

БЮЛЛЕТЕНЬ  
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА  
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 121, вып. 2 2016 Март – Апрель  
Выходит 6 раз в год

---

---

BULLETIN  
OF MOSCOW SOCIETY  
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 121, part 2 2016 March – April  
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С О Д Е Р Ж А Н И Е

<b>Фомин С.В.</b> Особенности скелета конечностей прыгунчиков (Mammalia, Macroscelidea) . . . . .	3
<i>Мельников Ю.И., Гагина-Скалон Т.Н.</i> Птицы озера Байкал (с конца XIX по начало XXI столетия): видовой состав, распределение и характер пребывания . . . . .	13
<i>Свиридов А.В., Котов С.А.</i> Виды совок (Lepidoptera: Noctuidae), новые для Ивановской области. Серия: Виды совок (Lepidoptera: Noctuidae), новые для различных регионов России. Вып. 4 . . . . .	33
<i>Власов Д.В., Никитский Н.Б.</i> Фауна златок (Coleoptera, Curculionidae) Ярославской области . . . . .	36
<i>Эльканова М.Х., Ахметжанова А.А., Елумеева Т.Г., Онинченко В.Г.</i> Изменение структуры надземной фитомассы альпийской пустоши Северо-Западного Кавказа при долговременном внесении элементов минерального питания . . . . .	47
<i>Евстигнеев О.И., Солонина О.В.</i> Зубр и поддержание биоразнообразия лугов (на примере заповедника Брянский лес) . . . . .	59
<i>Калинкина В.А.</i> Становление жизненной формы клевера отменного ( <i>Trifolium eximium</i> Steph. ex DC.) в отнтогенезе . . . . .	66
<i>Казанцева Е.С., Онинченко В.Г., Кипкеев А.М.</i> Возраст первого цветения травянистых альпийских малолетников Северо-Западного Кавказа . . . . .	73
<i>Ширяев А.Г.</i> Новые сведения о клавариоидных грибах (Basidiomycota) окрестностей Звенигородской биологической станции имени С.Н. Скадовского . . . . .	81

УДК 599.38

## ОСОБЕННОСТИ СКЕЛЕТА КОНЕЧНОСТЕЙ ПРЫГУНЧИКОВ (MAMMALIA, MACROSCELIDEA)\*

С.В. Фомин<sup>1</sup>

Исследовано 10 полных скелетов взрослых экземпляров *Macroscelides proboscideus* и один неполный скелет *Elephantulus rufescens*. Для сравнения исследовали широкий круг других млекопитающих: более 1300 скелетов представителей 130 видов из 93 родов. Посткраниальный скелет обоих изученных видов Macroscelididae демонстрирует набор признаков, указывающих на высокую степень адаптации к бегу. Судя по степени удлинения костей как передней, так и задней конечности прыгунчики более продвинуты, чем наиболее быстрые представители таких групп, как зайцеобразные и парнокопытные. Относительная длина костей задних конечностей *Macroscelides proboscideus* близка к таковой у песчанок, но меньше чем у толстохвостых тушканчиков *Pygeretmus platiurus* и *P. pumilio*, а также существенно меньше, чем у пятипалых тушканчиков рода *Allactaga*. Морфология костей передних конечностей обоих видов очень сходна с таковой у ежей (*Erinaceus*, *Hemiechinus*) и может быть легко выведена из последней. Различия связаны с глубокой специализацией Macroscelididae к быстрому бегу и необычайно сильным развитием надмышечкового отверстия. Адаптация к бегу передних конечностей выражена слабее, чем у зайцеобразных. Признаки адаптации к копанию отсутствуют. Особенности скелета задней конечности свидетельствуют о выраженной адаптации к быстрому бегу. Тип специализации задней конечности очень близок к таковому у песчанок (Gerbillinae) и трехпалых тушканчиков (Dipodinae). Зайцеобразных и пятипалых тушканчиков отличает другое направление специализации задних конечностей. Таз прыгунчиков имеет конструкцию жесткого типа, характеризуется длинной и узкой подвздошной костью и ориентацией длинной оси параллельно позвоночнику без смещения в вентральном направлении. Пропорции костей задней конечности и многие детали их строения указывают на то, что по уровню специализации к бегу прыгунчики сравнимы с быстро бегающими песчанками рода *Meriones*, но существенно уступают тушканчикам таких родов, как *Allactaga*, *Allactodipus*, *Dipus*, *Jaculus* и *Paradipus*. Тем не менее по некоторым характеристикам прыгунчики превосходят всех остальных бегающих млекопитающих из числа исследованных автором.

**Ключевые слова:** прыгунчики, Macroscelidea, Mammalia, скелет конечностей, адаптация к бегу.

Прыгунчики (Macroscelididae) – одна из самых своеобразных и необычных групп современных плацентарных млекопитающих. Они обнаруживают множество уникальных, не встречающихся у других млекопитающих особенностей морфологии, экологии, физиологии и поведения. В недавнее время систематическое положение прыгунчиков было радикально пересмотрено. Отряд Насекомоядные (Insectivora), в который традиционно до конца прошлого века включали прыгунчиков, признан большинством систематиков искусственной «мусорной корзиной» и упразднен. Macroscelidea, как правило, рассматриваются в

качестве самостоятельного отряда, однако их родственные связи остаются невыясненными. Рассмотрены разные варианты филогенетической близости прыгунчиков с другими группами млекопитающих (Павлинов, 2006; Соколов, 1973; Asher, 1999; Butler, 1995; Evans, 1942; Murphy et al., 2001; Salton, Szalay, 2004; Springer et al., 1997; Springer, 1999; Stanhope et al., 1998; Zack et al., 2005); их связывают с тупайями (Scandentia), зайцеобразными (Lagomorpha), грызунами (Glires), надотрядом Afrotheria.

Несмотря на большую и постоянно нарастающую исследовательскую активность в отно-

<sup>1</sup>Фомин Сергей Валериевич – науч. сотр. кафедры зоологии позвоночных биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (svfomin@mail.ru).

\*Статья публикуется в авторской редакции.

шении прыгунчиков, очень многое еще остается малоизученным или неизвестным. Особенно это касается строения и функционирования органов локомоции. Со времен позапрошлого века (Dobson, 1882; Flower, 1885) не очень многое добавилось к нашим познаниям в этой области. Современный уровень изученности органов движения *Macroscelidea* явно недостаточен. Особенно мало внимания уделяется функциональному анализу, совершенно отсутствуют сравнения приспособительных особенностей прыгунчиков с другими группами млекопитающих, специализированными в быстром беге и прыжках.

Между тем биологическая роль локомоторного аппарата прыгунчиков несомненно очень значительна. Способ передвижения *Macroscelidea* уникален, как и сам образ жизни этих млекопитающих. Особенности локомоции всегда неразрывно связаны, или даже во многом определяют основные черты экологического и биологического своеобразия любой систематической группы животных.

Основные сведения по строению мускулатуры и скелета прыгунчиков получены еще G.E. Dobson (1882). Морфология скелета конечностей *Macroscelidea* в детальной степени рассмотрена только в работе G.F. Evans (1942). Эванс изучил все пять родов, входящих в *Macroscelididae*, сделал довольно подробные описания и рисунки всех элементов скелета, а также сравнил роды прыгунчиков между собой и с тупайями и гимнурами. Но в этих работах многие важные детали пропущены, а самое главное – описания и рисунки не позволяют проводить сравнения с другими группами млекопитающих. Среди недавних работ, посвященных в основном не макросцелидидам, приведены описания, рисунки и фотографии костей конечностей прыгунчиков и некоторые детали их строения. В статье S.P. Zack et al. (2005) есть хорошие фотографии плечевой, бедренной, большой и малой берцовых, пяточной и таранной костей *Rhynchocyon* sp. (точный вид авторы не указывают). В работе J.A. Salton, F.S. Szalay (2004) рассмотрены детали строения тарзального комплекса у *Elephantulus brachyrhyncha* и *Petrodromus tetradactylus*; J.A. Salton, E.J. Sargis (2008) рассмотрели особенности скелета передней конечности *Petrodromus tetradactylus*. В целом в настоящее время удовлетворительно изучен только тарзальный комплекс макросцелидид.

### Материал и методы

Нами изучены десять скелетов взрослых экземпляров короткоухого прыгунчика *Macroscel-*

*ides proboscideus* Shaw, 1800 и один неполный скелет рыжего прыгунчика *Elephantulus rufescens* Peters, 1878 из коллекции Зоологического музея МГУ. Пять скелетов короткоухого прыгунчика представлены полностью, у остальных не хватает некоторых элементов. У рыжего прыгунчика сохранен в отличном состоянии плечевой и тазовый пояс, большая часть позвоночника, включая поясничный и грудной отделы, почти полная плечевая кость (утрачена сама дистальная часть), бедренная кость с надколенником. Скелеты прыгунчиков получены от зверьков, живших в Московском зоопарке. Из пяти родов, составляющих семейство, самыми специализированными в быстром беге, по мнению F.G. Evans (1942), являются *Macroscelides* и *Elephantulus*. Их противоположность – род *Petrodromus* (самые примитивные и малоспециализированные в беге). О строении этих животных известно лишь по литературным данным. Для сравнения использован очень широкий спектр млекопитающих. Изучены 130 видов из 70 родов фауны России и 23 рода мировой фауны, всего более 1300 скелетов. Более детально материал, использованный для сравнения, описан в работах С.В. Фомина, В.С. Лобачева (2000) и С.В. Фомина (2006).

