forest // Leśne Prace Badawcze (Forest Research Papers). 2013. Vol. 74. N 3. P. 227–232.
- Marczak D., Mroczynski R. Sezonowość oraz wybiórczość siedliskowa żuków (Coleoptera: Geotrupidae) wabionych odchodami łosia *Alces alces* L. w Kampinoskim Parku Narodowym // Leśne Prace Badawcze (Forest Research Papers). 2018. Vol. 79. N 4. P. 303–308.
- Vrezec A., Kapla A., Pirnat A., Ambrožič Š. Primerjava številčnosti govnačeev (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae) v Sloveniji: uporaba popisne metode za hrošče z zemeljskimi pastmi na širšem območju // Acta Entomologica Slovenica. 2005. Vol. 13, št. 2 P. 145–164.

Информация об авторах

Никитский Николай Борисович – ст. науч. сотр. Зоологического музея МГУ имени М.В. Ломоносова, профессор, докт. биол. наук, nnikitsky@mail.ru;

Полевой Алексей Владимирович – вед. науч. сотр. Института леса ФИЦ КарНЦ РАН, канд. биол. наук, alexei.polevoi@krc.karelia.ru;

Власенко Андрей Сергеевич – глав. хранитель Биологического музея им. К.А. Тимирязева, andrewins@mail.ru.

Information about the author

Nikitsky Nikolaj B., Zoological Museum of Moscow Lomonosov State University, Dr. Sci. (Biol.), Prof., nnikitsky@mail.ru;

Polevoj Alexej V., Forest Research Institute KarRC RAS, Petrozavodsk, cand. biol. sci.,
lead. researcher, alexei.polevoi@krc.karelia.ru;

Vlasenko Andrej S., K. Timiryazev State Biological Museum, chief keeper, andrevins@
mail.ru.

Вклад авторов

Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors

the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflicts of interests

The authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 16.09.2021; одобрена после рецензирования
12.10.2021; принята к публикации 14.10.2021.

The article was submitted 16.09.2021; approved after reviewing 12.10.2021; accepted
for publication 14.10.2021.

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 58.009:582.751.76

**ЭКОЛОГИЯ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
ZYGOPHYLLUM PINNATUM CHAM. (ZYGOPHYLLACEAE)
В ПРЕДУРАЛЬЕ И ЗАПАДНОМ КАЗАХСТАНЕ****Альфия Науфалевна Мустафина¹, Лариса Михайловна Абрамова²,
Ярослав Михайлович Голованов³, Ольга Александровна Каримова⁴**^{1,2,3,4} Южно-Уральский ботанический сад-институт Уфимского федерального
исследовательского центра РАН, г. Уфа, Россия**Автор, ответственный за переписку:** Альфия Науфалевна Мустафина,
alfverta@mail.ru

Аннотация. Представлены результаты изучения экологии, фитоценотической приуроченности и онтогенетической структуры 16 ценопопуляций редкого вида *Zygophyllum pinnatum* Cham. в двух регионах Российской Федерации (Предуралье Республики Башкортостан и Оренбургская обл.) и северо-западном Казахстане (Подуральское плато, Актюбинская обл.). Вид встречается в разных вариантах петрофитных сообществ. Преобладающими типами растительности в северной части градиента являются гребенчатожитняковые, южнее – солянковиднопопынные, солянковиднопопынно-ежовниковые кальцефитные сообщества. Наибольшее разнообразие фитоценозов с участием *Z. pinnatum* отмечено в Оренбургской обл., что связано со значительной гетерогенностью субстратов. Общая плотность исследованных ценопопуляций варьирует от 2,2 до 14,8 экз./м², эффективная плотность составляет 2,0–5,3 экз./м². Усредненный онтогенетический спектр центрированный, с доминированием средневозрастных особей. Оценка возрастной и эффективности позволила установить, что ценопопуляции варьируют от молодых до стареющих (наибольшее разнообразие в ценопопуляциях Оренбургской обл.). Несмотря на то, что по большей части исследованные ценопопуляции не обеспечены мерами охраны, популяции *Zygophyllum pinnatum* находятся в удовлетворительном состоянии.

Ключевые слова: *Zygophyllum pinnatum* Cham., Республика Башкортостан, Оренбургская область, Республика Казахстан, редкий вид, онтогенетическая структура

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания ЮУБСИ УФИЦ РАН по теме АААА-А18-118011990151-7.

Для цитирования: Мустафина А.Н., Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Каримова О.А. Экология и структура ценопопуляций *Zygophyllum pinnatum* Cham. (Zygophyllaceae) в Предуралье и Западном Казахстане // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2021. Т. 126. Вып. 4. С. 21–35.

ORIGINAL ARTICLE

**ECOLOGY AND STRUCTURE OF CENOPOPULATIONS
OF *ZYGOPHYLLUM PINNATUM* CHAM. (ZYGOPHYLLACEAE)
IN THE CIS-URALS AND WESTERN KAZAKHSTAN**

**Alfiya N. Mustafina¹, Larisa M. Abramova², Yaroslav M. Golovanov³,
Olga A. Karimova⁴**

^{1,2,3,4} South-Ural Botanical Garden-Institute of Ufa Federal Scientific Centre of Russian Academy of Sciences, Laboratory of Wild-growing Flora and Introduction of Herb Plants, Republic of Bashkortostan, Ufa, Russia

Corresponding author: Alfiya N. Mustafina, alfverta@mail.ru

Abstract. The ecological and phytocoenotic results as well as ontogenetic structure of 16 cenopopulations of the rare species *Zygophyllum pinnatum* Cham. in two regions of the Russian Federation (Cis-Urals of the Bashkortostan Republic and the Orenburg region) and northwestern Kazakhstan (Sub-Ural plateau, Aktobe region) are presented. The species is found in various types of pterophytic communities. The predominant types of vegetation in the northern part of the gradient are steppes with a dominant *Agropyron pectinatum*, to the south – calcephytic communities with a dominant and co-dominance *Artemisia salsoloides* and *Anabasis cretacea*. The greatest diversity of habitats of *Z. pinnatum* was discovered in the Orenburg region. The greatest diversity of phytocenoses with the participation of *Z. pinnatum* was noted in the Orenburg region, which is associated with the significant heterogeneity of the substrates. The total density of the studied cenopopulations varies from 2.2 to 14.8 ind./m², the effective density is 2.0–5.3 ind./m². The average ontogenetic spectrum is centered, with the dominance of average-age individuals. Assessment of age and efficiency revealed that cenopopulations vary from young to old (the greatest diversity in cenopopulations of the Orenburg region). Despite the fact that most of the studied cenopopulations are not provided with protection measures, the *Zygophyllum pinnatum* populations are in stable conditions.

Keywords: *Zygophyllum pinnatum* Cham., Republic of Bashkortostan, Orenburg Region, Republic of Kazakhstan, rare species, ontogenetic structure

Financial Support. The work was carried out within the framework of the state assignment of the South-Ural Botanical Garden-Institute of the Ufa Federal Scientific Center RAS (AAAA-A18-118011990151-7).

For citation: Mustafina A.N., Abramova L.M., Golovanov Y.M., Karimova O.A. Ecology and Structure of Cenopopulations of *Zygophyllum pinnatum* Cham. (Zygophyllaceae) in the Cis-Urals and Western Kazakhstan // Byul. MOIP. Otd. biol. 2021. T. 126. Vyp. 4. S. 21–35.

Популяционно-онтогенетические методы играют важную роль в изучении биологии и экологии редких видов, так как позволяют получить информацию о онтоморфогенезе, жизненных стратегиях, возобновлении и устойчивости растений к антропогенным факторам, а также определить оптимальные условия для популяций и основные адаптационные механизмы, позволяющие преодолевать стрессовые воздействия. Онтогенетической структурой и демографическими показателями популяций во многом обусловлена жизнеспособность популяционной системы, ее самовосстановление, самоподдержание,

стабильность и лабильность (Harper, 1974, 1977; Заугольнова, Смирнова, 1978). Научно обоснованная разработка мер охраны конкретных видов редких растений возможна только при выявлении и обследовании большей части локальных популяций.

Мониторинг популяций редких видов растений представляет собой один из способов их детального исследования в области биологии и экологии растений (Жукова, 1995; Злобин, 2013; Dirzo, Sarukhan, 1984; Kunin, 1997; Westoby et al., 2002). На протяжении многих лет нами проводятся исследования структуры и состояния популяций редких видов флоры Южного Урала

(Абрамова и др., 2001, 2011, 2019; Каримова и др., 2015, 2016; Abramova et al., 2014; 2020).

В настоящей работе объект исследования – *Zygophyllum pinnatum* Cham. (парнолистник перистый), относится к семейству *Zygophyllaceae* (парнолистниковые). К роду *Zygophyllum* относятся до 100 видов, распространенных преимущественно в пустынях Африки, Восточном Средиземноморье, Аравии, Средней и Центральной Азии, Австралии (Борисова, 1949). *Zygophyllum pinnatum* – восточноевропейско-передне-среднеазиатский горно-степной вид, ксерофит. Ареал охватывает Южный Урал, Западную Сибирь, Среднюю Азию (Арало-Каспийскую обл., Прибалхашье, Каракумы, Тянь-Шань, Памиро-Алтай), Иран. Растет на гипсовых, меловых и глинистых склонах, реже на солонцах (Красная книга..., 2011). Редкое растение в Предуралье (Кучеров и др., 1987), включен в Красные книги Республики Башкортостан (2011), Оренбургской (Красная книга..., 2019) и Челябинской (Красная книга..., 2017) областей, Республики Алтай (Красная книга..., 2017), Алтайского края (Красная книга..., 2016). На данных территориях вид находится на северной границе своего основного ареала.

В силу географической изоляции и особенностей экологии местообитаний краевые популяции растений обладают своеобразной пространственно-онтогенетической структурой, (Работнов, 1950). Ограниченные и неоптимальные условия для произрастания, гибридогенные процессы и другие факторы, как правило, вносят существенные изменения во внутреннюю организацию популяций и жизненное состояние особей редких видов. Эти популяции нередко находятся в условиях двойного стресса – наряду с нетипичными для видов экологическими условиями на границе ареала может возрастать и антропогенная нагрузка. Поэтому многие виды растений на краю ареала попадают в региональные Красные книги. Исследования краевых популяций имеют важное значение для понимания адаптационных возможностей и лимитирующих факторов для видов.

Цель работы состояла в изучении и сравнении особенностей онтогенетической структуры ценопопуляций *Zygophyllum pinnatum* в двух регионах Российской Федерации (Республика Башкортостан и Оренбургская обл.) и северо-западного Казахстана (Актюбинская обл.). В задачи исследования входило распределение ценопопуляций (ЦП) по типам онтогенетических спектров, выявление их де-

мографических показателей, а также оценка плотности популяций.

Материал и методы

Zygophyllum pinnatum – многолетний полукустарничек, 10–20 см высотой, корень многоглавый, деревянистый. Стебли многочисленные, образующие дернину, простерто-ветвистые, частично прямостоячие. Стебли, черешки листьев и цветоножки более или менее шероховатые от жестковатых, очень коротких сосочков. Листья парноперистые, на черешках, с 8–12 небольшими овальными, наверху тупыми листочками, до 12 мм длиной, 2–6 мм шириной, толстоватые. Цветки в пазухах листьев, по 2–3 на цветоножках до 7 мм длиной, при цветении прямых, при плодах, поникающих. Чашелистики эллиптические, до 6 мм длиной, 4–5 мм шириной. Лепестки в 1,5 раза длиннее чашечки, обратно-йцевидные, на верхушке тупые, иногда выемчатые, оранжевые. Плод – крупная коробочка, округло-овальная, повислая, с широкими, до 12 мм шириной, перепончатыми крыльями. Цветет в апреле–мае. Плодоносит в мае–августе. Размножается семенами (Борисова, 1949, Красная книга..., 2011).

Исследование популяций вида осуществлялось в 2015–2019 гг. в Предуралье Республики Башкортостан (РБ, три района), Предуралье Оренбургской области (ОО, пять районов) и на Подуральском плато в Актюбинской области (АО, два района) Республики Казахстан (РК). Всего изучено 16 ценопопуляций (ЦП) *Z. pinnatum*. Название ЦП давалось по ближайшему к ней населенному пункту или географическому объекту. Краткая характеристика природно-климатических условий регионов исследований приведена в табл. 1. Изученные ценопопуляции *Z. pinnatum* расположены преимущественно в пределах степной зоны Восточной Европы и Западного Казахстана с засушливым климатом, черноземными и каштановыми почвами. Значительно реже вид отмечается в лесостепной зоне с достаточным уровнем увлажнения.

Для оценки фитоценотической приуроченности ЦП в каждой ценопопуляции с использованием традиционных геоботанических методов выполнялось описание сообщества на площадках 10–100 м² в пределах границ фитоценоза. Для каждого описания указывались общее проективное покрытие, средняя высота травостоя, а также основные эдафические условия в конкретном местообитании.

Т а б л и ц а 1

Характеристика природно-климатических условий регионов исследований

Регион	Зона	Номер ЦП	Климат			Тип почвы
			среднегодовое количество осадков, мм	гидротермический коэффициент увлажнения	сумма активных температур, °С	
РБ	Лесостепная (центр)	1–2	500–550	1,0	2200	выщелоченные карбонатные черноземы
РБ, ОО	Степная (центр)	3–6	400–450	0,8	2600	выщелоченные, типичные черноземы
ОО, РК	Степная (юг)	7–15	300–350	0,6	2800	черноземы южные и темно-каштановые
РК	Степная (юг)	16	200–250	0,5	3100	светло-каштановые

Для изучения демографической структуры и плотности ЦП в каждой из них на трансекте закладывались 25 пробных площадок размером 1 м². Порядок заложения (линейный или шахматный) и шаг трансекты (5 или 10 м) зависели от площади, занимаемой конкретной ценопопуляцией. В случае малочисленности популяций учет особей производился в реальном контуре фитоценоза. Определялись ведущие популяционные характеристики, такие как общая и эффективная плотность особей, а также онтогенетический состав.

При определении онтогенетической структуры ЦП согласно стандартным критериям (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976), учитывались следующие онтогенетические состояния: проростки (р), ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g₁), средние генеративные (g₂), старые генеративные (g₃), субсенильные (ss), сенильные (s). На основании полученных данных построены онтогенетические спектры ЦП.

Для характеристики онтогенетической структуры ЦП применяли такие демографические показатели, как индекс восстановления (Жукова, 1995) и индекс старения (Глотов, 1998). Для оценки состояния ЦП был применен критерий «дельта-омега» Л.А. Животовского (Животовский, 2001), основанный на совместном использовании индексов возрастности (Δ) (Уранов, 1975) и эффективности (ω) (Животовский, 2001), на основании которых определялась их принадлежность к одному из типов: молодые, зреющие, зрелые, переходные, стареющие, старые. Анализ данных

провели в MSExcel 2010 с использованием стандартных показателей (Зайцев, 1990).