Измерения проводились штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Техника измерений костей скелета конечностей и вычисления индексов описана в работе С.В. Фомина (2006). Из этой же работы взяты сравнительные данные по размерам и пропорциям элементов скелета тушканчиковобразных (*Dipodidae*) и другим группам мелких млекопитающих. Измерение отделов позвоночника проводили следующим образом. Позвоночник прикладывали к листу бумаги, и прорисовывали границу позвоночника по вентральной границе тел позвонков. Полученную линию разбивали на 7–9 сегментов, максимально близких по форме к прямой линии. Длину каждого сегмента измеряли штангенциркулем и суммировали. Рисунки выполнены как прорисовки с фотографий и сканов костей.

### Результаты

**Пропорции конечностей.** Абсолютные размеры костей скелета конечностей короткоухого и рыжего прыгунчиков приведены в табл. 1. В табл. 2 приведены данные по отношению (в процентах) длины костей конечностей к суммарной длине грудного и поясничного отделов позвоночника у короткоухого прыгунчика и у ряда других групп млекопитающих. Для срав-

Т а б л и ц а 1

**Размеры костей (мм) скелета конечностей короткоухого прыгунчика *Macroscelides proboscideus* и *Elephantulus rufescens* (взрослые особи)**

Название кости	<i>M. proboscideus</i>			<i>E. rufescens</i>
	<i>n</i>	средний размер, мм	размер минимальный–максимальный, мм	размер, мм
Грудной и поясничный отделы позвоночника	7	44,52	40,8–48,1	44,1
Лопатка	8	17,46	16,9–17,8	17,5
Ключица	5	10,14	9,8–10,3	10,5
Плечо	6	17,98	17,4–18,4	–
Локтевая	4	28,40	27,5–29,1	–
Лучевая	4	24,10	23,8–24,7	–
Таз	9	21,74	20,7–22,4	25,7
Бедро	8	24,03	23,3–24,9	24,4
Голень	5	38,24	37,5–39,2	–
Метатарзалия III	5	19,04	18,6–19,5	–

Т а б л и ц а 2

**Средние значения отношения длин костей конечностей млекопитающих (%) к суммарной длине грудного и поясничного отделов позвоночника\***

Название вида	Плечо	Лучевая	Бедро	Голень	Стопа
<i>Macroscelides proboscideus</i>	41,0	56,9	53,9	87,5	78,7
<i>Meriones meridianus</i>	29,0	30,0	41,0	52,0	48,6
<i>Sicista betulina</i>	27,1	31,0	34,2	45,8	52,3
<i>Pygeretmus platiurus</i>	25,0	31,2	53,8	78,3	85,7
<i>Pygeretmus pumilio</i>	23,1	25,9	56,2	81,3	97,6
<i>Allactaga major</i>	23,1	25,9	56,2	81,3	97,6
<i>Allactaga elater</i>	25,0	30,5	64,0	95,0	112,5
<i>Lepus timidus</i>	34,3	37,6	40,2	48,2	46,1
<i>Lepus europaeus</i>	33,7	37,9	40,5	47,5	43,3
<i>Capreolus capreolus</i>	33,2	45,4	41,7	51,7	69,9
<i>Giraffa camelopardalis</i>	48,5	83,0	48,5	55,5	106,0

\*Данные по *Macroscelides proboscideus* принадлежат автору, остальные по: П.П. Гамбарян (1972).

нения выбраны хорошо бегающая полуденная песчанка *Meriones meridianus*, способная при стартовом ускорении совершать до нескольких циклов двуногого рикошета; несколько представителей тушканчиковобразных, представляющие разнообразные уровни специализации в двуногом рикошете, быстро бегающие зайцеобразные

(*Lepus*) и копытные с удлинёнными конечностями – козуля *Capreolus capreolus* и жираф *Giraffa camelopardalis*.

Кости как передней, так и задней конечности короткоухого прыгунчика, значительно удлинены. Регулярно встречающиеся в литературе представления о вторичном укорочении сегмен-

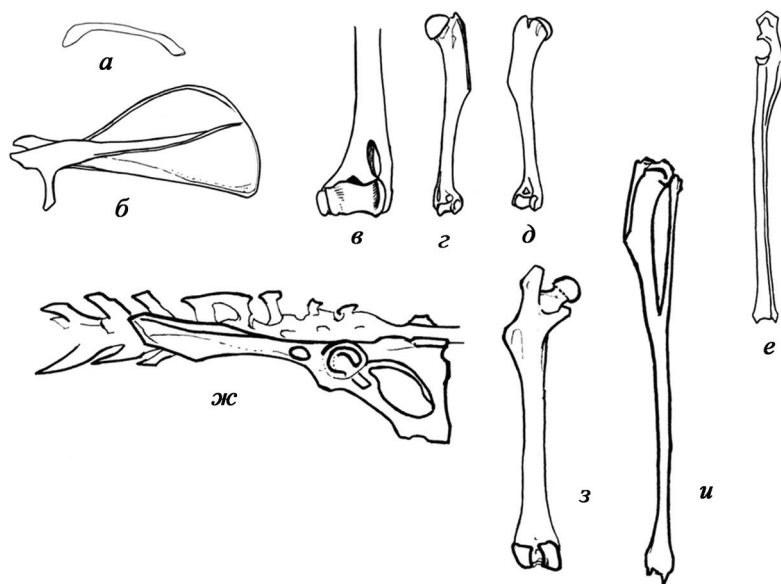
тов передней конечности неверны. Наоборот, плечо и особенно предплечье *Macroscelides* значительно длиннее (см. табл. 2), чем у миоморфных грызунов *Meriones*, *Dipodoidea*, зайцев *Lepus* и копытных (кроме жирафа). Длина лучевой кости составляет более половины суммарной длины грудного и поясничного отделов позвоночника (56,9%), это в 1,5 раза больше, чем у полуденной песчанки. Данные S.L. Bergman (1985) показывают, что у *Elephantulus edwardii* соотношение общей длины передней конечности к общей длине задней составляет 0,55, т.е. такое же как у песчанок *Meriones*, *Gerbillus*, мышевидных хомячков *Calomyscus* (0,44–0,54), в полтора раза больше, чем у гетеромиид рода *Dipodomys* (0,32–0,35), почти вдвое больше, чем у тушканчиков *Allactaga* и *Jaculus* (0,27–0,30).

По относительной длине ступни, бедренной и большеберцовой костей короткоухий прыгунчик очень значительно превосходит зайцев рода *Lepus*. Особенно велика разница в относительных размерах более дистальных элементов: голень у *Macroscelides* составляет в среднем 87,5% длины грудного и поясничного отделов позвоночника, у *Lepus* – 47,5–48,2%, ступня соответственно 78,7 и 43,3–46,1%. Показатели относительной удлиненности сегментов задней конечности *Macroscelides* и высокоспециализированных в беге тушканчиков очень близки, хотя *Allactaga elater* (по данным П.П. Гамбаря-

на (1972)) все же несколько превосходят показатели короткоухого прыгунчика. В сравнении со специализированными быстробегающими копытными (косуля) все кости как передней, так и задней конечности у *Macroscelides proboscideus* существенно длиннее (табл. 2).

**Передняя конечность.** Ключица крупная (рисунок, а), длина составляет 56,2–60,6% (*Macroscelides*) и 60,0% (*Elephantulus*) от длины лопатки. Такие же показатели характерны для тушканчиков подсемейств *Allactaginae* и *Dipodinae* (55–60%). У землероек ключица относительно длиннее: 60–74% (*Sorex*), 69–76% (*Blarina*), 71–77% (*Neomys*), 79–84% (*Crociodura*). Ключица слабо изогнута.

Лопатка с относительно невысоким лопаточным гребнем (рисунок, б), бугор гребня не выражен. Специальная площадка большой круглой мышцы в области каудального угла лопатки отсутствует, что свидетельствует об отсутствии специализации в рытье передними конечностями (Фомин, 2011). Позвоночный край лопатки округлый, в краниальный край переходит плавно без образования выступающего угла. Рисунок лопатки *Macroscelides* в работе F.G. Evans (1942), на котором оба эти края сходятся почти под 90° с образованием довольно резкого выходящего угла, не точен. Кроме того, лопатка значительно менее широкая, форма и соотношение размеров акромиального и метаакромиального



Кости конечностей короткоухого прыгунчика *Macroscelides proboscideus*: а – левая ключица, спереди, б – левая лопаточная кость, снаружи, в – дистальный конец левой плечевой кости, г – левая плечевая кость, снаружи, д – левая плечевая кость, изнутри, е – левые локтевая и лучевая кости, ж – левая тазовая кость и позвонки, снаружи, з – левая бедренная кость, сзади, и – левые большая и малая берцовые кости, снаружи



отростков также не соответствуют действительности. Акромиальный отросток широкий, мощный, не выступает или почти не выступает вперед за уровень кораконидного отростка, не отклонен краниально. Лопаточный гребень относительно короткий – 95,5–101,2% (*Macroscolides*) и 102,8% (*Elephantulus*) от длины лопатки. Имеется очень сильно развитый метакромиальный отросток – это наиболее примечательная черта в строении лопаточной кости прыгунчиков. Он составляет приблизительно 25% от длины лопатки и отходит перпендикулярно лопаточному гребню. Крупный метакромиальный отросток, судя по описаниям и рисункам F.G. Evans (1942), имеется у всех пяти родов прыгунчиков. Свободный конец метакромиального отростка, как и у Soricidae, имеет расширение. Наличие крупных расходящихся акромиального и метакромиального отростков, образующих характерную «вилочку», придает сходство со строением лопатки *Erinaceus*, *Hemiechinus*, *Echinosorex* из Erinaceomorpha и Soricidae из Soricomorpha. По строению лопатки прыгунчикам близки именно те группы животных, которые до конца XX в. считались их близкими родственниками и объединялись с ними в один отряд Insectivora.

Крупный, хорошо выраженный метакромиальный отросток встречается еще у многих кавиоморфных грызунов и у зайцеобразных. У последних он достигает самых больших размеров, вероятно, среди всех млекопитающих. Неожиданным фактом является то, что по относительной длине отросток у пищух (*Ochotona*) значительно больше, чем у зайцев (*Lepus*). L. Seckel и C. Janis (2008) посвятили анализу встречаемости метакромиального отростка в разных группах млекопитающих отдельное исследование. Они предполагают, что наличие длинного метакромиона является приспособлением к быстрому бегу. По их мнению, только у кавиоморфных грызунов крупный метакромион является исходной, примитивной особенностью, а в остальных группах, таких как зайцеобразные и прыгунчики, этот отросток возник параллельно и независимо.

Функциональное преимущество наличия крупного метакромиона для стремительного бега L. Seckel и C. Janis (2008) видят в том, что его присутствие создает особенно благоприятные возможности для работы *mm. acromiotrapezius* и *levator scapulae ventralis*. Эти мышцы начинаются на задней части черепа, а первый еще на шейных и первых грудных позвонках, оканчиваясь на свободном конце метакромиального от-

ростка. Большая длина этого отростка действительно выгораживает для обеих мышц большее пространство. Однако само положение этих мускулов предполагает, что они не могут в значительной степени способствовать основным рабочим движениям при быстром беге – разгибанию суставов передней конечности и ее ретракции. В фазе полета они, безусловно, могут способствовать быстрому выносу передней конечности вперед, однако необходимости в длинном метакромиальном отростке для этого нет. Самые быстро бегающие млекопитающие (копытные и хищные), наоборот, зачастую имеют маленькие акромиальный и метакромиальный отростки или не имеют их вообще. Присутствие очень сильно развитого метакромиального отростка у землероек (Soricidae), ежей и гимнур, (*Erinaceus*, *Hemiechinus*, *Echinosorex*) плохо согласуется с предположением L. Seckel и C. Janis.

Сама лопатка и предостная ямка узкие как у *Macroscolides*, так и у *Elephantulus* (соответственно 41,2–55,6 и 38,2%, 18,5–21,3 и 18,8% от длины лопатки). Предостная и заостренная ямки примерно одинаковой ширины, сильной диспропорции в их размерах нет. Кораконидный отросток небольшой. Шейка не выделяется мощностью – 10,7% от длины лопатки у *Macroscolides* и 11,4% у *Elephantulus*. Такие же показатели типичны для тушканчиков (Dipodidae), у полевок (Arvicolidae), хомяков (Cricetinae), крыс и мышей (Muridae) – шейка часто более широкая (до 14–15% от длины лопатки и более).

Плечевая кость (рисунок, в, з, д) удлинённая и узкая, но диафиз при этом достаточно мощный, его диаметр в самом узком месте составляет 8,6–9,9% от длины кости. Сходные показатели у представителей подсемейств Allactaginae и Dipodinae, песчанок родов *Rhombomys* и *Meriones*, полевок родов *Microtus* и *Clethrionomys*. Обужены и проксимальный и дистальный концы плечевой кости (соответственно 15,5–20,1 и 13,8–17,5% от длины плеча), но менее сильно, чем у зайцев рода *Lepus* (15,4–17,1 и 10,7–12,4%). Это свидетельствует о меньшей приспособленности передних конечностей к стремительному бегу у *Macroscolides proboscideus*, чем у *Lepus*. Кроме того, по специализации блока плечевой кости короткоухий прыгунчик далеко отстает от представителей Leporidae. В отличие от последних у *Macroscolides proboscideus* имеется и отчетливый, хотя и невысокий дельтовидный гребень (его высота, измеренная вместе с диафизом, составляет 11,6–14,4% от длины плеча). Дельтовидный гребень короче, чем у Soricidae,

Muridae, Arvicolidae (30,8% от длины плеча против 42–51, 43–53 и 41–54% соответственно).

Головка плечевой кости округлой или округло-треугольной формы, без признаков перехода к удлинённо-овальной форме, а следовательно, без тенденции превращения плечевого сустава в одноосный. Гребень латерального надмыщелка не выражен, медиальный надмыщелок плоский и очень невысокий. Дистальный конец кости узкий (19,3–20,11% от общей длины плеча), намного уже, чем у землероек (28,3–39,3%). Строение надмыщелков свидетельствует о низком уровне развития сгибателей и разгибателей кисти и длинных сгибателей и разгибателей пальцев, а также об отсутствии специализации в рытье передними конечностями.

Надмыщелковое отверстие относительно очень крупное, нетипичной удлинённо-овальной формы, вытянутое вдоль длинной оси плеча. Н.Н. Ильенко (1977) попытался связать наличие надмыщелкового отверстия со специализацией в рытье и лазании. Такое объяснение встречает множество противоречий и не представляется нам удовлетворительным (Фомин, Лобачев, 2000). В случае с прыгунчиками присутствие надмыщелкового отверстия также, по моему мнению, не связано с адаптациями *Macroscelides* к рытью передними конечностями или к лазанию. O.S. Landry (1958) рассмотрел три гипотезы, объясняющие наличие или отсутствие отверстия, и все их отверг. Сам он предположил, что надмыщелковый отросток предотвращает соскальзывание (падение) срединного нерва, проходящего через надмыщелковое отверстие. Такое объяснение также представляется совершенно неудовлетворительным. У огромного числа млекопитающих (Фомин, Лобачев, 2000) нет ни надмыщелкового отверстия, ни надмыщелкового отростка, однако срединный нерв никуда не соскальзывает.

Интересно, что на фотографии плечевой кости *Rhynchocyon* из S.P. Zack et al. (2005) надмыщелковое отверстие далеко не столь сильно гипертрофировано, как у *Macroscelides*, а имеет типичное строение, как, например, у ежей или беличьих. Основываясь на изучении большого фрагмента плечевой кости *Elephantulus rufescens* из ЗМ МГУ, у которого сохранена верхняя часть надмыщелкового отверстия, можно считать, что foramen entericondylaris этого вида по размеру и строению очень близко к таковому у *Macroscelides proboscideus*. У исследованных прыгунчиков имеется надблоковое отверстие округло-треугольной формы.

Кости предплечья (рисунок, е) сильно удлинены. Локтевой отросток очень короткий (10,3% от длины локтевой кости). По этому показателю из наземных бегающих форм короткоухого прыгунчика превосходят только зайцы (*Leporidae*). Кроме пропорций, свидетельствующих об очень высоком уровне специализации по скоростному типу (ширина локтевой и лучевой костей в узком месте составляет всего 3,4% от длины локтевой кости), кости предплечья *Macroscelides* обладают еще двумя своеобразными чертами. Во-первых, дистальная часть локтевой кости в области контакта с лучевой костью резко истончается, становится почти нитевидной и плотно сливается с ней. Вопрос о срастании локтевой и лучевой костей остается неясным. Преобразования подобного рода можно наблюдать у копытных. Вторая особенность – стиловидные отростки на дистальных концах локтевой и лучевой костей очень слабо развиты.

**Задняя конечность.** Таз прыгунчиков (рисунок, ж) относительно очень крупный: у короткоухого прыгунчика 45–55% от совместной длины поясничного и грудного отделов позвоночника, 56,5% у рыжего прыгунчика. Для млекопитающих эти значения близки к максимальным показателям. Такой большой таз встречается у высокоспециализированных видов, глубоко приспособленных к плаванию (*Galemys*, *Desmana*, *Castor*) копияльным способом (гребля преимущественно задними конечностями, работающими как в спортивном стиле брасс) (Мордвинов, 1984; Лобачев, Фомин, 2003; Фомин, Лобачев, 2003). У видов, приспособленных к стремительному рикошетирующему бегу, по мере нарастания совершенства относительная величина таза также увеличивается (Фокин, 1972). Например, размер таза относительно позвоночника составляет 23,8% у *Sicista betulina*, 35–39% у высокоспециализированных *Allactaginae* (*Allactaga*) и *Dipodinae* (*Dipus*, *Paradipus*, *Jaculus*). Таз ярко выраженного жесткого типа (Роговский, 1967), длинная ось подвздошной кости ориентирована параллельно позвоночнику, как у песчанок (*Gerbellinae*) и трехпалых тушканчиков (*Dipodinae*). У пятипалых тушканчиков *Allactaginae* и зайцев *Lepus* таз шарнирного типа, он лучше подходит для бега по более жестким поверхностям (Фомин, 2006).