Результаты и их обсуждение

Локализация изученных ЦП *Z. pinnatum* представлена на рис. 1, их краткая характеристика приведена в табл. 2. Вид встречается в различных вариантах петрофитных и кальцефитных степей. Наиболее северные ценопопуляции, отмеченные в пределах лесостепной зоны Башкирского Предуралья, расположены исключительно на обнажениях гипсов. Преобладающим типом растительности являются гребенчатожитняковые петрофитные степи. Южнее на территории ОО и сопредельных районов РБ приуроченность к определенным горным породам не просматривается и *Z. pinnatum* встречается на выходах известковистых песчаников и загипсованных глин, а также мелов. В первом случае он произрастает в солянковиднополюнных петрофитных степях, во втором – в составе специфичных солянковиднополюнных и пупавковых кальцефитных степях, характерных только для меловых возвышенностей ОО и Западного Казахстана. В АО и на юге ОО *Z. pinnatum* отмечался нами в разреженных, маловидовых многолетнесолянковых сообществах (солянковиднополюно-ежовниковые, пупавково-ежовниковые) пустынного облика с высокой долей туранских видов во флористическом составе.

Наибольшее разнообразие сообществ с участием *Z. pinnatum* отмечено в ОО. Это объясняется значительной гетерогенностью субстратов

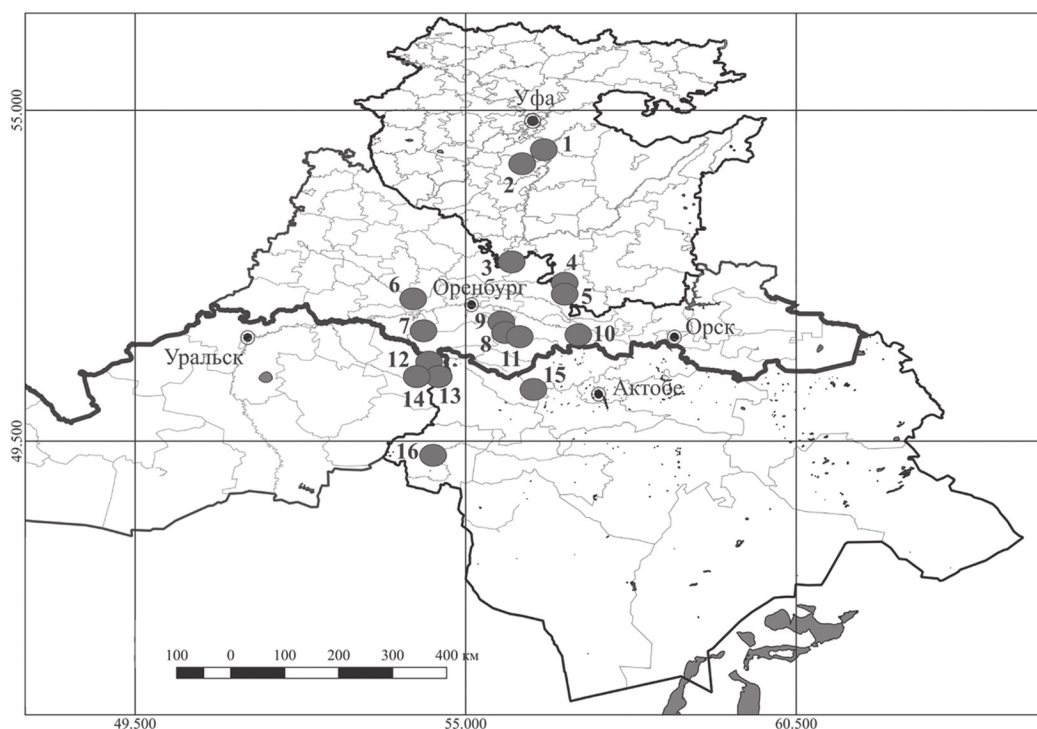


Рис. 1. Схема расположения ценопопуляций *Z. pinnatum* на изучаемой территории. Цифрами обозначены номера ценопопуляций (в соответствии с табл. 2)

(гипсы, загипсованные глины, известковые песчаники, мела) и соответственно петрофитных сообществ на территории области.

В пределах Южного Урала и Западного Казахстана наряду с *Z. pinnatum* отмечаются следующие виды рода: *Z. fabago* L. (на буристых песках, засоленных почвах, пустынных степях, как сорное на дорогах и пустырях), *Z. oxyanum* L. (на солончаковых почвах), *Z. turcomanicum* Fisch. ex Bunge (по меловым горам и известняковым склонам), *Z. lehmannianum* Bunge (на глинистых засоленных почвах, солонцах), *Z. ovigerum* Fisch. et C.A. Mey. ex Bunge (на засоленных почвах, меловых и известняковых выходах) (Флора Казахстана..., 1963). По экологии к исследуемому виду близки *Z. turcomanicum* и *Z. ovigerum*, приуроченные к каменистым местообитаниям. Их ареал охватывает юго-западную часть РК (плато Устюрт, п-ов Мангышлак). *Z. pinnatum* обладает протяженным ареалом и наиболее широкой экологической амплитудой среди перечисленных видов, встречаясь как на солонцеватых и глинистых почвах, так и в петрофитных местообитаниях на различных субстратах (от выходов мелов до обнажений гипсов и известняков).

Онтогенетические состояния изучены в природных ЦП. Поскольку онтогенез *Z. pinnatum* ра-

нее не был описан другими авторами, приводим краткую характеристику и критерии выделения онтогенетических состояний вида в соответствии с методическими рекомендациями (Уранов, 1975; Жукова, 1995; Онтогенетический..., 1997).

В онтогенезе *Z. pinnatum* выявлены 3 онтогенетических периода (прегенеративный, генеративный, постгенеративный) и 9 онтогенетических состояний. В целом, онтогенез *Z. pinnatum* представляет собой довольно длительный процесс (15–20 лет).

Проростки. Однопобеговые растения, с двумя яйцевидными семядолями и двумя ассимилирующими листьями. Хорошо развитый гипокотиль формирует ось побега. Корневая система представлена хорошо выраженным главным корнем, длиной 1,3–2,5 см с боковыми корнями первого порядка.

Ювенильные растения высотой 1,0–1,2 см. Отмирание семядолей происходит у особей с 2–3 настоящими листьями. Продолжается нарастание ортотропного удлиненного побега. Растение имеет 4–6 шт. парноперистых листьев, длиной 0,8–1,0 см, шириной 0,4–0,6 см. С появлением листьев наблюдается интенсивный рост и утолщение главного корня, проникающего на глубину до 10 см.

Иматурные растения высотой 2,0–2,5 см. Начинается видимое ветвление побегов, что

Т а б л и ц а 2

Фитоценогическая характеристика местообитаний *Z. pinnatum*

Номер ЦП	Регион	Название местообитания	Долгота	Широта	Общее проективное покрытие, %	Средняя высота травостоя, см	Преобладающий тип фитоценозов	Эдафические условия местообитания	Характерные виды	Обеспеченность охраной
1	РБ	Карламанская пещера	54.28891	56.16916	50	30	гребенчато-жигтянковый	обнажения гипсов	<i>Agropyron pectinatum</i> , <i>Artemisia marschalliana</i> , <i>Festuca pseudovina</i> , <i>Gypsophila paniculata</i>	да
2	РБ	Исмагилово	54.17669	55.96293	50	35–45	гребенчато-жигтянковый	обнажения гипсов	<i>Agropyron pectinatum</i> , <i>Alyssum lenense</i> , <i>Artemisia marschalliana</i> , <i>Astragalus helmii</i>	нет
3	РБ	Разномойка	52.48725	55.85400	35	35	скально-качимовый	обнажения гипсов	<i>Euphorbia seguieriana</i> , <i>Gypsophila rupestris</i> , <i>Koeleria sclerophylla</i>	нет
4	РБ	Юлдыбаево	51.85920	56.63587	55	25	солянковидно-полюнный	обнажения известковистых песчаников	<i>Artemisia salsoloides</i> , <i>Elytrigia pruinifera</i> , <i>Hedysarum razoumowianum</i> , <i>Thymus guberlinensis</i>	нет
5	ОО	Верблюдка	52.00527	56.64194	40–55	25–40	солянковидно-полюнный	обнажения известковистых песчаников	<i>Artemisia salsoloides</i> , <i>Astragalus tenuifolius</i> , <i>Elytrigia pruinifera</i> , <i>Hedysarum argyrophyllum</i> , <i>H. razoumowianum</i>	нет

Продолжение табл. 2

Номер ЦП	Регион	Название местообитания	Долгота	Широта	Общее проективное покрытие, %	Средняя высота травостоя, см	Преобладающий тип фитоценозов	Эдафические условия местообитания	Характерные виды	Обеспеченность охраной
6	ОО	Чесноковские меловые горы	51.69217	54.02450	60–65	25–35	солянковидно-полюно-скальнокачимовый	обнажения мела	<i>Anthemis trotzkiana</i> , <i>Artemisia salsoloides</i> , <i>Gypsophila rupestris</i> , <i>Matthiola fragrans</i> , <i>Onosma simplicissima</i>	да
7	ОО	Большая песчанка	51.27422	54.17627	30–40	25–45	солянковидно-полюнный	обнажения заглипсованных глин	<i>Artemisia salsoloides</i> , <i>Astragalus tenuifolius</i> , <i>Hedysarum grandiflorum</i> , <i>Onosma simplicissima</i>	нет
8	ОО	Итчашкан 1	51.22816	55.56187	60–75	20	солянковидно-полюнный	обнажения мелов	<i>Artemisia salsoloides</i> , <i>Psephellus marschallianus</i> , <i>Thymus guberlinensis</i>	нет
9	ОО	Итчашкан 2	51.19561	55.56714	50–60	10–15	пупаковский	обнажения мелов	<i>Alyssum tortuosum</i> , <i>Anthemis trotzkiana</i> , <i>Artemisia salsoloides</i> , <i>Matthiola fragrans</i>	нет
10	ОО	Луговской	51.18416	56.92783	60–75	20–25	солянковидно-полюнный	обнажения гипсов	<i>Artemisia salsoloides</i> , <i>Atraphaxis frutescens</i> , <i>Elyttria pruinifera</i> , <i>Hedysarum gazoumowianum</i> ,	да

Окончание табл. 2

Номер ЦП	Регион	Название местообитания	Долгота	Широта	Общее проективное покрытие, %	Средняя высота травостоя, см	Преобладающий тип фитоценозов	Эдафические условия местообитания	Характерные виды	Обеспеченность охраной
11	ОО	Покровские меловые горы	51.09733	55.71650	40–70	20–30	пушаковский	обнажения мелов	<i>Anthemis trozkiana, Jurinea kirghisorum, Lepidium meyeri, Matthiola fragrans</i>	да
12	ОО	Верхнечебинские меловые горы	50.68136	54.47448	25	10–20	солянковиднополюно-ежовниковый	обнажения мелов	<i>Anabasis cretacea, Crambe aspera, Hedysarum tscherkassovae, Matthiola fragrans</i>	да
13	ОО	Троицкие меловые горы 1	50.65000	54.53000	20–30	10–20	солянковиднополюно-ежовниковый	обнажения мелов	<i>Anabasis cretacea, Anthemis trozkiana, Crambe aspera, Jurinea kirghisorum, Lepidium meyeri</i>	да
14	ОО	Троицкие меловые горы 2	50.64254	54.46276	15–20	10–15	многолетне-солянковый	обнажения мелов	<i>Anabasis cretacea, Jurinea kirghisorum, Lepidium meyeri, Nanophyton erinaceum</i>	да
15	РК	Жанталап	50.40968	56.04748	30–40	10–15	солянковидно-полюно-ежовниковый	обнажения мелов	<i>Anabasis cretacea, Anthemis trozkiana, Artemisia salsoloides, Matthiola fragrans</i>	нет
16	РК	Терекитау	49.43052	54.58327	10–30	5–15	пушаково-ежовниковый	обнажения мелов	<i>Anabasis cretacea, Anthemis trozkiana, Matthiola fragrans</i>	нет

является признаком перехода к морфотипу взрослого растения. Формируется 8–10 шт. парноперистых листьев, длиной 1,2–1,5 см, шириной 0,6–0,7 см с 6–8 листочками, длиной 0,3 см, шириной 0,15 см. Рядом с поверхностью почвы происходит утолщение верхних участков главного корня до 0,4 см, длиной 10–15 см. Формируется каудекс. Появляются корни третьего порядка.

Виргинильные растения обладают характерным для взрослой особи сформированным габитусом высотой 5–8 см. Листья парноперистые, на черешках, с 6–8 небольшими овальными, наверху тупыми листочками. Длина листа 2,5–3,0 см, ширина 0,9–1,0 см, листочки длиной 0,3–0,4 см, шириной 0,15–0,20 см. Корневая система до 15–18 см длиной. Главный корень имеет диаметр 0,4–0,5 см, с многочисленными боковыми корнями.

Молодые генеративные растения. Побеги высотой 8–12 см, в количестве 10–15 шт. Листьев 8–10 шт., их длина 3,0–3,5 см, ширина 1,0–1,2 см. Корневая система удлиняется до 20 см. Благодаря интенсивному росту, значительному утолщению боковых и придаточных корней главный корень постепенно утрачивает свое значение. Продолжается нарастание каудекса, диаметр достигает 1,5 см.

Средневозрастные генеративные растения достигают своего максимального развития, высотой до 20 см. Имеют в среднем от 15 до 40 побегов. Парноперистых листьев 12–16 шт. (длина 4,0–5,0 см, ширина 1,5–2,0 см), листочков 8–12 шт. (длина 0,9–1,3 см, ширина 0,2–0,4 см). Цветки на цветоножках, по 2–3 шт. в пазухах листьев, до 7 мм длиной. Корневая система представлена многоглавым деревянистым корнем. Каудекс достигает максимального утолщения (до 3 см).

Старые генеративные растения высотой 15–17 см. Для этой стадии характерно снижение репродуктивной активности – число побегов сокращается до 10–25 шт. Число листьев и их размеры также уменьшаются. Замедляется корне- и побегообразование. Начинаются процессы гниения и разрушения каудекса.

Субсенильные растения высотой до 7–10 см. После утраты физиологической зрелости побеги только вегетативные. Как правило, формируется 10–15 шт. побегов с 4–6 листьями, длиной 2–3 см и шириной 0,6–0,7 см. Корень разрушается, сохраняется лишь основание, входящее в состав старого, разрушающегося каудекса.

Сенильные растения высотой 2,0–2,5 см. Сохраняется 3–5 шт. слабых побегов на отми-

рающем каудексе. Листья имматурного типа. Каудекс разрушен, сохраняются полусгнившие части. Боковые корни на этом этапе развития отмирают.