Подвздошная кость у *Macroscelides* длинная (61,3–64,7% от длины таза), гораздо длиннее, чем у тушканчиков подсемейств *Allactaginae* и *Dipodinae* (49–58%, у высокоспециализированных в быстром беге видов 49–54%), поста-



цетабулярный отдел таза, наоборот, укорочен. У единственного экземпляра *Elephantulus* подвздошная кость намного короче – 54,5% от длины таза. Это значение близко к относительной длине *os ilium* у относительно слабо специализированных представителей в быстром беге пятипалых (*Pygeretmus*) и трехпалых тушканчиков (*Stylodipus*, *Eremodipus*). Хорошо развит мюллеров бугор без выраженной вершины и обособлен бугорок прямой мышцы бедра (высокий, в форме узкого вытянутого овала, ориентированного вдоль длинной оси таза). Наличие бугорка – черта свойственная млекопитающим, приспособленным к стремительному бегу и прыжкам. У относительно менее специализированных в стремительном беге форм бугорок имеет форму вытянутого в передне-заднем направлении овала (как у *Elephantulus* и *Macroscelides*), у более специализированных – округлой формы. Однако у форм, достигших высших уровней специализации, бугорок сухожилия прямой мышцы бедра превращается в отпечаток овальной формы на теле подвздошной кости (зайцы *Lepus*, тушканчики родов *Allactaga*, *Allactodipus*, *Dipus*, *Jaculus*, *Paradipus*).

**Подвздошная кость не широкая.** Нисходящая ветвь седалищной кости отклонена назад, гребень на ней очень короткий (но высокий) и очень хорошо обособлен. Одним из основных индикаторов, характеризующих степень приспособления к быстрому бегу, по И.М. Фокину (1972), является относительная ширина седалищной кости (вычисляется как отношение расстояния от каудодорзального угла таза до ближайшей точки запирающего отверстия). У *Macroscelides* этот показатель не очень высок (18,0–18,8% от длины таза), сильно уступает таковому у трехпалых и пятипалых тушканчиков (21,7–29,3%), у *Oryctolagus* и *Lepus* (20,5–26,7%) и примерно соответствует его значению у родов *Meriones*, *Rhombomys* (Gerbellidae), *Rattus* (Muridae). У *Elephantulus* ширина *os ischium* еще меньше, чем у *Macroscelides* – 15,2% от длины таза. Лобковая кость относительно короткая. Симфиз не короткий (длина его составляет примерно один-полтора диаметра вертлужной впадины), отнесен назад, расположен в самой каудальной части таза. Нисходящая ветвь седалищной кости отклонена назад, как у трехпалых тушканчиков, а не вперед, как у пятипалых тушканчиков и Leporidae.

В целом строение тазовой кости прыгунчиков не несет признаков очень глубокой специализации в быстром беге. Уровень специализации не

выше, чем у хорошо бегающих песчанок рода *Meriones* и заметно уступает таковому высокоспециализированных тушканчиков (*Allactaga*, *Allactodipus*, *Dipus*, *Jaculus*, *Paradipus*). Прыгунчики при этом выделяются большими размерами таза относительно собственно тела, которое охарактеризовано суммарной длиной грудного и поясничного отделов позвоночника. Длина позвоночника в нашей работе измерена наименее точно.

Бедренная кость (рисунок, з) по уровню специализации в быстром беге также явно уступает настоящим тушканчикам (*Allactaginae* и *Dipodinae*) и примерно соответствует уровню специализации песчанок рода *Meriones*. Это заключение вытекает из следующих особенностей строения бедренной кости короткоухого прыгунчика: диафиз кости прямой, а не выгнут вперед, как у высокоспециализированных тушканчиков. Большой вертел выше головки и не отклонен наружу, не столь массивный. Шейка относительно узкая, головка типичная полусферическая, а не цилиндрическая, не имеет дополнительной фасетки, характерной для *Allactaginae* и *Dipodinae*. Между большим и малым вертелами отсутствует межвертельный гребень. Очень сильно развит и хорошо обособлен третий вертел, который имеет при этом выраженную вершину. Высота его вместе с диафизом составляет 15,4–15,8%, а длина от проксимального конца – 28,9–31,6% от длины бедра. Такие же показатели характерны для песчанок *Rhombomys* и *Meriones*. У высокоспециализированных в быстром беге тушканчиков третий вертел вообще редуцируется. У зайцев рода *Lepus* при равной относительной высоте третьего вертела он значительно короче (19–22% от длины бедра), а вершина сдвинута проксимально. Борозда надколенника не скошена под углом к длинной оси диафиза бедренной кости.

Берцовые кости (рисунок, и) в дистальной части слиты, длина участка срастания составляет 64,5–67,3% от длины большеберцовой кости. Участок срастания относительно длиннее, чем даже у трехпалых и пятипалых тушканчиков. У прыгунчиков вида *Rhynchocyon* sp. этот показатель идентичен таковому у *Macroscelides proboscideus* и составляет 67,2% (вычислен по фотографии из S.P. Zack et al. (2005)).

Поперечные размеры большеберцовой кости у короткоухого прыгунчика также меньше, чем у высокоспециализированных *Dipodidae*, а гребень большеберцовой кости короче и резко обособлен в своей дистальной части. В этом отношении *Macroscelides proboscideus* сходен

с трехпальными тушканчиками (*Dipodinae*), а не с пятипальными (*Allactaginae*). Очень своеобразная особенность прыгунчика – и латеральная, и медиальная лодыжки образуют очень хорошо обособленные тонкие, высокие шиловидные отростки, направленные дистально, параллельно длинной оси голени. J. A. Salton, F.S. Szalay (2004) считают, что такое строение крайне выгодно при прыжках и быстром беге, так как отростки стабилизируют ступню, ограничивая работу в голеностопном суставе только сгибательно-разгибательными движениями. Нет характерного для трехпалых и пятипалых тушканчиков S-образного изгиба большеберцовой кости.

По степени удлинения метатарзалий короткоухий прыгунчик фактически идентичен трехпальным тушканчикам. Отношение ширины трех средних метатарзалий к длине III метатарзалии у *Macroscelides* – 15,9–18,5%, у *Dipodinae* – 14,4–18,3%. Такой же этот показатель (18,7%) и у *Elephantulus* (вычислен по рисунку из работы F.G. Evans (1942)).

### Заключение

Скелет конечностей короткоухого прыгунчика обладает набором особенностей, свидетельствующих о высоком уровне приспособлений к стремительному бегу. По степени удлинения костей как передней, так и задней конечности он превосходит самых быстробегающих представителей таких высокоспециализированных групп, как зайцеобразные и парнокопытные. Относительная длина костей задних конечностей короткоухого прыгунчика близка к таковой у тушканчиков, но все же несколько меньше, чем у толстохвостых тушканчиков (*Pygeretmus platiurus* и *P. pumilio*) и заметно уступает земляным зайцам (*Allactaga*).

Особенности строения костей передней конечности обоих изученных видов близ-

ки к особенностям эринацеоморф (*Erinaceus*, *Hemiechinus*) и с легкостью могут быть выведены из последних. Отличия касаются в основном очень сильной специализации костей прыгунчиков по скоростному типу и необычно сильным развитием надмышцелкового отверстия плечевой кости. Черты адаптивных приспособлений передней конечности к быстрому бегу выражены слабее, чем у зайцеобразных. Нет никаких указаний на приспособления к рытью – на лопатке отсутствует площадка большой круглой мышцы, гребень по каудальному краю лопатки не развит, а сам край не усилен, дельтовидный гребень плечевой кости крайне невысокий и короткий, не развит гребень латерального надмышцелка, а медиальный надмышцелок (невысокий, локтевой отросток относительно очень короткий) составляет не более 12% от длины локтевой кости, дистальная часть локтевой кости слабая, тонкая, вероятно, слита с также крайне тонкой лучевой костью.

Скелет задней конечности демонстрирует глубокие адаптации к быстрому бегу, при этом он специализирован по типу, очень близкому к песчанкам (*Gerbellinae*) и трехпальным тушканчикам (*Dipodinae*). Таз прыгунчиков относится к жесткому типу, с длинной, узкой подвздошной костью, длинная ось которой ориентирована параллельно позвоночнику и не отклонена вентрально. Пропорции костей, а также многочисленные детали строения, показывают, что задняя конечность прыгунчиков по уровню специализации соответствует быстро бегающим песчанкам *Meriones*, но значительно уступает уровню высокоскоростных тушканчиков родов *Allactaga*, *Allactodipus*, *Dipus*, *Jaculus*, *Paradipus*.

Автор выражает глубокую признательность сотрудникам Зоологического музея МГУ А.А. Лисовскому и В.С. Лебедеву за помощь в работе с коллекциями.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### [REFERENCES]

- Ильенко Н.Н. Защитная роль надмышцелкового отверстия плечевой кости для срединного нерва позвоночных // Вестн. зоол. 1977. № 5. С. 49–53 [Il'enko N.N. Zashchitnaya rol' nadmyshchelkovogo otverstiya plechevoj kosti dlya sredinnogo nerva pozvonochnykh // Vestn. Zool. 1977. № 5. S. 49–53].
- Лобачев В.С., Фомин С.В. Особенности строения скелета задней конечности мелких млекопитающих в связи с приспособлением к плаванию // Териофауна России и сопредельных территорий. М., 2003. С. 198. (Мат-лы Междунар. совещ. 6–7 февр. 2003 г.) [Lobachev V.S., Fomin S.V. Osobennosti stroeniya skeleta zadnej konechnosti melkikh mlekopitayushchikh v svyazi s prispoblenijem k plavaniyu // Teriofauna Rossii i sopredel'nykh territorij. M., 2003. S. 198. (Mat-ly Mezhdunar. soveshch. 6–7 fevr. 2003 g.)].
- Мордвинов Ю.Э. Функциональная морфология плавания птиц и полуводных млекопитающих. Киев,

1984. 167 с. [Mordvinov Yu.E. Funktsionalnaya morfologiya plavaniya ptits I poluvodnykh mlekopitayushchikh. Kiev, 1984. 167 s.].
- Павлинов И.Я. Систематика современных млекопитающих // Сб. тр. Зоологического музея МГУ. Т. 47. М., 2006. 295 с. [Pavlinov I.Ya. Sistematika sovremennykh mlekopitayushchikh // Sb. Tr. Zoologicheskogo museya MGU. T. 47. M., 2006. 295 s.].
- Роговский П.Я. Морфо-функциональные типы скелета тазового пояса млекопитающих // Вопросы бионики. М., 1967. С. 588–592 [Rogovskij P.Ya. Morfo-funktional'nye tipy skeleta tazovogo poyasa mlekopitayushchikh // Voprosy bioniki. M., 1967. S. 588–592].
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. Т. 1. (Отряды: однопроходных, сумчатых, насекомоядных, шерстокрылов, рукокрылых, приматов, неполнозубых, ящеров). М., 1973. 432 с. [Sokolov V.E. Sistematika mlekopitayushchikh. T. 1. (Otryady: odnoprokhodnykh, sumchatykh, nasekomoyadnykh, sherstokrylov, rukokrylykh, primatov, nepolnozubykh, yashcherov). M., 1973. 432 s.].
- Фомин С.В. Сравнительно-морфологический анализ скелета конечностей грызунов надсемейства тушканчикообразных (Dipodoidea). Дис. ... канд. биол. наук. М., 2006. 179 с. [Fomin S.V. Sravnitel'no-morfologicheskij analiz skeleta konechnostej gryzunov nadsemejstva tushkanchikoobraznykh (Dipodoidea). Dis. ... kand. boil. nauk. M., 2006. 179 s.].
- Фомин С.В. Особенности скелета передней конечности *Macroscelides proboscideus* (MACROSCELIDEA, MAMMALIA) // Териофауна России и сопредельных территорий. М., 2011. С. 501. (Мат-лы междунар. совещ. 1–4 февр. 2011 г., г. Москва) [Fomin S.V. Osobennosti skeleta perednej konechnosti *Macroscelides proboscideus* (MACROSCELIDEA, MAMMALIA) // Teriofauna Rossii i sopredel'nykh territorij. M., 2011. S. 501. (Mat-ly mezhdunar. soveshch. 1–4 fevr. 2011 g., g. Moskva)].
- Фомин С.В., Лобачев В.С. Надмышцелковое отверстие плечевой кости и его использование в систематике млекопитающих // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. М., 2000. С. 168–170 [Fomin S.V., Lobachev V.S. Nadmyshchelkovoe otverstie plechevoj kosti i ego ispolzovanie v sistematike mlekopitayushchikh // Sistematika i filogeniya gryzunov i zajtseobraznykh. M., 2000. S. 168–170].
- Фомин С.В., Лобачев В.С. Уровни специализации мелких млекопитающих, приспособленных к плаванию // Териофауна России и сопредельных территорий. М., 2003. С. 368–369. (Мат-лы междунар. совещ. 1–4 февр. 2011 г., г. Москва) [Fomin S.V., Lobachev V.S. Urovni spetsializatsii melkikh mlekopitayushchikh, prisposoblennykh k plavaniyu // Teriofauna Rossii i sopredel'nykh territorij. M., 2003. S. 368–369. (Mat-ly mezhdunar. soveshch. 1–4 fevr. 2011 g., g. Moskva)].
- Asher R.J. A morphological basis for assessing the phylogeny of the «Tenrecoidea» (Mammalia, Lipotyphla) // Cladistics. 1999. Vol. 15, N 3. P. 231–252.
- Butler P.M. Fossil Macroscelidea // Mammal Review. 1995. Vol. 25. N1–2. P. 3–14.
- Berman S.L. Convergent evolution in the hindlimb of bipedal rodents // J. of Zool. Systematics and Evolutionary Research. 1985. Vol. 23, N1. P. 59–77.
- Corbet G.B., Hanks J. A revision of the elephant-shrews, family Macroscelididae // Bul. of the British Museum Natural History. Zool. 1968. Vol. 16. N 2. P. 45–111.
- Dobson G.E. A Monograph of the Insectivora, Systematic and Anatomical. Part 1. L., 1882.
- Evans F.G. The osteology and relationships of the elephant shrews (Macroscelididae) // Bul. Am. Museum of natural history. 1942. Vol. 80. N 4. P. 85–125.
- Flower W.H. An introduction to the osteology of the Mammalia. L., 1885. 382 p.
- Koontz F.W., Roeper N.J. *Elephantulus rufescens* // Mammalian Species. 1983. N 204. P. 1–5.
- Landry O.S. The function of the entepicondylar foramen in mammals // American Midland Naturalist. 1958. Vol. 60. N. 1. P. 100–112.
- Murphy W.J., Eisirik E., O'Brian S.J., Madsen O., Scally M., Douady C.J., Teeling E., Ryder O.A., Stanhope M.J., de Jong W.W., Springer M.S. Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics // Science. 2001. Vol. 294, N 5550. P. 2348–2351.
- Salton J.A., Szalay F.S. The tarsal complex of Afro-Malagasy Tenrecoidea: a search for phylogenetically meaningful characters // J. Mammalian Evolution. 2004. Vol. 11. N 2. P. 73–104.
- Salton J.A., Sargis E.J. Evolutionary Morphology of the Tenrecoidea (Mammalia) forelimb skeleton // Mammalian evolutionary morphology. A Tribute to Frederick S. Szalay. Dordrecht, 2008. P. 51–71.
- Salton J.A., Sargis E.J. Evolutionary morphology of the Tenrecoidea (Mammalia) hindlimb skeleton // J. of Morphology. 2009. Vol. 270. N 3. P. 367–387.
- Seckel L., Janis C. Convergences in scapula morphology among small cursorial mammals: an osteological correlate for locomotory specialization // J. of Mammalian Evolution. 2008. Vol. 15. N 4. P. 261–279.
- Springer M.S., Cleven G.C., Madsen O., de Jong W.W., Waddell V.G., Amrine H.M., Stanhope M.J. Endemic African mammals shake the phylogenetic tree // Nature. 1997. Vol. 388. P. 61–64.
- Springer M.S., Amrine H.M., Burk A., Stanhope M.J. Additional support for Afrotheria and Paenungulata, the performance of mitochondrial versus nuclear genes, and the impact of data partitions with heterogeneous base compounds // Systematic Biology. 1999. Vol. 48. N 1. P. 65–75.
- Stanhope M.J., Waddell V.G., Madsen O., de Jong W., Hedges S.B., Cleven G.C., Kao D., Springer M.S. Molecular evidence for multiple origins of Insectivora and for a new order of endemic African insectivore mammals // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of the United States of America. 1998. Vol. 95. N 17. P. 9967–9972.
- Zack S.P., Penkrot T.A., Bloch J.I., Rose K.D. Affinities of 'hyposodontids' to elephant shrews and a Holarctic origin of Afrotheria // Nature. 2005. Vol. 434. P. 497–501.