Общая и эффективная плотность, онтогенетические состояния и демографические показатели представлены в табл. 3. Общая плотность в обследованных ЦП *Z. pinnatum* варьирует от 2,2 до 14,8 экз./м², эффективная плотность составляет 2,0–5,3 экз./м². В РБ наибольшие значения плотности выявлены в ЦП 4 (4,5 экз./м²), где преобладает прегенеративная фракция. В ОО максимальные значения общей плотности имеют ЦП 14 и 9 (14,8 и 13,0 экз./м² соответственно), где преобладает доля прегенеративных особей. В этих популяциях также наиболее выражено различие по показателям плотности. В РК общая плотность выше в ЦП 16 (3,1 экз./м²), здесь наблюдается небольшое преобладание генеративных особей.

Усредненные онтогенетические спектры *Z. pinnatum* в трех исследуемых регионах центрированные (рис. 2) с максимумом на средневозрастных генеративных особях. Генеративная фракция составляет в среднем 63,5%, прегенеративная – 29,2%, постгенеративная – 7,3%. Такой тип спектра характерен, когда возобновительный процесс слабо выражен, а период пребывания особей в субсенильном или сенильном состоянии короткий. Только в Оренбургской обл. в спектре присутствуют проростки и значительно выше участие ювенильных растений, сенильные особи полностью отсутствуют в спектре казахских ценопопуляций, т.е. в наиболее засушливых условиях местообитания.

Онтогенетическая структура конкретных ЦП *Z. pinnatum* имеет два типа спектров: левосторонний и центрированный. Полный перечень онтогенетических состояний представлен в ЦП 9, в остальных случаях наблюдаются различные отклонения от полночленного онтогенетического спектра. Наиболее типичным является отсутствие в спектре проростков и ювенильных особей, которые первыми подвергаются воздействию неблагоприятных условий и антропогенной нагрузки, а также сенильных особей, поскольку в основном на субсенильных особях заканчивается жизненный цикл этих растений. В большинстве популяций пик приходится на среднегенеративные особи, эту онтогенетическую группу составляют растения с разным календарным возрастом, которые в большей степени устойчивы к воздействию неблагоприятных условий.

Т а б л и ц а 3
Распределение особей по онтогенетическим состояниям и демографические показатели ЦП *Z. pinnatum*

Номер ЦП	Эффективная плотность, экз./м ²	Плотность, экз./м ²	Онтогенетическое состояние, %									Демографические показатели				
			p	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s	Δ	ω	тип ЦП	I _B	I _{CT}
14	4,7	14,8	0,0	60,3	4,8	7,1	7,1	11,5	8,7	0,4	0,0	0,17	0,32	молодая	2,64	0,09
9	5,3	13,0	1,5	21,3	25,9	19,2	11,0	11,0	8,7	0,8	0,5	0,19	0,41	молодая	2,16	0,10
4	2,3	4,5	0,0	5,3	23,0	25,7	6,2	23,0	3,5	10,6	2,6	0,32	0,50	молодая	1,65	0,14
7	1,9	3,1	0,0	2,6	14,1	34,6	7,7	32,1	7,7	1,3	0,0	0,30	0,62	зреющая	1,08	0,09
11	4,8	7,5	0,0	2,1	10,6	34,6	4,8	34,0	11,2	2,7	0,0	0,33	0,64	зреющая	0,98	0,14
16	2,0	3,1	0,0	3,9	14,3	19,5	5,2	39,0	9,1	9,1	0,0	0,39	0,65	переходная	0,71	0,18
5	1,7	2,2	0,0	0,0	7,4	24,1	7,4	48,1	13,0	0,0	0,0	0,39	0,76	зрелая	0,46	0,13
15	2,3	2,7	0,0	0,0	1,5	7,5	22,4	55,2	13,4	0,0	0,0	0,44	0,87	зрелая	0,10	0,13
8	1,3	2,5	0,0	3,1	23,4	1,6	1,6	35,9	28,1	6,3	0,0	0,46	0,67	зрелая	0,43	0,34
6	2,7	3,5	0,0	2,3	0,0	14,8	17,0	42,0	17,0	6,8	0,0	0,46	0,78	зрелая	0,22	0,24
3	2,1	2,9	0,0	2,8	2,8	18,1	9,7	38,9	12,5	15,3	0,0	0,47	0,71	зрелая	0,39	0,28
13	2,1	2,3	0,0	0,0	2,9	0,0	13,2	70,6	10,3	2,9	0,0	0,49	0,91	зрелая	0,03	0,13
1	3,0	3,6	0,0	0,0	1,1	6,7	11,1	53,3	17,8	10,0	0,0	0,52	0,83	зрелая	0,09	0,28
2	3,0	3,5	0,0	0,0	0,0	5,7	10,3	64,4	5,7	13,8	0,0	0,52	0,85	зрелая	0,07	0,20
10	2,0	2,5	0,0	0,0	0	9,5	4,8	38,1	33,3	14,3	0,0	0,58	0,78	стареющая	0,13	0,48
12	2,1	2,3	0,0	0,0	0,0	0,0	1,7	62,1	31,0	5,2	0,0	0,59	0,90	стареющая	0,00	0,36

Левосторонний спектр формируется в ЦП 4, 7, 9, 11 и 14, где максимум приходится на прегенеративную фракцию, что позволяет сделать вывод о хорошей способности этих популяций к самовозобновлению и наличии благоприятных условий для прорастания семян. Большинство из вышеназванных ценопопуляций расположены в нижних частях склонов или у их подножия, где происходит накопление семян при смыве со склонов. В ЦП 4, 7 и 11 левосторонний онтогенетический спектр имеет два пика. Первый пик приходится на виргинильные особи: ЦП 4 (25,7%), ЦП 7 (34,6%), ЦП 11 (34,6%). Второй пик приходится на среднегенеративные особи: ЦП 4 (23,0%), ЦП 7 (32,1%), ЦП 11 (34,0%). Данные ЦП располагаются преимущественно на обнажениях меловых пород, на пологих, невысоких склонах, что способствует хорошему возобновлению и достаточно быстрому переходу молодых особей в генеративное состояние.

В остальных обследованных ЦП *Z. pinnatum* отмечается центрированный онтогенетический спектр, с преобладанием среднегенеративных особей. Растения прегенеративной фракции представлены небольшим числом особей (или они полностью отсутствуют). Возможно, это связано с затрудненным прорастанием семян и дальнейшим развитием молодых растений, что обусловлено влиянием на них ценологического окружения, биоэкологией вида, а также высокой гибелью проростков и ювенильных особей в сухих склоновых местообитаниях, подверженных эрозии. Центрированные он-

тогенетические спектры характерны для ЦП с устойчивым положением в растительных сообществах.

Оценка возрастности Δ (дельта) и эффективности ω (омега) (табл. 3) показала, что молодыми являются ЦП 14, 9, 4, ($\Delta = 0,17-0,33$; $\omega = 0,32-0,50$), где больше всего представлены прегенеративные особи, плотность особей в них достигает 4,5–14,8 экз./м², эффективная плотность составляет 2,3–5,3 экз./м². В этих ценопопуляциях формируются благоприятные условия для прорастания семян и роста молодых растений. ЦП 7 и 11 относятся к зреющим ($\Delta = 0,30$; $\omega = 0,62$ и $\Delta = 0,33$; $\omega = 0,64$), в них идет накопление молодых и средневозрастных генеративных особей. ЦП 16 является переходной ($\Delta = 0$; $\omega = 0,65$). Здесь наблюдается накопление прегенеративных особей, значительна также доля генеративных и постгенеративных растений. Большинство ЦП зрелые ($\Delta = 0,39-0,52$; $\omega = 0,76-0,85$). В составе зрелых ЦП доля средневозрастных генеративных особей велика, а доля прегенеративных мала. Эти ЦП относительно устойчивы, плотность особей в них варьирует от 2,2 до 3,6 экз./м², эффективная плотность 1,3–3,0 экз./м². К стареющим относятся ЦП 10 и 12 ($\Delta = 0,58$; $\omega = 0,78$ и $\Delta = 0,59$; $\omega = 0,90$). В составе этих ЦП очень мало прегенеративных особей (или они полностью отсутствуют), плотность в них низкая (до 2,5 экз./м²), эффективная плотность до 2,1 экз./м².

Проведено также сравнение индексов восстановления (I_B) и старения (I_{CT}), отражающих

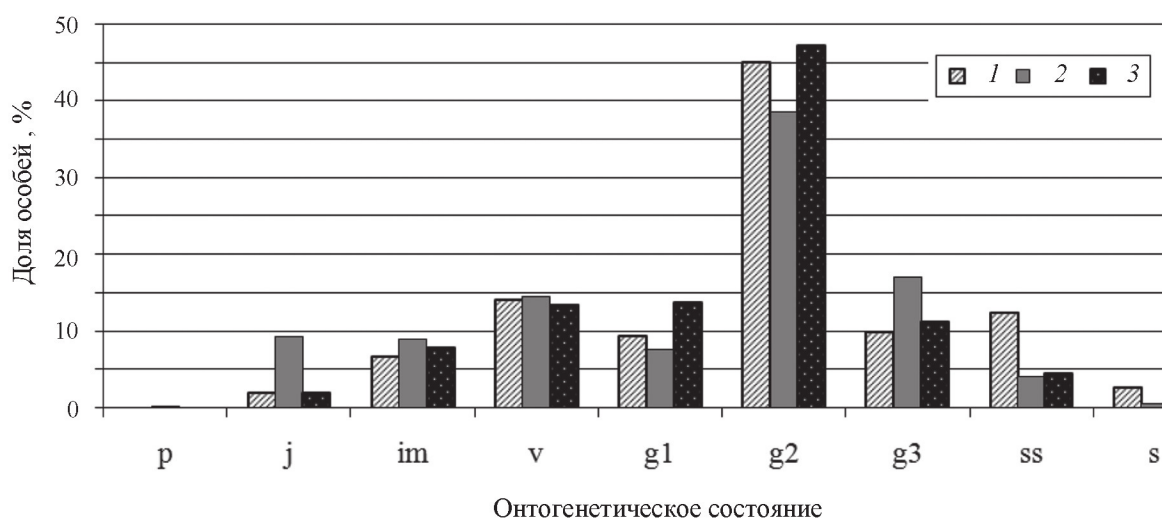


Рис. 2. Онтогенетические спектры ЦП *Z. pinnatum* в исследуемых регионах (1 – РБ, 2 – ОО, 3 – РК). По оси X: – онтогенетическое состояние: p – проростки, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – средневозрастное генеративное, g3 – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное; по оси Y – доля особей данного онтогенетического состояния, %

динамические процессы ценопопуляций. Индекс восстановления равен нулю в ЦП 12, где отсутствуют прегенеративные особи. В большинстве ЦП индекс восстановления составляет 0,03–0,98, в этих популяциях мало или полностью отсутствуют ювенильные и имматурные особи. В ЦП 4, 7, 9, 14 индексы восстановления выше единицы (1,08–2,64), это свидетельствует о хорошем пополнении молодыми особями и преобладании прегенеративной фракции. В ЦП 7 и 14 индекс старения близок к нулю (0,09), это связано с тем, что большая часть особей отмирает в старом генеративном или субсенильном состоянии. В остальных ЦП представлены особи старого генеративного или субсенильного состояния (индекс старения 0,10–0,48).

Заключение

Таким образом, проведенные исследования 16 ЦП *Z. pinnatum* на территориях РБ, ОО и РК показали, что данный вид встречается в разных вариантах петрофитных и кальцефитных степей. Преобладающими типами растительности в северной части градиента являются гребенчатожитняковые, южнее преобладают солянковиднопопынные, солянковиднопопынно-ежовниковые петрофитные и кальцефитные. Наибольшее разнообразие фитоценозов с участием *Z. pinnatum* отмечено в Оренбургской обл., где выявлены также значительные различия в плотности популяций и демографических показателях.

Большая часть исследованных ЦП отличаются невысокой плотностью и неполночленным онтогенетическим спектром, связанным со своеобразием местообитаний *Z. pinnatum* на обнажениях и осыпях меловых, гипсовых и прочих кальцефитных субстратов, быстро пересыхающих в засушливый летний период, что способствует элиминации проростков и ювенильных растений, а также скорому отмиранию сенильных растений. Усредненные онтогенетические спектры *Z. pinnatum* сходны – центрированные, с выраженным максимумом на средневозрастных генеративных растениях. Различия спектров разных популяций связаны с условиями произрастания. Например, в Оренбургской обл., где, вероятно, складываются наиболее благоприятные для вида условия, у *Z. pinnatum* в спектрах высока доля прегенеративных растений и возобновление хорошее. По классификации «дельта-омега» наблюдается разнообразие ЦП – от моло-

дых до стареющих. В Республике Башкортостан вид представлен преимущественно зрелыми ЦП и одной молодой. В Оренбургской обл. наблюдается наибольшее разнообразие – по две ЦП, относящихся к молодым, зреющим, зрелым и стареющим. В Республике Казахстан отмечены по одной ЦП переходной и зрелой.

Не обнаружено зависимости демографических показателей и плотности популяций *Z. pinnatum* от приуроченности популяций к определенным типам фитоценозов. Оптимальными для вида, скорее, являются крупные меловые массивы с большими площадями осыпей и разреженной растительностью, где возобновлению вида не мешают другие виды растений, и где нет антропогенного влияния (например, Покровские и Троицкие меловые горы, Итчашкан (ЦП 9, 11 и 14) в Оренбургской обл. На северном пределе градиента в Республике Башкортостан (ЦП 1–3) возобновление снижено из-за межвидовой конкуренции в гребенчатожитняковых сообществах, а сами популяции немногочисленные, обычно не более 100–200 ос. Южнее в северо-западном Казахстане (ЦП 15, 16) возобновление снижено из-за неоптимальных условий (крайней засушливости) местообитаний вида.