## FEATURES OF LIMB SKELETON OF ELEPHANT SHREWS (MAMMALIA, MACROSCELIDEA)

S.V. Fomin<sup>1</sup>

There have been studied 10 skeletons of adult *Macroscelides proboscideus* specimens, and one incomplete skeleton of *Elephantulus rufescens*. Also, a very wide range of mammals have been researched for comparison: in total more than 1300 skeletons belonging to 130 species of 93 genera. Postcranial skeletons of both studied Macroscelididae species demonstrate a set of features that indicate a high level of adaptations to running. According to the elongation of bones, both fore and hind limbs outperform most rapidly running representatives of such groups as lagomorphs and artiodactyls. The relative length of the hind limb bones of *Macroscelides proboscideus* is close to that of gerbils, but is slightly less than even the fat-tailed jerboas *Pygeretmus platiurus* and *P. pumilio* and markedly inferior to five-toed jerboas *Allactaga*. Morphological features of the forelimb bones of both species seem to be very similar to the characteristics of erinaceomorphes (*Erinaceus*, *Hemiechinus*) and can easily be deduced from the latter. The differences are mostly connected with very strong specialization of Macroscelididae in rapid run and with an unusually strong development of entepicondylar foramen. Forelimb adaptations to fast running are less expressed than in lagomorphs. There are no any indications of adaptation to digging. The hind limb skeleton shows deep adaptation to fast running, while it is specialized by type very close to that of gerbils (Gerbellinae) and three-toed jerboas (Dipodinae). Lagomorphs and five-toed jerboas have a different direction of hind limb specialization. The pelvis of Macroscelididae refers to a rigid type with a long narrow iliac bone and a long axis oriented parallel to the spine which is not ventrally deflected. The proportions of the hind leg bones, as well as many details of the structure, show that the level of Macroscelididae specialization in cursiriality corresponds to the one of fast running gerbils *Meriones*, but is significantly lower than in such jerboa genera as *Allactaga*, *Allactodipus*, *Dipus*, *Jaculus*, *Paradipus*. Nevertheless, in some features elephant shrews surpass all other cursorial mammals that the author has researched.

**Key words:** elephant shrews, Macroscelidea, Mammalia, limb skeleton, adaptations to running.

<sup>1</sup>Fomin Sergej Valer'evich, scientist, department of vertebrate zoology, biological faculty, Moscow State Lomonossov-University, Dr (Biology)



УДК 598.2:57.017.24(571.5)

## ПТИЦЫ ОЗЕРА БАЙКАЛ (С КОНЦА XIX ПО НАЧАЛО XXI СТОЛЕТИЯ): ВИДОВОЙ СОСТАВ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ХАРАКТЕР ПРЕБЫВАНИЯ

Ю.И. Мельников<sup>1</sup>, Т.Н. Гагина-Скалон<sup>2</sup>

На основании многолетних работ (1968–2016 гг.) и анализа литературы рассматривается динамика фауны птиц котловины оз. Байкал более чем за 150-летний период. Анализ собранных данных проведен за два больших периода: конец XIX – первая половина XX столетия (до начала явного потепления климата в конце 40-х и начале 50-х годов прошедшего столетия) и вторая половина XX и начало XXI столетия. Согласно последним данным, на это время приходится окончание векового цикла климата и, возможно, многовекового цикла продолжительностью 1800 лет, заканчивающегося тепло-сухим периодом (Воронин и др., 2014). Значительное потепление климата Северной Евразии, наиболее сильно выраженное в Восточной Сибири, привело к увеличению численности птиц в котловине оз. Байкал с 321 до 405 видов. Причиной такой динамики фауны птиц было их выселение из Центральной Азии (Монголия и Северо-Восточный Китай) в связи с развитием здесь длительного маловодного периода в климатическом цикле, вероятнее всего, многовекового уровня. Наиболее заметные качественные изменения в фауне птиц произошли в зимний период, в котором потепление выражено наиболее сильно. Как в летний, так и в зимний сезоны обилие возросло у небольшого числа новых видов, а основная их часть имеет незначительную численность и входит в категорию залетных птиц. Более значимы изменения численности наиболее обычных и многочисленных видов околородных и водоплавающих птиц, в норме осваивающих Южное Забайкалье и прилежащие районы Центральной Азии, которые связаны с расширением северных границ ареалов и смещением их оптимумов в северные широты.

**Ключевые слова:** озеро Байкал, Центральная Азия, потепление климата, маловодный период, выселение птиц в северные широты, увеличение числа новых для региона видов.

Фауна птиц оз. Байкал к настоящему времени изучена достаточно полно и подробно. Имеются крупные обзоры, раскрывающие ее особенности по отдельным участкам, а в отдельных случаях и по всему озеру (Гагина, 1961; 1988; Скрябин, 1975; Литвинов, 1982; Васильченко, 1987; Скрябин, Пыжьянов, 1987; Юмов и др., 1989; Попов, 2004; Пыжьянов, 2007; Рябцев, 2007; Ананин, 2001; Фефелов и др., 2001; Оловяникова, 2006; Мельников, 2009; 2011; 2013; Доржиев, 2011; Georgi, 1775; Radde, 1863; Taczanowski, 1893; Neugovsky et al., 1992; Mel'nikov, 2006). В настоящее время появились работы, в которых рассматривается изменение видовой разнообразия птиц оз. Байкал за период более 150 лет (Мельников, 2013; 2015а; Мельников, Гагина-Скалон, 2013; 2014; 2015). Данные исследова-

ния показывают, что полноценный анализ фауны птиц озера, из-за его огромных размеров, может быть проведен только с учетом деления Байкала на климатические округа: Южно-Байкальский, Средне-Байкальский и Северо-Байкальский (Байкал..., 1993; Мельников, 2013; Мельников, Гагина-Скалон, 2013; 2015; Мельников, 2015а). В связи с этим нами подготовлен полный список фауны птиц оз. Байкал за весь период его изучения, учитывающий все особенности и дающий полное представление о ее динамике по всему озеру и по климатическим округам (Южно-Байкальскому, Средне-Байкальскому и Северо-Байкальскому).

### Район работ, материал и методика

Физико-географическая характеристика оз. Байкал, определяющая динамику его фауны

<sup>1</sup>Мельников Юрий Иванович – гл. специалист, руководитель группы наземных экосистем Байкальского музея Иркутского научного центра, канд. биол. наук (yumel48@mail.ru); <sup>2</sup>Гагина-Скалон Татьяна Николаевна – профессор Кемеровского государственного университета, докт. биол. наук.



птиц, очень детально рассмотрена в нескольких публикациях и в данной работе специально не рассматривается (Байкал..., 1993; Мельников, 2013; Мельников, Гагина-Скалон, 2013; 2014; 2015). Основные подходы, использованные нами при анализе фауны птиц региона, также изложены в нескольких предыдущих публикациях (Мельников, Гагина-Скалон, 2013; 2014; 2015; Мельников, 2015а). Они позволяют четко разграничить фауну птиц разных климатических округов Байкала и получить полное представление об ее изменениях с юга на север. В процессе работы использовались стандартные методики учета птиц и подходы к анализу фаунистических списков, разделенных на отдельные группы (Равкин, Челинцев, 1990). Кроме того, полностью обработана литература по данному региону (Мельников, 2013; Мельников, Гагина-Скалон, 2013; 2014; 2015), что позволяет провести полноценный анализ изменений фауны птиц в разных климатических округах. Поскольку сравнивались фаунистические списки птиц, полученные за большие промежутки времени, наиболее важным является полнота выявления видов за разные периоды наблюдений. При достаточно полном их выявлении, а это подтверждается проведенными анализами, полученные результаты не являются выборочными и могут рассматриваться как генеральные совокупности.

Данный обзор фауны птиц оз. Байкал совпадает по времени с окончанием многовекового климатического цикла продолжительностью около 1800 лет, заканчивающегося тепло-сухим периодом (Воронин и др., 2014; Мельников, 2015а; 2015б). На время окончания проводимых работ приходится временной отрезок повышенной пирогенной опасности. Во второй половине летнего сезона 2015 г. (после окончания основного периода размножения птиц) побережье оз. Байкал было охвачено сильными пожарами, существенно изменившими структуру его лесонасаждений. Как известно, пирогенные сукцессии оказывают огромное влияние на состав, структуру и плотность населения птиц (Мельников, 2006). Разделить влияние климата и пирогенных сукцессий на параметры населения птиц при совместном их воздействии довольно сложно. Вероятно, потребуются использование специальных методов математического и статистического анализов. Поэтому ограничение анализа материалов 2015 г. позволяет получить наиболее полное и точное представление о влиянии климата на состав, структуру и распреде-

ление птиц огромного континентального водоема Северной Азии.

### Результаты и обсуждение

Современная инвентаризация фауны птиц Прибайкалья (оз. Байкал и прилегающие районы) проведена сравнительно недавно (Попов, 2004; Доржиев, 2011). Однако в этих работах рассматривается обширный регион, значительно превышающий котловину самого озера. Поэтому они не могут быть положены в основу анализа его фауны птиц за многолетний период. Данное замечание имеет принципиальный характер. Оз. Байкал отличается своеобразными физико-географическими условиями, определяющими климат его побережий (Байкал..., 1993; Шимараев, Старыгина, 2010; Мельников, 2013; Мельников, Гагина-Скалон, 2013; 2014; 2015; Мельников, 2015а). Фактически влияние климата озера прослеживается до гребней хребтов окружающих гор, а по долинам рек, открытых в его сторону, оно фиксируется метеостанциями, расположенными в 40 км от побережья (Галазий, 2012; Шимараев, Старыгина, 2010). Горный рельеф региона также ограничивает влияние климата прилегающих территорий на само озеро. Следовательно, его котловина достаточно хорошо изолирована от окружающих территорий, и изменения в фауне птиц, происходящие под влиянием климата и антропогенных изменений, могут быть здесь выявлены очень точно.

Общая фауна птиц оз. Байкал за вторую половину исследований (вторая половина XX и начало XXI столетий) существенно увеличилась (таблица). Географические исследования на основе климатических особенностей позволяют рассматривать данный период как позднеледниковье (Мушина и др., 1965). Суровый климат ограничивал распространение птиц в Восточной Сибири, и на оз. Байкал установлено пребывание только 320 видов (Гагина, 1961). По уточненным данным, здесь в это время обитал 321 вид, так как в список птиц нами добавлен малый погоньш *Porzana parva* из сборов В.Ч. Дорогостайского, обнаруженный в коллекции, хранящейся в Алматы (Биологический музей КазНУ им. Аль-Фараби) (Мусабеков, Нусипбекова, 2012).

В настоящее время общий список фауны птиц озера по разным источникам составляет от 396 до 405 видов (Мельников, Гагина-Скалон, 2013; 2014; 2015; Мельников, 2015а; данная работа). Различия в сведениях обусловлены уточнениями в современной систематике птиц, так как некоторые подвиды переведены в виды, а кроме того, обнаружены новые птицы, ранее не зарегистрированные в

**Видовой состав и обилие птиц котловины оз. Байкал с конца XIX по начало XXI столетия с учетом распределения по климатическим округам**

Вид	Климатический округ					
	Южно–Байкальский		Средне–Байкальский		Северо–Байкальский	
	первый период	второй период	первый период	второй период	первый период	второй период
1	2	3	4	5	6	7
Чернозобая гагара <i>Gavia arctica</i>	tr.r.n.r.	tr.r.	–	tr.c.n.r.	tr.r.n.C.	tr.r.n.r.
Краснозобая гагара <i>Gavia stellata</i>	–	tr.R.	tr.r.n.r.	tr.R.n.R.	tr.r.n.r.	tr.R.n.R.
Белоклювая гагара <i>Gavia adamsii</i>	–	–	–	–	–	err.R.
Малая поганка <i>Tachybaptus ruficollis</i>	–	err.r. ac.win.R.	–	–	–	–
Черношейная поганка <i>Podiceps nigricollis</i>	–	tr.c.n.R.	tr.r.(n).r.	tr.c.n.c.	err.R.	tr.c.n.r.
Красношейная поганка <i>Podiceps auritus</i>	tr.r.	tr.r.n.r.	tr.r.(n).r.	tr.c.n.r.	tr.R.(n).R.aest.R	tr.c.n.r.
Серошекая поганка <i>Podiceps grisegena</i>	–	tr.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.R.	–	tr.r.n.r.
Большая поганка <i>Podiceps cristatus</i>	–	tr.c.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.	–	tr.c.n.c.
Кудрявый пеликан <i>Pelecanus crispus</i>	err.R.	err.R.	–	err.R.	–	–
Большой баклан <i>Phalacrocorax carbo</i>	tr.r.n.r.	err.r.	tr.c.n.c.	tr.C.n.C.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.
Большая выпь <i>Botaurus stellaris</i>	tr.r.n.r.	tr.r.n.R.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.
Белокрылая цапля <i>Ardeola bacchus</i>	–	–	–	err.R.	–	err.R.
Большая белая цапля <i>Casmerodius albus</i>	–	err.R.	–	err.R.	–	–
Серая цапля <i>Ardea cinerea</i>	tr.r.	tr.c.n.R.	tr.r.n.c.	tr.C.n.C.	tr.r.(n).r	tr.c.
Колпица <i>Platalea leucorodia</i>	–	err.R.	err.R.	err.R.	–	err.R.
Черноголовый ибис <i>Threskiornis melanocephalus</i>	–	–	–	err.R.	–	–
Дальневосточный аист <i>Ciconia boyciana</i>	–	err.R.	–	err.R.	–	–
Черный аист <i>Ciconia nigra</i>	tr.R.n.R.	tr.r.n.R.	tr.R.n.R.	tr.r.n.R.	tr.R.n.R.	tr.r.n.r.
Розовый фламинго <i>Phoenicopterus roseus</i>	–	–	–	–	–	err.R.
Черная казарка <i>Branta bernicla</i>	–	–	–	err.R.	–	–
Краснозобая казарка <i>Branta ruficollis</i>	–	err.	–	tr.r.	–	tr.r.
Серый гусь <i>Anser anser</i>	tr.r.	tr.r.	tr.r.n.R.	tr.r.(n).R.	tr.r.(n).R.	tr.R.
Белолобый гусь <i>Anser albifrons</i>	–	tr.r.	tr.r.	tr.c.	tr.r.	tr.r.
Пискулька <i>Anser erythropus</i>	tr.R.	tr.r.	tr.R.	tr.r.	tr.r.	tr.r.
Гуменник <i>Anser fabalis</i>	tr.c.n.r.	tr.c.	tr.c.n.r.	tr.c. aest.R.	tr.c.	tr.c. aest.R.
Белый гусь <i>Anser caerulescens</i>	err.R.	–	err.R.	–	–	–
Горный гусь <i>Anser indicus</i>	tr.R.	err.R.	tr.R.	err.R.	–	–
Сухонос <i>Anser cygnoides</i>	tr.r.	err.R.	tr.r.n.r.	tr.r.n.R.	tr.r.n.r	err.R.
Лебедь-шипун <i>Cygnus olor</i>	–	encl.run. ac.win.R.	–	–	–	–
Лебедь-кликун <i>Cygnus cygnus</i>	tr.r.ac. win.R.	tr.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.
Малый лебедь <i>Cygnus bewickii</i>	–	tr.r.	tr.r.	tr.r.	–	tr.r.
Огарь <i>Tadorna ferruginea</i>	tr.c.n.r.	tr.r.n.r. ac.win.R.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	err.R.	tr.r.n.r.
Пеганка <i>Tadorna tadorna</i>	–	err.R.	tr.R.n.R.	tr.R.n.R.	–	err.r.
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i>	tr.c.n.c.	tr.C.n.c. forc. win.R	tr.c.n.C.	tr.C.n.C.	tr.c.n.C.	tr.C.n.C. ac.win.r.

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7
Черная крякva <i>Anas (pocilorhyncha) zonorhyncha</i>	–	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.	err.R.	tr.r.n.r.
Чирок-свистунок <i>Anas crecca</i>	tr.C.n.c	tr.C.n.c. ac.win.R.	tr.C.n.c.	tr.C.n.r	tr.c.n.c.	tr.C.n.c
Клоктун <i>Anas formosa</i>	tr.r.	tr.R.	tr.c.	tr.r.	tr.r.n.r.	tr.r.
Касатка <i>Anas falcata</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.	tr.r.n.r.
Серая утка <i>Anas strepera</i>	tr.R.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.
Связь <i>Anas penelope</i>	tr.c.n.r.	tr.C.	tr.c.n.r.	tr.C.n.c.	tr.c.n.r.	tr.C.n.c.
Шилохвость <i>Anas acuta</i>	tr.c.n.r.	tr.C.n.r.	tr.c.n.c.	tr.C.n.C.	tr.C.n.r.	tr.C.n.r.
Чирок-трескунок <i>Anas querquedula</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.c.n.r.
Широконоска <i>Anas clypeata</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.C.n.C.	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.
Мандаринка <i>Aix galericulata</i>	–	err.R.	–	err.R.	–	–
Красноголовый нырок <i>Aythya ferina</i>	tr.r.n.r.	tr.r.n.r. ac.win.R.	tr.r.n.r.	tr.C.n.C.	tr.r.n.c.	tr.c.n.r.
Хохлатая чернеть <i>Aythya fuligula</i>	tr.c.n.r. ac.win.R.	tr.c.n.r. ac.win.R.	tr.c.n.c.	tr.C.n.C.	tr.c.n.c.	tr.C.n.c.
Морская чернеть <i>Aythya marila</i>	tr.R. ac.win.R.	tr.r. ac.win.R.	ac.win.R.	tr.r. forc.win.R.	–	tr.r.
Каменушка <i>Histrionicus histrionicus</i>	tr.r.n.r. ac.win.R.	tr.r. forc.win.r.	tr.R.n.R.	tr.r.n.R.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.
Морянка <i>Clangula hyemalis</i>	forc. win.R.	tr.r. forc.win.c.	–	tr.r.	tr.R.	tr.R. ac.win.r
Гоголь <i>Bucephala clangula</i>	tr.C.n.r. forc. win.C.	tr.C.n.r. forc. win.C.	tr.C. n.R.	tr.C.n.r. ac.win.r.	tr.C.n.c.	tr.C.n.c. ac.win.r.
Синьга <i>Melanitta nigra</i>	err.R.	–	–	–	–	–
Горбоносый турпан <i>Melanitta deglandi</i>	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c. ac.win.r.
Савка <i>Oxyura leucocephala</i>	err.R.	–	–	–	–	–
Луток <i>Mergellus albellus</i>	tr.r. forc. win.R.	tr.c.n.R. forc. win.r.	tr.r.	tr.c.n.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.
Длинноносый крохаль <i>Mergus serrator</i>	tr.c.n.c. forc. win.c.	tr.r.n.R. forc. win.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c. ac.win.r.
Большой крохаль <i>Mergus merganser</i>	tr.c.n.r. forc. win.R.	tr.c.n.R. forc. win.c.	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c. ac.win.r.
Скопа <i>Pandion haliaetus</i>	tr.r.	tr.r.n.R.	tr.R.n.r.	tr.r.(n).r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.
Хохлатый осоед <i>Pernis ptilorhynchus</i>	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.	–	tr.r.(n).r.	–	tr.r.n.r.
Черный коршун <i>Milvus migrans</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.r.n.c.	tr.c.n.r. ac.win.R.
Полевой лунь <i>Circus cyaneus</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.c.n.r.	tr.r.n.r.
Степной лунь <i>Circus macrourus</i>	–	–	tr.r.n.r.	err.R.	–	err.R.
Пегий лунь <i>Circus melanoleucos</i>	–	tr.R.n.R.	tr.r.n.R.	tr.r.n.R.	aest.r.	err.r.
Болотный лунь <i>Circus aeruginosus</i>	–	tr.r.n.R.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.
Восточный болотный лунь <i>Circus spilonotus</i>	tr.r.n.R.	tr.r.n.r.	tr.C.n.c.	tr.C.n.C.	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.
Тетеревятник <i>Accipiter gentilis</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.r. forc. win.R.	tr.r.n.r. forc. win.R.	tr.c.n.r. forc. win.R.	tr.c.n.c.	tr.c.n.r. ac.win.c.
Перепелятник <i>Accipiter nisus</i>	tr.c.n.c.	tr.c.n.r.	tr.r.n.c.	tr.c.n.r.	tr.r.n.c.	tr.r.n.r.
Малый перепелятник <i>Accipiter gularis</i>	tr.r.n.r.	tr.r.n.R.	tr.r.n.R.	tr.r.n.R.	tr.r.(n).r.	tr.r.n.R.
Зимняк <i>Buteo lagopus</i>	tr.R.	tr.c. ac.win.r.	tr.r. ac.win.r.	tr.r. ac.win.r.	tr.r.	tr.c. ac.win.r.
Мохноногий курганник <i>Buteo hemilasius</i>	–	tr.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.R. forc. win.R.	–	–