Несмотря на то, что общее состояние обследованных популяций оценивается как удовлетворительное, следует отметить, что большая часть исследованных ценопопуляций не обеспечены должными мерами охраны. В Республике Башкортостан, на самой северной границе ареала, вид охраняется только на территории одного памятника природы (Карламанская пещера, расположенная в Кармаскалинском р-не Республики Башкортостан). Значительно лучше *Z. pinnatum* обеспечен охраной в пределах Оренбургской обл., где расположены крупные меловые массивы, на которых произрастает большое число «краснокнижных» видов растений (Голованов, Абрамова, 2019). В пределах Республики Казахстан изученные ценопопуляции не охраняются. Малочисленные изолированные северные ценопопуляции *Z. pinnatum*, расположенные на территории Республики Башкортостан на крайнем пределе ареала, нуждаются в дальнейшем мониторинге и организации их охраны. Кроме того, в мониторинге нуждаются те ценопопуляции, где отмечено низкое возобновление. К ним относится ЦП 12, расположенная на Верхнечебендинских меловых горах, на крайнем юге Оренбургской обл.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова Л.М., Баширова Р.М., Муртазина Ф.К., Усманов И.Ю. Характеристика ценопопуляций *Glycyrrhiza korshinskyi* Grig. на юго-востоке Республики Башкортостан // Растительные ресурсы. 2001. Т. 37. № 2. С. 24–29.
- Абрамова Л.М., Мустафина А.Н., Андреева И.З. Современное состояние и структура природных популяций *Dictamnus gymnostylis* Stev. на Южном Урале. Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116. № 5. С. 32–38.
- Абрамова Л.М., Мустафина А.Н., Каримова О.А., Голованов Я.М., Шигапов З.Х. Структура и состояние популяций трех редких видов рода *Hedysarum* (Fabaceae) на Южном Урале. Ботанический журнал. 2019. Т. 104. № 5. С. 729–740.
- Борисова А.Г. Род. 840. Парнолистник – *Zygophyllum* / Флора СССР. 1949. Т. 14. С. 182–183.
- Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений. Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 1. Йошкар-Ола, 1998. С. 146–149.
- Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Меловые возвышенности Оренбургской области – уникальные местообитания редких видов растений и растительных сообществ. Аридные экосистемы. 2019. Т. 9, № 2. С. 18–26.
- Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций. Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК, «Ланар», 1995. 224 с.
- Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной биологии. 1990. М.: Наука. 296 с.
- Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика. Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39. № 6. С. 849–857.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.
- Каримова О.А., Мустафина А.Н., Абрамова Л.М. Современное состояние и виталитетная структура природных популяций редкого вида *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. на Южном Урале. Вестник Томск. гос. ун-та. Биология. 2015. № 3 (31). С. 27–39.
- Каримова О.А., Мустафина А.Н., Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Возрастной состав ценопопуляций *Patrinia sibirica* (Valerianaceae) на Южном Урале. Растительные ресурсы, 2016. Т. 52. № 1. С. 49–65.
- Красная книга Алтайского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов Т. 1 / науч. ред. А.И. Шмаков, М.М. Силантьева. Барнаул, 2016. 292 с.
- Красная книга Республики Алтай: Растения / под ред. А.Г. Манеева. Горно-Алтайск, 2017. 267 с.
- Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1. Растения и грибы. Уфа, 2011. 384 с.
- Красная книга Оренбургской области: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Воронеж, 2019. 488 с.
- Красная книга Челябинской области: Животные, растения, грибы / отв. ред. А.В. Лагунов. М., 2017. 504 с.
- Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галеева А.Х. Охрана редких видов растений на Южном Урале. М., 1987. 204 с.
- Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. / под ред. Л.А. Жуковой. Йошкар-Ола, 1997. 240 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Семиотрочева Н.Л. Сем. *Zygophyllaceae* Lindl. // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1963. Т. 6. С. 32–51.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Abramova L.M., Karimova O.A., Mustafina A.N. Characteristic of coenopopulations of a rare species *Hedysarum grandiflorum* Pall. in stony steppes of the Cis-Urals. Italian Science Review. 2014. N 2 (11). P. 241–244.
- Abramova L.M., Ilyina V.N., Mitroshenkova A.E., Mustafina A.N., Shigapov Z.H. Features of the demographic structure and the condition of populations of the rare relic *Hedysarum gmelinii* Ledeb. (Fabaceae) in peripheral and central parts of its distribution range // Proceedings of the Latvian Academy of Sciences, Section B: Natural, Exact, and Applied Sciences. 2020. Vol. 74, N 6. P. 385–395.
- Harper J.L. Population biology of plants. London: Academic Press, 1977. 892 p.
- Harper J.L., White J. The demography of plants // Annual Review of Ecology and Systematics. 1974. Vol. 5. P. 419–463.
- Dirzo R., Sarukhan J. Perspectives on plant population ecology. Sinauer ass. Sunderland, Mass. 1984. 478 p.
- Kunin W.E. The biology of rarity / W.E. Kunin, K.J. Gaston ed. 2012. 280 p.
- Westoby M., Falster D.S., Moles A.T., Vesk P.A., Wright I.J. Plant ecology strategies: some leading dimensions of variation between species // Annual Review of Ecology and Systematics. 2002. Vol. 33. N 1. P. 125–159.

REFERENCES

- Abramova L.M., Bashirova R.M., Murtazina F.K., Usmanov I.Yu. Kharakteristika tsenopopulyatsii *Glycyrrhiza korshinskyi* Grig. na yugo-vostoke Respubliki Bashkortostan // Rastitel'nye resursy. 2001. T. 37. № 2. S. 24–29.
- Abramova L.M., Mustafina A.N., Andreeva I.Z. Sovremennoe sostoyanie i struktura prirodnikh populyatsii *Dictamnus gymnostylis* Stev. na Yuzhnom Urale. Byull. MOIP. Otd. biol. 2011. T. 116. № 5. S. 32–38.
- Abramova L.M., Mustafina A.N., Karimova O.A., Golovanov Ya.M., Shigapov Z.Kh. Struktura i sostoyanie populyatsii trekh redkikh vidov roda *Hedysarum* (Fabaceae) na Yuzhnom Urale. Botanicheskii zhurnal. 2019. T. 104. № 5. S. 729–740.
- Borisova A.G. Rod. 840. Parnolistnik – *Zygophyllum* / Flora SSSR. 1949. T. 14. S. 182–183.
- Glotov N.V. Ob otsenke parametrov voznrastnoi struktury populyatsii rastenii. Zhizn' populyatsii v geterogennoi srede. Ch. 1. Ioshkar-Ola, 1998. S. 146–149.
- Golovanov Ya.M., Abramova L.M. Melovye vozvyshenosti Orenburgskoi oblasti – unikal'nye mestoobitaniya redkikh vidov rastenii i rastitel'nykh soobshchestv. Aridnyye ekosistemy. 2019. T. 9. № 2. S. 18–26.
- Zhivotovskii L.A. Ontogeneticheskoe sostoyanie, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya populyatsii. Ekologiya. 2001. № 1. S. 3–7.
- Zhukova L.A. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rastenii. Ioshkar-Ola, 1995. 224 s.
- Zaitsev G.N. Matematika v eksperimental'noi biologii. 1990. M., 296 s.
- Zaugol'nova L.B., Smirnova O.V. Vozrastnaya struktura tsenopopulyatsii mnogoletnikh rastenii i ee dinamika. Zhurn. obshch. biologii. 1978. T. 39. № 6. S. 849–857.
- Zlobin Yu.A., Sklyar V.G., Klimenko A.A. Populyatsii redkikh vidov rastenii: teoreticheskie osnovy i metoda izucheniya. Sumy, 2013. 439 s.
- Karimova O.A., Mustafina A.N., Abramova L.M. Sovremennoe sostoyanie i vitalitnaya struktura prirodnikh populyatsii redkogo vida *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. na Yuzhnom Urale. Vestnik Tomsk. gos. un-ta. Biologiya. 2015. № 3 (31). S. 27–39.
- Karimova O.A., Mustafina A.N., Golovanov Ya.M., Abramova L.M. Vozrastnoi sostav tsenopopulyatsii *Patrinia sibirica* (Valerianaceae) na Yuzhnom Urale. Rastitel'nye resursy. 2016. T. 52. № 1. S. 49–65.
- Krasnaya kniga Altaiskogo kraia: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy rastenii i gribov. T. 1 / nauch. red. A. I. Shmakov, M. M. Silant'eva. Barnaul, 2016. 292 s.
- Krasnaya kniga Respubliki Altai: Rasteniya / pod red. A.G. Maneeva. Gorno-Altaysk, 2017. 267 s.
- Krasnaya kniga Respubliki Bashkortostan. T. 1. Rasteniya i griby. Ufa: MediaPrint, 2011. 384 s.
- Krasnaya kniga Orenburgskoi oblasti: redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy zhivotnykh, rastenii i gribov. Voronezh, 2019. 488 s.
- Krasnaya kniga Chelyabinskoi oblasti: Zhivotnye, rasteniya, griby / otv. red. A.V. Lagunov. Moskva, 2017. 504 s.
- Kucherov E.V., Muldashev A.A., Galeeva A.Kh. Okhrana redkikh vidov rastenii na Yuzhnom Urale. M., 1987. 204 s.
- Ontogeneticheskii atlas lekarstvennykh rastenii. Uchebnoe posobie. / pod red. L.A. Zhukovoi. Ioshkar-Ola, 1997. 240 s.
- Rabotnov T.A. Zhiznennyi tsikl mnogoletnikh travyanistykh rastenii v lugovykh tsenozakh. Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika. 1950. Vyp. 6. S. 7–204.
- Semiotrocheva N.L. Sem. Zygophyllaceae Lindl. // Flora Kazakhstana. Alma-Ata, 1963. T. 6. S. 32–51.
- Tsenopopulyatsii rastenii (oчерki populyatsionnoi biologii). M., 1976. 217 s.
- Uranov A.A. Vozrastnoi spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov. Biol. nauki. 1975. № 2. S. 7–34.
- Abramova L.M., Karimova O.A., Mustafina A.N. Characteristic of coenopopulations of a rare species *Hedysarum grandiflorum* Pall. in stony steppes of the Cis-Urals. Italian Science Review. 2014. N 2 (11). P. 241–244.
- Abramova L.M., Ilyina V.N., Mitroshenkova A.E., Mustafina A.N., Shigapov Z.H. Features of the demographic structure and the condition of populations of the rare relic *Hedysarum gmelinii* Ledeb. (Fabaceae) in peripheral and central parts of its distribution range // Proceedings of the Latvian Academy of Sciences, Section B: Natural, Exact, and Applied Sciences. 2020. Vol. 74. N 6. P. 385–395.
- Harper J.L. Population biology of plants. L., 1977. 892 p.
- Harper J.L., White J. The demography of plants // Annual Review of Ecology and Systematics. 1974. Vol. 5. P. 419–463.
- Dirzo R., Sarukhan J. Perspectives on plant population ecology. Sinauer ass. Sunderland, Mass., 1984. 478 p.
- Kunin W.E. The biology of rarity / W.E. Kunin, K.J. Gaston ed. 2012. 280 p.
- Westoby M., Falster D.S., Moles A.T., Vesk P.A., Wright I.J. Plant ecology strategies: some leading dimensions of variation between species // Annual Review of Ecology and Systematics. 2002. Vol. 33, N 1. P. 125–159.

Сведения об авторах

Южно-Уральский ботанический сад-институт – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук (ЮУБСИ УФИЦ РАН), лаборатория дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений. Республика Башкортостан, 450080, г. Уфа, ул. Менделеева, 195/3.

Мустафина Альфия Науфалевна – ст. науч. сотр., канд. биол. наук, alfverta@mail.ru;

Абрамова Лариса Михайловна – глав. науч. сотр. докт. биол. наук, профессор, abramova.lm@mail.ru;

Голованов Ярослав Михайлович – ст. науч. сотр., канд. биол. наук, jaro1986@mail.ru;

Каримова Ольга Александровна – ученый секретарь, канд. биол. наук, karimova07@yandex.ru.

Вклад авторов

Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors

the authors contributed equally to this article..

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflicts of interests

The authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 30.11.2020; одобрена после рецензирования 12.04.2021; принята к публикации 13.05.2021.

The article was submitted 30.11.2020; approved after reviewing 12.04.2021; accepted for publication 13.05.2021.

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 582.241 (470.67)

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МИКСОМИЦЕТАХ (=МУХОGASTREA, МЫСЕТОЗОА) ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА «ДАГЕСТАНСКИЙ» (СЕВЕРНЫЙ КАВКАЗ, РОССИЯ)

**Владимир Иванович Гмошинский^{1,2}, Андрей Владимирович Матвеев¹,
Ольга Александровна Лазарева¹**

¹ Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, биологический факультет

² Полистовский государственный заповедник

Автор, ответственный за переписку: Владимир Иванович Гмошинский,
rubisco@list.ru

Аннотация. В работе приведена информация об обнаружении на территории Дагестанского заповедника 71 вида миксомицетов, относящихся к 25 родам, 11 семействам и 6 порядкам, выявленных как в ходе сбора спороношений в полевых условиях, так и методом влажной камеры. Наибольшим разнообразием характеризовался пор. Trichiales (22 вида), в то время как пор. Physarales, который является самым крупным по числу описанных таксонов, представлен лишь 19 видами. В ходе полевых сборов было выявлено 34 вида, в то время как во влажных камерах сформировались 43. Таким образом, обоими методами сразу было выявлено лишь 4 вида, что показывает необходимость совместного использования этих методов для полного выявления видового разнообразия миксомицетов.

Ключевые слова: биоразнообразие, влажные камеры, Дагестан, миксомицеты, список видов

Благодарности. Мы благодарим Н.И. Кирееву за иллюстрации *Licea scintillans* и *Didymium trachysporum*. Работа В.И. Гмошинского была поддержана Грантом МГУ для ведущих научных школ «Хранилище живых систем». Идентификация материала была проведена в рамках Научного проекта Государственного заказа Правительства Российской Федерации Московскому государственному университету имени М.В. Ломоносова № часть 2 (тема № АААА-А16-116021660084-1). Мы выражаем благодарность сотрудникам Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии (биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова) за техническую поддержку.

Для цитирования: Гмошинский В.И., Матвеев А.В., Лазарева О.А. Новые данные о миксомицетах (=Muxogastrea, Mycetozoa) Государственного природного заповедника «Дагестанский» (Северный Кавказ, Россия) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2021. Т. 126. Вып. 4. С. 36–49.

ORIGINAL ARTICLE

NEW DATA ON MYXOMYCETES (=MYXOGASTREA, MYCETOZOA) FROM DAGESTAN STATE NATURE RESERVE (NORTH CAUCASUS, RUSSIA)**Vladimir I. Gmoshinskiy^{1,2}, Andrey V. Matveev¹, Olga A. Lazareva¹**¹ Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology² Polistovsky Natural State Reserve**Corresponding author:** Vladimir I. Gmoshinskiy, rubisco@list.ru

Abstract. This article contains the information about detection of 71 myxomycete species from 25 genera, 11 families and 6 orders on the territory of Dagestan State Nature Reserve. Specimens were obtained by both field surveys and moist chamber culture method. The order Trichiales (22 species) was characterized by the largest diversity (22 species), while the order Physarales, in which there is the largest number of described taxa, was represented by only 19 species. During field survey 34 species were collected, whereas 43 species were obtained from the moist chamber cultures. Thus, only 4 species were discovered by both methods which shows the necessity of combined application of these methods in order to completely reveal the myxomycete diversity.

Keywords: biodiversity, check list, Dagestan, moist chambers, myxomycetes

Acknowledgments. We thank N.I. Kireeva for illustrations of *Licea scintillans* and *Didymium trachysporum*. Work of V.I. Gmoshinskiy was supported by Moscow State University Grant for Leading Scientific Schools “Depository of the Living Systems”. The material identification was carried out as part of the Scientific Project of the State Order of the Government of Russian Federation to Lomonosov Moscow State University No. part 2 (topic number AAAA-A16-116021660084-1). We gratefully acknowledge the members of Interdepartmental Electron Microscopy Laboratory (Faculty of Biology, Lomonosov MSU) for the technical support.

For citation: Gmoshinskiy V.I., Matveev A.V., Lazareva O.A. New Data on Myxomycetes (=Myxogastrea, Mycetozoa) from Dagestan State Nature Reserve (North Caucasus, Russia) // Byul. MOIP. Otd. biol. 2021. T. 126. Vyp. 4. S. 36–49.

Myxomycetes are a group of amoeboid eukaryotic organisms that form diverse macroscopic fruit bodies. According to the current classification, Myxomycetes constitute the phylum Eumycetozoa together with classes Dictyosteliomycetes and Ceratiomyxomycetes (Kang et al., 2017; Leontyev et al., 2019) inside the monophyletic group Amoebozoa (Adl et al., 2019). There are two main methods for recording and isolating Myxomycetes: field collection of fruit bodies and the moist chamber culture technique which means the incubation different substrates of plant origin in Petri dishes with increased moisture (Matveev et al., 2014; Wrigley de Basanta, Estrada-Torres, 2017).

Before the beginning of our research only one species, *Arcyria obvelata*, was registered in Dagestan (Hollys, 1902). In 2017 during the expedition to Dagestan State Nature Reserve sporocarps and samples of substrate for moist chamber cultures were

collected in the field. The results of the field collection analysis have already been published (Matveev, Gmoshinskiy, 2017). However, the list of species obtained from moist chamber cultures was not presented earlier. Thuswise the aim of the current article is to generalize the available data on myxomycete diversity of Dagestan Nature Reserve.

Materials and methods*Study area*

Dagestan State Nature Reserve was established in 1987 with an aim to preserve Kizlyarsky Bay, the most typical area of northwestern coast of Caspian Sea, and Sarykum Barkhan, the largest sand dune in Europe, in their natural state (Zapovedniki Kavkaza, 1990).

Nowadays this reserve occupies an area of almost 20 000 ha. The territory includes several zones with distinctive natural and climatic conditions such as

Table 1

List of collection sites in Dagestan Nature Reserve in 2017

Biotope number	Title	Geographical coordinates	Altitude above sea level	Dates of field work
Loc. 1	Samursky wildlife sanctuary, near the village Primorsky	N 41.87°, E 48.52°	25–10 m	18–21 May
Loc. 2	Tlyaratinsky wildlife sanctuary, village Salda, two-kilometer zone around cordon	N 41.97°, E 46.51°	1700–2200 m	24–28 May
Loc. 3	Sarykum Barkhan area	N 43.01°, E 47.23°	60–100 m	30 May – 2 June

Agrakhansky, Samursky, Tlyaratinsky wildlife sanctuaries and the Sarykum Barkhan area.

The collection of material took place in Samursky and Tlyaratinsky wildlife sanctuaries and in the Sarykum Barkhan area.

Samursky wildlife sanctuary (Table 1, Loc. 1) was transferred under the nature reserve direction only in 2009. Climate in the area of this wildlife sanctuary is temperate, in transition to Mediterranean type. The average annual temperature is 12.6°C. On the major part of the territory winter temperatures are positive and summer temperatures are on average high. Annual precipitation is approximately 400 mm (Ataev, 2018). The wildlife sanctuary was established in order to preserve the unique forestland. The sanctuary territory is occupied with the array of flood plain broad-leaved liana forests of the Samur River delta (Tazhudinova, Guseynov, 2016). Samursky forest consists of poplar, alder, hornbeam forests and oakwoods, that earlier covered approximately all the delta area (Ataev, 2018). Among plants of the sanctuary there are plenty of endemic, relict and also rare and endangered species included in the Red Data Book of Dagestan and the one of Russia, for instance, *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth ex Iljinsk., *Allium paradoxum* (M. Bieb.) G.Don, *Hedera pastuchovii* Woronow, *Anacamptis palustris* (Jacq.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W.Chase (Blagovidov et al., 2018).

Tlyaratinsky wildlife sanctuary also became a part of the nature reserve only in 2009. The territory of Tlyaratinsky region (Table 1, Loc. 2) occupies the mountain range between 1200 and 3081 m above sea level. The landforms of this area are made up by the part of the Great Caucasus range and the mountains of the Lateral range, situated parallel to the main one. Climate of this area is moderately continental and also moderately humid. Annual precipitation in the Avarskoe Koysu valley is approximately 600–800 mm. Average temperature in July is +16°C, in

January – approximately -8°C. Therefore, the coldest month is January and the warmest one is July. In the valley the mean annual temperature is +4°C. The mosaic of highlands, canyons, plateaus and depressions creates unique conditions for various ecosystems with endemic and relict species to emerge and maintain (Imanmirzaev, Abdulzhalimov, 2014). The main forest species are *Acer platanoides* L., *A. trautvetteri* Medw., *Alnus incana* (L.) Moench, *Betula pendula* Roth, *B. litwinowii* Doluch., *Carpinus betulus* L., *Fraxinus excelsior* L., *Pinus uncinata* Ramond ex DC., *Populus tremula* L., *Prunus padus* L., *Quercus macranthera* Fisch. & C.A.Mey. ex Hohen., *Salix caprea* L., *Sorbus aucuparia* L., (Ataev, Kasumov, 2014).

Climate of the Sarykum Barkhan area (Table 1, Loc 3) is warm and dry; the aridity and the continentality are very pronounced. Annual precipitation is only 366 mm (Gorbatovskiy et al., 2017). The highest temperature (+31.4°C) is in August, the lowest one (-1°C) is in February. Sarykum is the unique place in Dagestan where average monthly temperatures are above +20°C for 5 months (from May till September) (Zapovedniki Kavkaza, 1990). Vegetation of the sand dune is represented by typical psammophyte communities, while steppe and meadow communities are less prevalent. Woody communities is not represented. In Sarykum flora there are representatives of 280 species. On top of the sand dune vegetation is completely absent due to the sand movement (Zapovedniki Kavkaza, 1990).

Specimen collection and substrate sampling

Specimen collection was performed on the territory of Dagestan State Nature Reserve in 2017. Three areas of the reserve were surveyed: Samursky and Tlyaratinsky wildlife sanctuaries and also the Sarykum sand dune (Table 1). Throughout the survey specimen of fruit bodies were collected in the field.

Besides that, substrate samples such as pieces of bark, ground leaf litter, decaying wood and dung of herbivorous animals were collected for moist chamber cultivation.

Field sampling

Fruit body specimens with small substrate fragments were collected and then glued to U-shaped paper trays placed in matchboxes (Stephenson, Stempen, 2000). Type of substrate (decaying wood, ground leaf litter, bark, living gramineous plants or macromycete fruit bodies) was marked on matchbox. Specimens were let to dry out at room temperature without direct sunlight. During the field survey fruit bodies that originated from one plasmodium were recognized as one specimen. In case of finding two or more colonies of the same species developing on the same substrate type, they were considered to be separate specimens only when the distance between colonies exceeded 1 m.

Moist chamber cultures

Samples of bark, ground leaf litter, decaying wood and dung of herbivorous animals were collected to set moist chamber cultures. On the whole there were 113 Petri dishes prepared according to standard methodology (Matveev et al., 2014): the incubation lasted for 3 months, chambers were examined every 10 days using dissecting microscope. Then obtained specimens were also glued to U-shaped paper trays and dried out at room temperature. Moreover, all fruit bodies of the same species developing in one moist chamber and recorded during separate examinations were considered as one specimen.

Specimen identification

Identification of myxomycetes was performed using special keys (Martin, Alexopoulos; 1969, Novozhilov, 1993; Ing, 1999; Poulain et al., 2011a, b). Macroscopic features were studied using dissecting microscopes MBS-10, Micromed ST-E-C1 and Leica M50. For identification of microscopic features such as capillitium and spore ornamentation microscope slides were made in 2% KOH and lactophenol and examined using light microscopes Leica DM 2500, Leica DM 500 and Micromed 3 Ver. 3LED. Scanning electron microscope Cams-can-S2 (Cambridge Instruments) with the image digitization system was used for the identification of spore, capillitium and peridial surface ornamentation. Sputtering with gold-palladium was performed with ion-spraying machine IB-3 Ion Coater (EIKO).

Annotated species list

In the list below species are arranged in alphabetical order. Authors and names of taxa are given in accordance with nomenclatural information system of Eumycetozoa (Lado, 2005–2021). Total numbers of specimens of obtained from field collections (FC) and moist chamber cultures (MC) are given after species name. The second line shows where the material was collected (Table 1). Also, there is more information stated: a total number of specimens detected by both of aforesaid methods (FC and MC), a brief characteristic of substrate features and a list of herbarium sample numbers in the Collection of Myxomycetes at the Department Mycology and Algology, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University (MYX). In some cases, one specimen was divided into two matchboxes and a unique number was given for each one. Such duplicates are marked with * in the following list.

Arcyria affinis Rostaf. (5 FC)

Loc. 1: 5 FC, on decaying wood (MYX 8288, MYX 8291), on bark (MYX 8287, MYX 8289, MYX 8290).

Arcyria cinerea (Bull.) Pers. (2 MC)

Loc. 2: 1 MC, on ground leaf litter of *Betula* sp. and of *Acer* sp. (MYX 15599); Loc 3: 1 MC, on bark of *Ailanthus altissima* (MYX 15641).

Arcyria ferruginea Saut. (1 FC)

Loc. 1: 1 FC, on decaying wood (MYX 8292).

Arcyria incarnata (Pers. ex J. F. Gmel.) Pers. (2 FC)

Loc. 2: 2 FC, on decaying wood (MYX 8334, MYX 8335).

Arcyria minuta Buchet in Patouillard (1 FC)

Loc 2: 1 FC, on decaying wood (MYX 8336).

Arcyria obvelata (Oeder) Onsberg (2 FC)

Loc 2: 2 FC, on decaying wood (MYX 8337, MYX 8338).

Badhamia cf. *panicea* (Fr.) Rostaf. in Fuckel (3 FC)

Loc 1: 3 FC, on decaying wood (MYX 8293), on bark (MYX 8294). Specimens were slightly destroyed, so the only features used in identification were reddish hypothallus, capillitium structure and spore ornamentation and size. However, we consider these features to be sufficient to clearly assign our specimen to this species.

Badhamia utricularis (Bull.) Berk. (1 FC, 3 MC)

Loc 1: 1 FC, on bark (MYX 8295), Loc 3: 3 MC, on bark of *Tamarix* sp. (MYX 15503, MYX 15504, MYX 15508).

Calomyxa metallica (Berk.) Nieuwl. (2 MC)

Loc 3: 2 MC, on bark of *Populus* sp. (MYX 15522, MYX 15535, MYX 15539*).

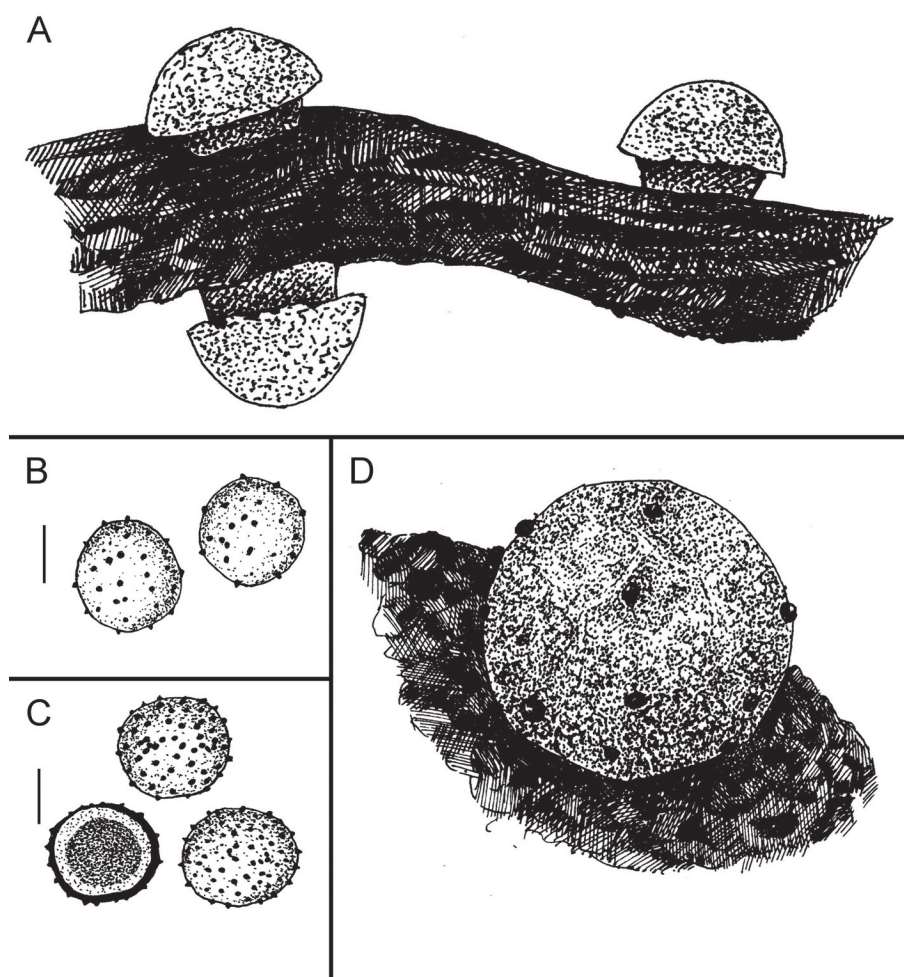


Fig. 1. A–C: *Didymium trachysporum*. A – group of sporophores. B – spores in transmitted light $\times 1000$ (MYX 15609). C – spores in transmitted light $\times 1000$ (MYX 15594). D – *Licea scintillans* (MYX 15642). Single sporangium. Scale bar: 5 μm

Ceratiomyxa fruticulosa (O. F. Müll.) T. Macbr. (5 FC)

Loc 1: 3 FC, on decaying wood (MYX 8296, MYX 8297, MYX 8298); Loc 2: 2 FC, on decaying wood (MYX 8340), on bark (MYX 8339).

Comatracha alta Preuss (1 FC)

Loc 1: 1 FC, on decaying wood (MYX 8299).

Comatracha ellae Härk. (2 MC)

Loc 3: 2 MC, on bark of *Tamarix* sp. (MYX 15501, MYX 15505, MYX 15502*).

Comatracha nigra (Pers. ex J. F. Gmel.) J. Schröt. in Cohn (3 FC)

Loc 1: 3 FC, on decaying wood (MYX 8300, MYX 8301).

Cribraria lepida Meyl. (1 MC)

Loc 1: 1 MC, on bark of *Ulmus* sp. (MYX 15556).

Diderma effusum (Schwein.) Morgan (1 MC)

Loc 3: 1 MC, on ground leaf litter (MYX 15643).

Didymium difforme (Pers.) Gray (4 MC)

Loc 2: 4 MC, on dung of *Ursus* sp. (MYX 15610, MYX 15613, MYX 15611), on small twigs of *Juniperus* sp. (MYX 15580), on bark of *Salix* sp. (MYX 15588).

Didymium cf. *dubium* Rostaf. (1 MC)

Loc 3: 1 MC, on dung of *Lepus* sp. (MYX 15628).

Didymium trachysporum G. Lister (2 MC) (fig. 1 A–C, 2 A–E).

Loc 2: 2 MC, on dry grass on snow field (MYX 15594 cf., on greatly decomposed dung of *Ursus* sp. or of *Equus* sp. (MYX 15609).

Sporophores sessile, pulvinate sporangia on narrowed bases, up to 150 μm in diam., snow-white. Hypothallus inconspicuous. Peridium double, inner layer membranous, tightly incrustated with shell-like inseparable polygonal limy crystals without tapering outgrowths. Capillitium scanty, represented by separate inconspicuous threads (fig. 2 D). Stalk and columella absent. Spores black in mass, light-

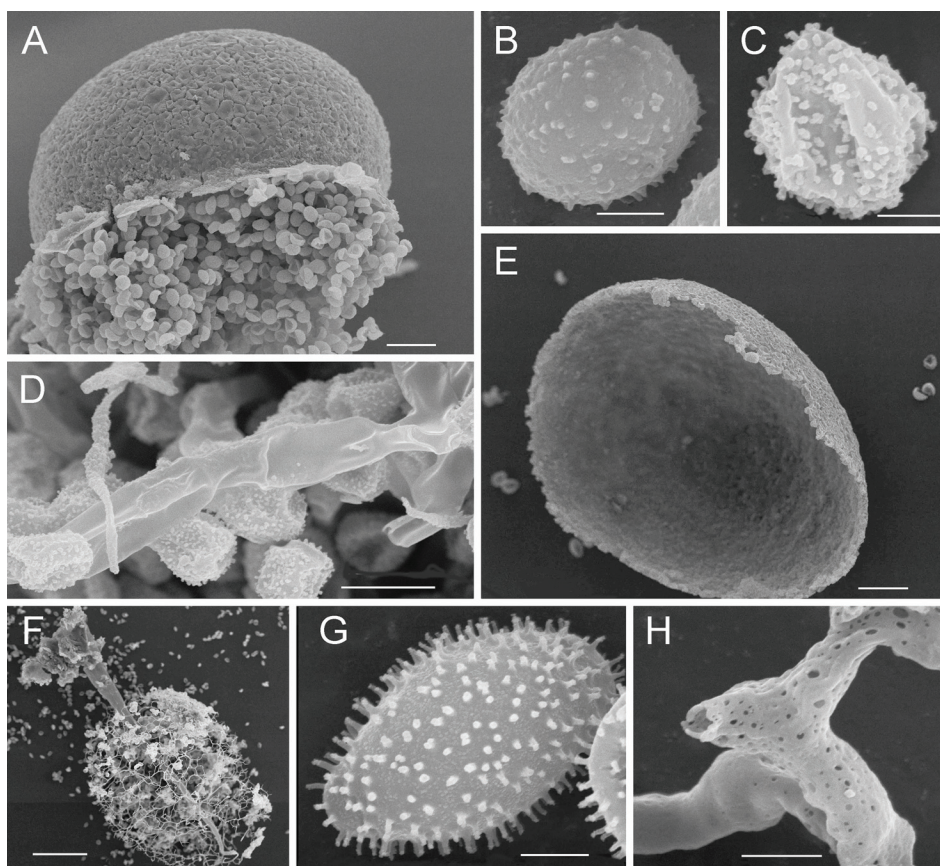


Fig. 2. A–E: *Didymium trachysporum*. A – dehiscent sporangium (MYX 15609) with polygonal limy granules. B – spore (MYX 15609). C – spore (MYX 15594). D – piece of inner peridial surface, a capillitial thread and spores (MYX 15594). E – peridial inner surface (MYX 15609). F – *Macbrideola oblonga*. Sporangium after a partial spore discharge. (MYX 15521). G – *Perichaena liceoides*. Spore. Secondary ornamentation is conspicuous. (MYX 15597). H – *Perichaena luteola*. Piece of capillitial thread (MYX 15604). Scale bars: A, E, G, H – 30 μ m, B, C – 3 μ m, D – 10 μ m, F – 100 μ m

brown in transmitted light, globose or lightly angular, 8.9–9.9 μ m in diam., with dehiscence zone occupying up to two-thirds of the spore, irregularly ornamented with large warts. Specimen MYX 15594 (fig. 1 B) is distinguished by spores with more densely situated warts than specimen MYX 15609 (fig. 1 C). Moreover, examination of the specimen MYX 15609 spore surface using SEM showed that the main warts are pyramidal with blunt tops. In between them secondary ornamentation in the form of small knobby outgrowths is visible (fig. 2 B).

The most specific features of this species are a small stalkless sporangia or a short plasmodiocarps up to 150 μ m wide, covered with tight peridium consisting of polygonal limy crystals without any spinulose outgrowths (Henney et al., 1980). Unlike *Didymium difforme* (Pers.) Gray and *D. commatum* (Lister) Nann.-Bremek., *D. trachysporum* has limy layer that does not separate from the scarious one. On the contrary, limy layer covers it tightly, forming

a solid crust (fig. 2 A). Another significant feature of *D. trachysporum* is comparatively bright spores ornamented with scattered large warts, while *Didymium difforme* and *D. commatum* (Lister) Nann.-Bremek. have darker spores, with bright spots ornamented with small warts that merge into reticulum (Ing, 1999). In case of our specimens, lime is deposited only at the upper part of sporangium, whereas the lower part of the peridium is almost limeless, scarious, fragile and easily dehiscing, therefore the base of sporangium becomes tapered (fig. 2 A), see also Novozhilov et al., 2006, fig. 18.

We are not completely sure whether the specimen MYX 15594 identification is correct, because its spores are quite densely warted in comparison with the specimen MYX 15609. However, according to the shape of fruit body, peridial structure, almost complete absence of capillitium and also spore colour and size (spores of MYX 15609 are 9.2–10.2 μ m, while spores of MYX 15594 are 9.8–10.4 μ m), these samples are identical.

Didymium squamulosum (Alb. & Schwein.) Fr. & Palmquist (1 MC)

Loc 2: 1 MC, on bark of *Betula litwinowii* (MYX 15595).

Echinostelium apitectum K.D. Whitney (1 MC)

Loc 3: 1 MC, on bark of *Morus* sp. (MYX 15594).

Echinostelium brooksii K.D. Whitney (3 MC)

Loc 2: 3 MC, on bark of *Pinus* sp. (MYX 15583, MYX 15584).

Echinostelium minutum de Bary (1 MC)

Loc 3: 1 MC, on bark of *Salix* sp. (MYX 15540).

Enerthenema papillatum (Pers.) Rostaf. (2 FC)

Loc 1: 2 FC, on decaying wood (MYX 8302, MYX 8303).

Fuligo cinerea (Schwein.) Morgan (1 MC)

Loc 3: 1 MC, on bark of living *Elaeagnus* sp. (MYX 15516).

Fuligo leviderma H. Neubert, Nowotny et K. Baumann (1 FC)

Loc 2: 1 FC, on decaying wood (MYX 8341).

Fuligo septica (L.) F. H. Wigg. (1 FC)

Loc 2: 1 FC, on decaying wood (MYX 8342).

Lamproderma ovoideum Meyl. (1 FC)

Loc 2: 1 FC, on stalks of *Apiaceae* at snow bark in the field (MYX 7766). Earlier this specimen has been marked as a doubtful one (Matveev, Gmoshinskiy, 2017), however the identification correctness was verified after the additional check.

Licea biformis Morgan (1 MC)

Loc 2: 1 MC, on bark of living *Pinus* sp. (MYX 15586).

Fruit bodies were not completely mature, so the identification was based on the overall sporophore appearance.

Licea denudescens H.W. Keller & T.E. Brooks (6 MC)

Loc 2 MC, 1 on bark of living *Populus tremula* (MYX 15590), Loc 3 MC 5, on bark of living *Populus* sp. (MYX 15519, MYX 15527, MYX 15533, MYX 15538*), on bark of living *Salix* sp. (MYX 15545, MYX 15550).

Licea kleistobolus G.W. Martin (5 MC)

Loc 3 MC 5, on bark of living *Morus* sp. (MYX 15497, MYX 15498), on bark of living *Populus* sp. (MYX 15530, MYX 15537), on *Artemisia scoparia* (MYX 15637).

Licea parasitica (Zukal) G.W. Martin (5 MC)

Loc 1 MC 1, on bark of living *Ulmus* sp. (MYX 15560 cf.). Loc 3 MC 4, on bark of living *Populus* sp. (MYX 15528, MYX 15534), on bark of living *Salix* sp. (MYX 15542, MYX 15548).

Specimen 15560 has atypical sporangia. Contrary to the typical ones, its peridium is dark-olive-brown, membranous, completely devoid of dark granulat-

ed material which is highly unlike for this species. However, the rest of features are typical, e.g.: entirely smooth spores 14.5–15.2 µm in diam., warts on the inner peridial surface, and a specific lid on top of the sporangium.

Licea rugosa var. *fujiokana* (Y. Yamam.) D. Wrigley & Lado (2 MC)

Loc 1 MC 2, on dry shoots of *Hedera* sp. (MYX 15564, MYX 15571).

This species is characterized by the presence of small sporangia on dark, non-transparent stalks filled with dark spores. In transmitted light spore shell is irregularly incrassate, whereas spore surface is smooth. *L. rugosa* var. *fujiokana* has relatively small spores in comparison with the typical variety (14–16 µm vs (–9)10–11 µm respectively). On the territory of Russia this variety has been registered in Kedrovaya Pad Reserve, Primorsky Krai (F.M. Bortnikov, pers. comm.) and the typical one – in Sikhote-Alin Nature Reserve, Primorsky Krai (Novozhilov et al., 2017) and Utrish Reserve, Krasnodar Krai (unpublished data).

Licea scintillans McHugh & D.W. Mitch. (1 MC) (Fig. 1 D, 3 A–D)

Loc 3 MC 1, on ground leaf litter (MYX 15642).

Sporangia globose, shining, with tapering bases (80–100 µm in diam.), ochroid-brown, covered with 6–8 separate dark-brown spots (10–20 µm in diam.) (fig. 1 D), with separate black warts in the center of each spot (approximately 5 µm in diam. and 5 µm high). Peridium one-layered, thin, scarious, with inclusions of substrate fragments; outer peridial surface rough due to substrate fragments under SEM (fig. 3 A, D); inner surface smooth (fig. 4 B) or covered with slightly pronounced separate warts. Dehiscence irregular. Stalk absent. Spores brown, shining in mass, olive-brown in transmitted light, spore wall with a pale area, almost smooth, 10.6–12.2 µm in diam.; under SEM ornamented with small warts of different sizes (fig. 3 C).

Appearance of our specimens exactly corresponds to the holotype description (Mitchell, McHugh, 2000). There is only one distinction – spores are ornamented with small warts as seen with the use of SEM (Fig. 3 C), whereas the original description claimed that spores are smooth. Therefore, we assume that the authors have not considered the examination using scanning electron microscope.

This species might be regarded to be rare enough. It has been recorded in the Crimea (Leontyev et al., 2011), Germany and the USA, as well as in Cuba (gbif.org); the holotype has been collected in Great Britain (Mitchell, McHugh, 2000).

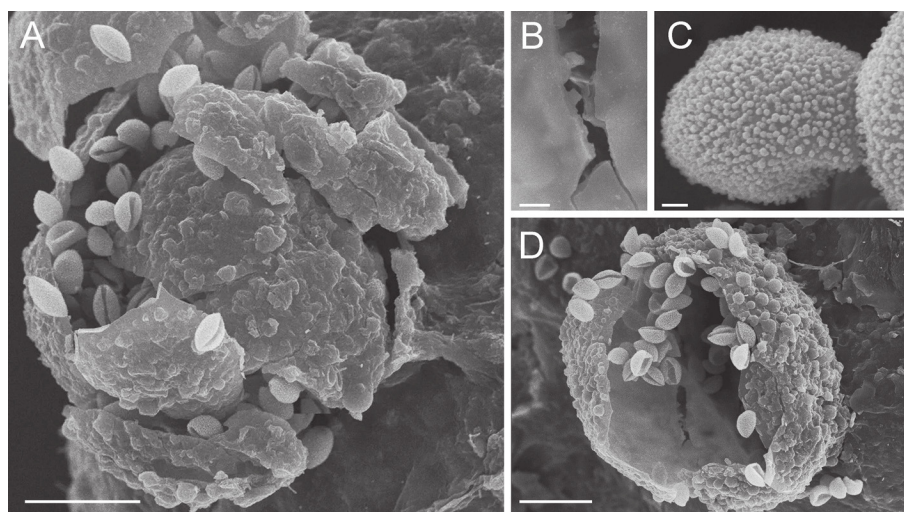


Fig. 3. *Licea scintillans* (MYX 15642). A – destroyed sporangium. B – inner peridial surface. C – spores. D – dehiscent sporangium and spores. Scale bars: A, D – 30 µm, B – 3 µm, C – 1 µm

Licea tenera E. Jahn (4 MC)

Loc 3 MC 4, on dung of *Bos taurus* (MYX 15516, MYX 15514, MYX 15618, MYX 15619).

Lycogala epidendrum (L.) Fr. (5 FC)

Loc 1 FC 3, on decaying wood (MYX 8304); Loc 2 FC 1, on decaying wood (MYX 8343); Loc 3 FC 1 on decaying wood (MYX 8333).

Macbrideola cornea (G. Lister & Cran) Alexop. (6 MC)

Loc 1 6 MC, on bark of living *Ulmus* sp. (MYX 15554, MYX 15555*, MYX 15556, MYX 15559, MYX 15562*), on dry twigs of *Hedera* sp. (MYX 15562, MYX 15572, MYX 15574).

Macbrideola oblonga Pando & Lado (4 MC) (Fig. 2 F).

Loc 3 MC 4, on bark of living *Populus* sp. (MYX 15521), on bark of living *Salix* sp. (MYX 15543, MYX 15544*, MYX 15547, MYX 15549).

The most prominent features of this species are a stalk transparent in transmitted light, oval sporangium and spores 9–10 µm in diam. with ornamentation of small warts.

Metatrichia vesparia (Batsch) Nann.-Bremek. ex G. W. Martin et Alexop. (3 FC)

Loc 2 MC 3, on decaying wood (MYX 8344, MYX 8345, MYX 8346).

Paradiacheopsis rigida (Brândza) Nann.-Bremek. (1 MC)

Loc 3 MC 1, on bark of living *Tamarix* sp. (MYX 15506, MYX 15507*).

Perichaena calongei Lado, D. Wrigley & Estrada (4 MC)

Loc 1 MC 1, on dry twigs of *Hedera* sp. (MYX 15565, MYX 15566*); Loc 3 MC 3, on wood rot

(MYX 15632, MYX 15633, MYX 15634*, MYX 15635).

This species has been described only in 2009. The major features of this species are the presence of oblong, curved, bagel-shaped plasmodiocarps on the dark thickened hypothallus which is similar to a short stalk. Meanwhile, peridial surface is divided into sectors by dark thickenings, which take part in sporangium dehiscence. This species is similar to *P. chrysosperma* which also has oblong plasmodiocarps and large spinules on the capillitial surface. However, *P. chrysosperma* does not bear any dark thickenings dividing peridium into fragments.

On the territory of Russia *P. calongei* has been registered only in the Far East (Novozhilov et al., 2017). However, apparently this species is often determined incorrectly as *P. chrysosperma*. Thus, additional research is required to elucidate this species distribution in Russia.

Perichaena chrysosperma (Curr.) Lister (8 MC)

Loc 1 MC 1, on bark of living *Ulmus* sp. (MYX 15558); Loc 2 MC 2, on bark of living *Quercus* sp. (MYX 15578), on bark of living *Tilia* sp. (MYX 15589); Loc 3 MC 5, on bark of living *Populus* sp. (MYX 15524, MYX 15526*, MYX 15532, MYX 15536*); on bark of living *Juniperus* sp. (MYX 15551, MYX 15552, MYX 15553).

Perichaena corticalis (Batsch) Rostaf. (3 FC, 5 MC)

Loc 1 FC 3, on decaying wood (MYX 8305), on bark (MYX 8306) MC 2, on bark of living *Ulmus* sp. (MYX 15561), on dead twigs of *Hedera* sp. (MYX 15568, 15570*); Loc 2 MC 2, on dung of *Ursus* sp.,

on dung of *Bos taurus* (MYX 15612); Loc 3 MC 1, on bark living *Populus* sp. (MYX 15520).

Perichaena depressa Lib. (15 MC)

Loc 2 MC 8, on bark of living *Quercus* sp. (MYX 15575, MYX 15576, MYX 15577*, MYX 15579), on bark of living *Populus tremula* (MYX 15585, MYX 15591, MYX 15592*, MYX 15593), on dung of *Aves* (MYX 15600, MYX 15601*, MYX 15602); Loc 3 MC 7, on bark of living *Juniperus* sp. (MYX 15510, MYX 15511, MYX 15512); on dung of *Bos taurus* (MYX 15620), on dung of *Lepus* sp. (MYX 15627, one specimen is absent in herbarium), on fruits of *Gleditsia triacanthos* L. (no specimen in herbarium), on bark of living *Robinia* sp. (MYX 15638, MYX 15639, MYX 15640*).

Perichaena liceoides Rostaf. (1 MC) (fig. 2 G)

Loc 2 MC 1, on ground leaf litter of *Betula* sp. and of *Acer* sp. (MYX 15597, MYX 15598*).

Perichaena luteola (Kowalski) Gilert (5 MC) (Fig. 2 H)

Loc 2 MC 4, on dung of *Bos taurus* (MYX 15603, MYX 15604, MYX 15605, MYX 15606*, MYX 15607, MYX 15608*); Loc 3 MC 1, on dung of *Bos taurus* (MYX 15617).

This species often develops on dung of herbivorous animals (Eliasson, Keller, 1999). *Perichaena luteola* differs from *P. liceoides* by less pronounced spore ornamentation as well as the presence of capillitium (fig. 2 H). Since the formation of fruit bodies takes a lot of time, spore mass detaches from membranous peridium and as a result sporangia seem darker.

Perichaena quadrata T. Macbr. (4 MC)

Loc 3 MC 4, on bark of living *Juniperus* sp. (MYX 15513); on dung of *Bos taurus* (MYX 15623, MYX 15624, MYX 15625).

Perichaena vermicularis (Schwein.) Rostaf. (2 MC)

Loc 1 MC 1, on dry twigs of *Hedera* sp. (MYX 15563); Loc 3 MC 1, on dung of *Bos taurus* (MYX 15621).

Physarum album (Bull.) Chevall. (5 FC)

Loc 1 FC 2, on decaying wood (MYX 8307, MYX 8308); Loc 2 FC 3, on decaying wood (MYX 8350, MYX 8351), on bark (MYX 8349).

Physarum bethelii T. Macbr. ex G. Lister (1 MC)

Loc 3 MC 1, on dung of *Ovis* sp. (MYX 15622).

This species occupies an intermediate position between *Physarum album* and *P. viride*. The main characteristics are yellow fusiform capillitial nodules and almost uncalcified peridium. However, the most suitable feature to identify *P. bethelii* is the large spore size ((9-) 10-11 (-12) μm in diam.),

whereas *P. album* and *P. viride* have smaller spores (7–8 μm).

Physarum cinereum (Batsch) Pers. (2 MC)

Loc 3 MC 2, on bark of living *Juniperus* sp. (MYX 15514), on bark of living *Ailanthus altissima* (MYX 15518).

Physarum diderma Rostaf. (1 MC)

Loc 3 MC 1, on *Artemisia scoparia* (herbarium specimen is absent).

Physarum didermoides (Pers.) Rostaf. (2 MC)

Loc 2 MC 1, on bark of living *Salix* sp. (MYX 15587); Loc 3 MC 1, on bark of living *Juniperus* sp. (MYX 15515).

Physarum globuliferum (Bull.) Pers. (1 FC)

Loc 1 FC 1, on decaying wood (MYX 8314).

Physarum leucophaeum Fr. et Palmquist (7 FC, 1 MC)

Loc 1 FC 7, on decaying wood (MYX 8310, MYX 8311, MYX 8312, MYX 8313), on surface of fungus (MYX 8309), MC 1, on dung of *Ovis* sp. (MYX 15627).

Physarum leucopus Link (1 FC, 2 MC)

Loc 1 FC 1, on bark (MYX 8315), MC 2, on dry twigs of *Hedera* sp. (MYX 15567, MYX 15569*, MYX 15573).

Physarum serpula Morgan (4 MC)

Loc 3 MC 4, on bark of living *Morus* sp. (MYX 15500), on bark of living *Populus* sp. (MYX 15523, MYX 15525, MYX 15531).

Reticularia intermedia Nann.-Bremek. (1 FC)

Loc 1 FC 1, on decaying wood (MYX 8316).

Reticularia lycoperdon Bull. (1 FC)

Loc 1 FC 1, on bark (MYX 8317).

Reticularia splendens Morgan (2 FC)

Loc 1 FC 1, on decaying wood (MYX 8318); Loc 2 FC 1, on decaying wood (MYX 8352).

Stemonaria longa (Peck) Nann.-Bremek., R. Sharma & Y. Yamam. (1 MC)

Loc 2 MC 1, on twigs of *Juniperus* sp. (MYX 15582).

Stemonitis axifera (Bull.) T. Macbr. (3 FC)

Loc 1 FC 2, on decaying wood (MYX 8319, MYX 8320), Loc 2 FC 1, on decaying wood and on bark (MYX 8353).

Stemonitis fusca Roth (2 FC)

Loc 1 FC 2, on decaying wood (MYX 8321, one specimen is absent in herbarium).

Stemonitopsis aequalis (Peck) Y. Yamam. (1 MC)

Loc 3 MC 1, on bark of living *Tamarix* sp. (MYX 15509).

This species is frequently recorded in Central Russia, although it is usually collected during the field studies. The major features are microspinulose spores 8-9 μm in diam., pretty long sporangium

stalks and almost closed capillitial net on the sporangium surface.

Stemonitopsis typhina (F. H. Wigg.) Nann.-Bremek. (1 FC)

Loc 1 FC 1, on decaying wood (MYX 8322).

Trichia contorta (Ditmar) Rostaf. (1 FC)

Loc 1 FC 1, on decaying wood (MYX 8323).

Trichia contorta var. *karstenii* (Rostaf.) Ing (2 MC)

Loc 3 MC 2, on bark of living *Salix* sp. (MYX 15541, MYX 15546).

Trichia decipiens (Pers.) T. Macbr. (4 FC)

Loc 1 FC 2 on decaying wood (MYX 8324, MYX 8325); Loc 2 FC 2, on decaying wood (MYX 8348, one specimen is absent in herbarium).

Trichia favoginea (Batsch) Pers. (2 FC)

Loc 1 FC 2, on decaying wood (MYX 8347, MYX 8354).

Trichia persimilis P. Karst. (1 FC)

Loc 2 FC 1, on decaying wood (MYX 8355).

Trichia varia (Pers. ex J. F. Gmel.) Pers. (13 FC)

Loc 1 FC 12, on decaying wood (MYX 8326, MYX 8327, MYX 8329, MYX 8330, MYX 8331, MYX 8332, 5 specimens are absent in herbarium), on decaying wood and on bark (MYX 8328); Loc 2 FC 1, on decaying wood (MYX 8356).

Tubifera ferruginosa (Batsch) J. F. Gmel. (1 FC)

Loc 2 FC 1, on decaying wood (MYX 8357).

Results and discussion

A total of 207 specimens of myxomycete fruit bodies (sporocarps) were found in the territory of three wildlife sanctuaries of Dagestan State Nature Reserve, among them 83 records from field collections and 124 obtained from moist chambers. Altogether there were 71 myxomycete morphospecies recorded from 25 genera, 11 families and 6 orders (Table 2). Among them 118 specimens belonging to 43 species were obtained exclusively from moist chamber cultures and 86 specimens of 34 species were collected exclusively in the field. Thus, only 4 species were detected by both of these methods.

The order Trichiales was presented by the highest diversity (22 species). The order Physarales, which contains the largest number of described species, was represented by only 19 taxa. Such number of detected species is not typical for the majority of well-known biotas. Representatives of this order usually prevail in both species diversity and the number of taxa recorded. Fewer species were discovered in the orders

Stemonitidales and Cribrariales (13 species in both of these orders). The richest in the number of species is the genus *Physarum* represented by 9 species. Besides that, representatives of this genus were recorded in the field (4 species) and also obtained from the moist chamber cultures (7 species). Representatives of the rest most numerous genera were revealed principally by only one of the mentioned methods. For instance, the genus *Perichaena* was represented by 8 species among which all were obtained from the moist chamber cultures, while only *P. corticalis* was collected in the field. Representatives of the genus *Licea* (8 species) were revealed only by the moist chamber method, while species of the genera *Arcyria* and *Trichia* (6 species in each of them) were predominantly found in the field (5 species in each of them), but one species from both genera was obtained from the moist chamber cultures (*Arcyria cinerea* and *Trichia contorta* var. *karstenii*). This case is explainable enough, since there is usually a distinctive correlation between representatives of different genera and their preferable substrates. For example, sporophores of *Licea* species are too small, so their detection in the field is complicated, whereas the majority of species in the genera *Arcyria* and *Trichia* (6 species in both of genera) are xylophilic, and representatives of this ecological-trophic group are not frequently found in moist chambers (Novozhilov, 2000). This might be explained by a whole range of factors, among which the physical impossibility of large plasmodium development and inappropriate condition of constant overwetting are the most crucial.

Most of the specimens collected in the field are assigned to *Trichia varia* (13), while the rest of species are represented by smaller number of specimens (7 or less). The same situation was observed in moist chamber cultures with the most frequent species *Perichaena depressa* (15 specimens), whereas other species were represented by 8 or less specimens.

The results of comparing two methods used once again claim the necessity of their joint application.

Conclusion

In this article we present the first annotated checklist of myxomycetes of Dagestan obtained by both field surveys and moist chamber cultivation. However, we think that this checklist is not comprehensive. Detection of the full species diversity requires additional long-term studies on the whole territory of the Republic of Dagestan (Table 2)

Table 2

Taxonomic structure of the myxomycete biota recorded in the described territory of the Republic of Dagestan

Order	Family	Genus
Ceratiomyxales (1)	Ceratiomyxaceae (1)	<i>Ceratiomyxa</i> (1)
Echinosteliales (3)	Echinosteliaceae (3)	<i>Echinostelium</i> (3)
Cribrariales (13)	Liceaceae (7)	<i>Licea</i> (7)
	Cribrariaceae (1)	<i>Cribraria</i> (1)
	Reticulariaceae (5)	<i>Lycogala</i> (1)
		<i>Reticularia</i> (3)
		<i>Tubifera</i> (1)
Trichiales (22)	Trichiaceae (7)	<i>Metatrachia</i> (1)
		<i>Trichia</i> (6)
	Arcyriaceae (14)	<i>Arcyria</i> (6)
		<i>Perichaena</i> (8)
	Dianemataceae (1)	<i>Calomyxa</i> (1)
Physarales (19)	Physaraceae (14)	<i>Badhamia</i> (2)
		<i>Physarum</i> (9)
		<i>Fuligo</i> (3)
	Didymiaceae (5)	<i>Diderma</i> (1)
		<i>Didymium</i> (4)
Stemonitidales (13)	Stemonitidaceae (13)	<i>Comatrachia</i> (3)
		<i>Enerthenema</i> (1)
		<i>Lamproderma</i> (1)
		<i>Macbrideola</i> (2)
		<i>Paradiacheopsis</i> (1)
		<i>Stemonaria</i> (1)
		<i>Stemonitis</i> (2)
		<i>Stemonitopsis</i> (2)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атаев З.В. Ландшафты Самурского федерального заказника // Материалы межрегиональной научно-практической конференции «Актуальные проблемы особо охраняемых природных территорий». Махачкала. 2018, С. 261–267.
- Атаев З.В., Касумов К.А. Результаты геоморфологического, гидрологического, почвенного, геоботанического и ландшафтного картирования территории заказника «Тляратинский» // Летопись Природы. Материалы наблюдений и исследований в природных комплексах заповедника «Дагестанский» и заказников «Аграханский», «Самурский» и «Тляратинский» в 2013 г. Т. 14. Махачкала, 2014. С. 16–37.
- Благовидов А.К., Очагов Д.М., Назырова Р.И., Рыбаков И.А. О создании национального парка «Самурский» // Материалы межрегиональной научно-практической конференции и республиканского конкурса краеведческих исследовательских работ «Дагестан: актуальные проблемы особо охраняемых природных территорий». Махачкала, 2018. С. 11–16.
- Горбатовский В.В., Тишков А.А., Белоновская Е.А., Краухин А.Н., Соболев Н.А., Титова С.В. Атлас государственных природных заповедников России. М., 2017. С. 195–197.
- Заповедники Кавказа // Заповедники СССР / Под ред.

- В.Е. Соколова, Е.Е. Сыроечковского. М., 1990. С. 45–47.
- Иманмирзаев И.Х., Абдулжалимов А.А. Природные и исторические предпосылки развития туризма и рекреации в Тляратинском районе республики Дагестан // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. 2014. №. 4. С. 71–79.
- Матвеев А.В., Гмошинский В.И. Первые данные о миксомицетах Дагестана // Труды государственного природного заповедника Дагестанский. 2017. Вып. 13. С. 20–27.
- Матвеев А.В., Гмошинский В.И., Прохоров В.П. Использование метода влажных камер для выявления видового разнообразия миксомицетов // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 2014. Т. 119. Вып. 5. С. 36–45.
- Новожилов Ю.К. Определитель грибов России. Отдел Слизевики. Выпуск 1. Класс Миксомицеты. СПб., 1993. 288 с.
- Тажудинова З.Ш., Гусейнов Ш.А. Разнообразие флоры Самурского леса в окрестности с. Бильбиль-Казмалъ // Материалы научной сессии профессорско-преподавательского состава Дагестанского государственного педагогического университета, посвященной 95-летию героя советского союза Сулейманова Ризвана Башировича. Махачкала, 2016. С. 228–230.
- Adl S.M., Bass D., Lane C.E., Lukeš J., Schoch C.L., Smirnov A., Agatha S., Berney C., Brown M.W., Burki F., Cárdenas P., Čepička I., Chistyakova L., del Campo J., Dunthorn M., Edvardsen B., Eglit Y., Guillou L., Hampl V., Heiss A.A., Hoppenrath M., James T.Y., Karpov S., Kim E., Kolisko M., Kudryavtsev A., Lahr D.J.G., Lara E., Le Gall L., Lynn D.H., Mann D.G., Massana i Molera R., Mitchell E.A.D., Morrow C., Park J.S., Pawlowski J.W., Powell M.J., Richter D.J., Rueckert S., Shadwick L., Shimano S., Spiegel F.W., Torruella i Cortes G., Youssef N., Zlatogursky V., Zhang Q. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of Eukaryotes // Journal of Eukaryotic Microbiology. 2019. Vol. 66, P. 4–119.
- Eliasson U.H., Keller H.W. Coprophilous myxomycetes: updated summary, key to species, and taxonomic observations on *Trichia brunnea*, *Arcyria elaterensis*, and *Arcyria stipata* // Karstenia. 1999. Vol. 39, N. 1. P. 1–10.
- Henney M.R., Alexopoulos C.J., Scheetz R.W. *Didymium atrichum*, a new myxomycete from south-central Texas // Mycotaxon. 1980. Vol. 11, N. 1. P. 150–164.
- Hollós L. Adatok a Kaukázus gombáinak ismeretéhez // Növénytani Közlemények. 1902. Vol. 1. P. 147–155.
- Ing B. The myxomycetes of Britain and Ireland. London, 1999. 374 p.
- Kang S., Tice A.K., Spiegel F.W., Silberman J.D., Pánek T., Čepička I., Kostka M., Kosakyan A., Alcantara D., Roger A.J., Shadwick L.L., Smirnov A., Kudryavtsev A., Lahr D., Brown M.W. Between a pod and a hard test: The deep evolution of Amoebae // Molecular Biology and Evolution. 2017. Vol. 34. N. 9, P. 2258–2270.
- Lado C. An on line nomenclatural information system of Eumycetozoa. 2005–2021. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid, Spain. <http://www.nomen.eumycetozoa.com> (date of access: 02.02.2021).
- Leontyev D.V., McHugh R., Fefelov K.A., Kochergina A.V. New and rare Myxomycetes of Ukraine. 2. Southwest Crimea // Nova Hedwigia. 2011. Vol. 92. N. 1–2. P. 245–256.
- Leontyev D.V., Schnittler M., Stephenson S.L., Novozhilov Y.K., Shchepin O.N. Towards a phylogenetic classification of the Myxomycetes // Phytotaxa. 2019. Vol. 399, P. 209–238.
- Martin G.W., Alexopoulos C.J. The Myxomycetes. Iowa City, 1969. 566 p.
- Mitchell D.W., McHugh R. Recent discoveries of corticolous Licea species from the British Isles with descriptions of two new species // Karstenia. 2000. Vol. 40. N. 1–2. P. 103–109.
- Novozhilov Y.K., Zemlianskaia I.V., Schnittler M., Stephenson S.L. Myxomycete diversity and ecology in the arid regions of the Lower Volga River Basin (Russia) // Fungal Diversity. 2006. Vol. 23. P. 193–241.
- Novozhilov Yu.K., Schnittler M., Erastova D.A., Shchepin O.N. Myxomycetes of the Sikhote-Alin State Nature Biosphere Reserve (Far East, Russia) // Nova Hedwigia. 2017. Vol. 104. P. 183–209.
- Poulain M., Meyer M., Bozonnet J. Les Myxomycètes. Guide de détermination Tome 1. Sévriér France, 2011. 568 p. 15 pl.
- Poulain M., Meyer M., Bozonnet J. Les Myxomycètes. Tome 2. Sévriér France, 2011. 544 p.
- Stephenson S.L., Stempen H. Myxomycetes: A Handbook of Slime Molds. Portland, 2000. 183 p.
- Wrigley de Basanta D., Estrada-Torres A. Techniques for recording and isolating Myxomycetes // The Myxomycetes. Biology, systematics, biogeography, and ecology. / ed.: S.L. Stephenson, C. Rojas. London. 2017. P. 333–363.

REFERENCES

- Adl S.M., Bass D., Lane C.E., Lukeš J., Schoch C.L., Smirnov A., Agatha S., Berney C., Brown M.W., Burki F., Cárdenas P., Čepička I., Chistyakova L., del Campo J., Dunthorn M., Edvardsen B., Eglit Y., Guillou L., Hampl V., Heiss A.A., Hoppenrath M., James T.Y., Karpov S., Kim E., Kolisko M., Kudryavtsev A., Lahr D.J.G., Lara E., Le Gall L., Lynn D.H., Mann D.G., Massana i Molera R., Mitchell E.A.D., Morrow C., Park J.S., Pawlowski J.W., Powell M.J., Richter D.J., Rueckert S., Shadwick L., Shimano S., Spiegel F.W.,

- Torruella i Cortes G., Youssef N., Zlatogursky V., Zhang Q. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of Eukaryotes // *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 2019. Vol. 66, P. 4–119.
- Ataev Z.V. Lanshafty Samurskogo federal'nogo zakaznika // *Materialy mezhregional'noy nauchno-prakticheskoy konferentsii "Aktual'nye problemy osobo okhranyaemykh prirodnkh territoriy"*. Makhachkala. 2018. S. 261–267 (in Russian).
- Ataev Z.V., Kasumov K.A. Resul'taty geomorfologicheskogo, gidrologicheskogo, pochvennogo, geobotanicheskogo i landshaftnogo kartirovaniya territorii zakaznika "Tlyaratinskiy" // *Letopis' Prirody. Materialy nabludeniy i issledovaniy v prirodnkh kompleksakh zapovednika "Dagestanskiy" i zakaznikov "Agrakhanskiy", "Samurskiy" i "Tlyaratinskiy" v 2013 g.* Vol. 14. Makhachkala. 2014. S. 16–37 (in Russian).
- Blagovidov A.K., Ochagov D.M., Nazyrova R.I., Rybakov I.A. O sozdanii natsional'nogo parka "Samurskiy" // *Materialy mezhregional'noy nauchno-prakticheskoy konferentsii respublikanskogo konkursa kraevedcheskikh issledovatel'skikh rabot "Dagestan: aktual'nye problemy osobo okhranyaemykh prirodnkh territoriy"*. Makhachkala, 2018. S. 11–16. (in Russian)
- Eliasson U.H., Keller H.W. Coprophilous myxomycetes: updated summary, key to species, and taxonomic observations on *Trichia brunnea*, *Arcyria elaterensis*, and *Arcyria stipata* // *Karstenia*. 1999. Vol. 39. N. 1. P. 1–10.
- Gorbatovskiy V.V., Tishkov A.A., Belonovskaya E.A., Krayukhin A.N., Sobolev N.A., Titova S.V. Atlas gosudarstvennykh prirodnkh zapovednikov Rossii. M., 2017. S. 195–197. (in Russian)
- Henney M.R., Alexopoulos C.J., Scheetz R.W. *Didymium atrichum*, a new myxomycete from south-central Texas // *Mycotaxon*. 1980. Vol. 11. N. 1. P. 150–164.
- Hollós L. Adatok a Kaukázus gombáinak ismeretéhez // *Növénytani Közlemények*. 1902. Vol. 1. P. 147–155.
- Imanmirzaev I.H., Abdulzhalimov A.A. Natural and historical backgrounds for the development of tourism and recreation in Tlyarata district of the Republic of Dagestan // *Proceedings of Dagestan State Pedagogical University. Natural and Exact Sciences*. 2014. N. 4. S. 71–79. (in Russian)
- Ing B. The myxomycetes of Britain and Ireland. London, 1999. 374 p.
- Kang S., Tice A.K., Spiegel F.W., Silberman J.D., Pánek T., Cepicka I., Kostka M., Kosakyan A., Alcántara D., Roger A.J., Shadwick L.L., Smirnov A., Kudryavtsev A., Lahr D., Brown M.W. Between a pod and a hard test: The deep evolution of Amoeboe // *Molecular Biology and Evolution*. 2017. Vol. 34. N. 9, P. 2258–2270.
- Lado C. An on line nomenclatural information system of Eumycetozoa. 2005–2020. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid, Spain. <http://www.nomen.eumycetozoa.com> (date of access: 02.02.2021).
- Leontyev D.V., McHugh R., Fefelov K.A., Kochergina A.V. New and rare Myxomycetes of Ukraine. 2. Southwest Crimea // *Nova Hedwigia*. 2011. Vol. 92. N. 1–2. P. 245–256.
- Leontyev, D.V., Schnittler, M., Stephenson, S.L., Novozhilov, Y.K., Shchepin, O.N. Towards a phylogenetic classification of the Myxomycetes // *Phytotaxa*. 2019. Vol. 399, P. 209–238.
- Martin G.W., Alexopoulos C.J. The Myxomycetes. Iowa City, 1969. 566 p.
- Matveev A.V., Gmoshinskiy V.I. First data on Myxomycetes of Dagestan. *Trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika Dagestanskiy*. Vol. 13. 2017. S. 20–27. (in Russian)
- Matveev A.V., Gmoshinsky V.I., Prokhorov V.P. Using of the moist chamber in discovery of myxomycetes biodiversity // *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2014. Vol. 119. N. 5. S. 36–45. (in Russian)
- Mitchell D.W., McHugh R. Recent discoveries of corticolous Lichens species from the British Isles with descriptions of two new species // *Karstenia*. 2000. Vol. 40. N. 1–2. P. 103–109.
- Novozhilov Yu.K. *Opredelitel' gribov Rossii. Otdel Sliziviki. Vypusk 1. Klass Miksomitsety*. SPb. 1993. 288 s. (in Russian)
- Novozhilov Y.K., Zemlianskaia I.V., Schnittler M., Stephenson S.L. Myxomycete diversity and ecology in the arid regions of the Lower Volga River Basin (Russia) // *Fungal Diversity*. 2006. Vol. 23. P. 193–241.
- Novozhilov Yu.K., Schnittler M., Erastova D.A., Shchepin O.N. Myxomycetes of the Sikhote-Alin State Nature Biosphere Reserve (Far East, Russia) // *Nova Hedwigia*. 2017. Vol. 104. P. 183–209.
- Poulain M., Meyer M., Bozonnet J. Les Myxomycètes. Guide de détermination Tome 1. Sévrier France, 2011. 568 p. 15 pl.
- Poulain M., Meyer M., Bozonnet J. Les Myxomycètes. Tome 2. Sévrier, France, 2011. 544 p.
- Stephenson S. L., Stempen H. Myxomycetes: A Handbook of Slime Molds. Portland, 2000. 183 p.
- Tazhudinova Z.Sh. Guseynov Sh.A. Raznoobrazie flory Samurskogo lesa v okrestnosti s. Bil'bil'-Kazmal' // *Materialy nauchnoy sessii professorsko-prepodavatel'skogo sostava Dagestanskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta, posvyashchennoy 95-letiyu geroya sovet'skogo soyuza Suleymanova Rizvana Bashirovicha*. Makhachkala, 2016. S. 228–230. (in Russian)
- Wrigley de Basanta D., Estrada-Torres A. Techniques for recording and isolating Myxomycetes // *The Myxomycetes. Biology, systematics, biogeography, and ecology*. / ed.: S.L. Stephenson, C. Rojas. London. 2017. P. 333–363.
- Zapovedniki Kavkaza // *Zapovedniki SSSR* / Pod red. V.E. Sokolova, E.E. Syroechkovskogo. M., 1990. S. 45–47. (in Russian)

Сведения об авторах

Гмошинский Владимир Иванович - ст. препод. кафедры микологии и альгологии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, науч. сотр. Полистовского государственного заповедника, канд. биол. наук, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, rubisco@list.ru;

Матвеев Андрей Владимирович – сотр. кафедры микологии и альгологии биологического факультетата Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, andrmatveev@gmail.com;

Лазарева Ольга Александровна – студентка биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12. bloomyConvallaria@yandex.ru.

Information about the author

Gmoshinskiy Vladimir Ivanovich, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology Polistovsky Natural State Reserve, rubisco@list.ru;

Matveev Andrey Vladimirovich, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, andrmatveev@gmail.com;

Lazareva Olga Aleksandrovna, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, bloomyConvallaria@yandex.ru.

Вклад авторов

Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors

The authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflicts of interests

The authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 18.02.2021; одобрена после рецензирования 12.05.2021; принята к публикации 14.07.2021.

The article was submitted 18.02.2021; approved after reviewing 12.05.2021; accepted for publication 14.07.2021.

Biological series
Volume 126. Part 4
2021

C O N T E N T S

<i>Snit'ko V.P., Snit'ko L.V.</i> A New Find of a <i>Nyctalus lasiopterus</i> (Schreber, 1780) in the Urals	3
<i>Nikitsky N.B., Polevoj A.V., Vlasenko A.S.</i> On the Morphology and Phenology of Spring Dung Beetle (<i>Trypocopris vernalis</i> (Linnaeus, 1758)) in the Moscow Region	10
<i>Mustafina A.N., Abramova L.M., Golovanov Y.M., Karimova O.A.</i> Ecology and Structure of Cenopopulations of <i>Zygophyllum pinnatum</i> Cham. (Zygophyllaceae) in the Cis-Urals and Western Kazakhstan	22
<i>Gmoshinskiy V.I., Matveev A.V., Lazareva O.A.</i> New Data on Myxomycetes (=Myxogastrea, Mycetozoa) from Dagestan State Nature Reserve (North Caucasus, Russia)	37

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

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

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

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

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

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

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

Правила оформления рукописи

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

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

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

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

Конспект флоры Рязанской Мещеры / Под ред. В.Н. Тихомирова. М., 1975. 328 с. [или С. 15–25, 110–123].

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.