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7
Канюк <i>Buteo buteo</i>	tr.c.n.c.	tr.C.n.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.	tr.r.n.c.	tr.c.n.c.
Орел-карлик <i>Hieraaetus pennatus</i>	tr.r.n.R.	tr.r.	tr.r.n.r.	tr.R.	tr.r.n.r.	err.R.
Степной орел <i>Aquila nipalensis</i>	–	tr.r.	tr.c.n.c.	tr.R.	–	–
Большой подорлик <i>Aquila clanga</i>	tr.R. n.R.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.	tr.r.(n).r.	tr.r.n.R.
Могильник <i>Aquila heliaca</i>	tr.R.	tr.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	–	err.r.
Беркут <i>Aquila chrysaetos</i>	tr.r.n.r.	tr.c.n.r. ac.win.r.	tr.c.n.r.	tr.r.n.r. ac.win.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r. ac.win.r.
Орлан-долгохвост <i>Haliaeetus leucoryphus</i>	tr.R.	err.R	tr.R.n.R.	err.R.	tr.R. (n).R.	err.R.
Орлан-белохвост <i>Haliaeetus albicilla</i>	tr.r.n.r.	tr.r.forc.win.c.	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.	tr.r.n.r. ac.win.r.
Черный гриф <i>Aegypius monachus</i>	–	–	–	err.R.	–	–
Стервятник <i>Neophron percnopterus</i>	–	err.R.	–	–	–	–
Кречет <i>Falco rusticolus</i>	win.r	tr.r. win.r.	tr.R. win.r	tr.R. win.R.	–	tr.R. win.R
Балобан <i>Falco cherrug</i>	–	tr.r.	tr.r.(n).r.	tr.r.n.r.	–	tr.r.
Сапсан <i>Falco peregrinus</i>	tr.r.n.r.	tr.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.
Чеглок <i>Falco subbuteo</i>	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.c.	tr.c.n.c. ac.win.R.	tr.r.n.r.	tr.r.n.c.
Дербник <i>Falco columbarius</i>	tr.r.	tr.r.	tr.r.n.r.	tr.r. ac.win.R	tr.r.n.r.	tr.r.n.R.
Кобчик <i>Falco vespertinus</i>	–	tr.R.	err.r.	tr.R.	–	err.R.
Амурский кобчик <i>Falco amurensis</i>	–	tr.R.	tr.r.n.r.	–	–	err.R.
Степная пустельга <i>Falco naumanni</i>	–	err.R.	tr.c.n.c.	tr.r.	–	–
Обыкновенная пустельга <i>Falco tinnunculus</i>	tr.r.n.c.	tr.c.n.r.	tr.r.n.c.	tr.c.n.c. ac.win.R.	tr.r.n.c.	tr.r.n.r.
Белая куропатка <i>Lagopus lagopus</i>	set.R.	set.r.	set.r.	set.r.	set.r.	set.c.
Тундрная куропатка <i>Lagopus muta</i>	set.c.	set.c.	set.r.	set.r.	set.c.	set.c.
Тетерев <i>Lyrurus tetrix</i>	set.r.	set.r.	set.c.	set.r.	set.r.	set.c.
Глухарь <i>Tetrao urogallus</i>	set.c.	set.c.	set.c.	set.r.	set.c.	set.c.
Каменный глухарь <i>Tetrao parvirostris</i>	–	set.R.	–	set.r.	set.c.	set.c.
Рябчик <i>Tetrastes bonasia</i>	set.C.	set.C.	set.C.	set.C.	set.C.	set.C.
Серая куропатка <i>Perdix perdix</i>	err.R.	–	acc.r. set.r	–	–	–
Бородатая куропатка <i>Perdix dauurica</i>	set.r.	set.c.	set.r.	set.c.	–	set.r.
Перепел <i>Coturnix coturnix</i>	tr.r.n.R.	tr.r.n.r.ac.win.R.	tr.r.n.R.ac. win.R.	tr.r.n.r.ac. win.R.	tr.r.n.R.	tr.r.n.r. ac.win.R.
Немой перепел <i>Coturnix japonica</i>	tr.r.aut.r.	tr.r.n.r. ac.win.R.	tr.r.n.r. ac.win.R.	tr.r.n.r. ac.win.R.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.
Пятнистая трехперстка <i>Turnix tanki</i>	–	–	–	–	err.R.	err.R.
Стерх <i>Grus leucogeranus</i>	tr.R	–	tr.R.(n). R.	tr.R.	tr.R.	–
Серый журавль <i>Grus grus</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.
Даурский журавль <i>Grus vipio</i>	–	err.R.	tr.r.(n).r.	err.R.	–	–
Черный журавль <i>Grus monacha</i>	tr.R.	tr.R.	tr.R.(n).R	tr.r.	tr.r. aest.R.	tr.r.
Красавка <i>Anthropoides virgo</i>	tr.r.	tr.r.	tr.r.n.R.	tr.r.n.R.	err.R.	err.R.
Водяной пастушок <i>Rallus aquaticus</i>	tr.r.n.r.	tr.R.	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.	–	–
Погоныш <i>Porzana porzana</i>	–	tr.R.	–	tr.r.n.R.	–	–
Малый погоныш <i>Porzana parva</i>	–	–	err.R.	–	–	–
Погоныш-крошка <i>Porzana pusilla</i>	–	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	–	tr.r.n.r.
Большой погоныш <i>Porzana paykullii</i>	–	tr.R.n.R.	–	err.R.	–	–
Коростель <i>Crex crex</i>	–	–	tr.R.n.R.	tr.R.n.R.	–	err.R.
Камышница <i>Gallinula chloropus</i>	–	tr.r.	err.R.	tr.r.n.r.	–	–

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7
Лысуха <i>Fulica atra</i>	tr.r.n.r.	tr.r.n.r. ac.win.R.	tr.C.n.c.	tr.C.n.C.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.
Дрофа <i>Otis tarda</i>	–	tr.R.	tr.r.n.R. win.r.	err.R. win.R.	aest.R.	err.R.
Тулес <i>Pluvialis squatarola</i>	tr.r.	tr.r.	tr.r.aest.r.	tr.c.	tr.r.	tr.r.
Бурокрылая ржанка <i>Pluvialis fulva</i>	tr.c.	tr.r.	tr.c.	tr.C.	tr.r.(n).r.	tr.c.
Золотистая ржанка <i>Pluvialis apricaria</i>	–	–	–	err.R.	–	err.R.
Галстучник <i>Charadrius hiaticula</i>	–	tr.r.	–	tr.R.	aest.r.	tr.r.
Малый зуек <i>Charadrius dubius</i>	tr.c.n.c.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.
Толстоклювый зуек <i>Charadrius leschenaultii</i>	–	–	–	err.R.	–	err.R.
Монгольский зуек <i>Charadrius mongolus</i>	–	–	–	err.R.	tr.r.(n).r.	err.R.
Восточный зуек <i>Charadrius veredus</i>	–	–	–	err.R.	err.R.	err.R.
Морской зуек <i>Charadrius alexandrinus</i>	–	–	–	err.R.	–	err.R.
Хрустан <i>Eudromias morinellus</i>	tr.R.n.R.	tr.R.n.R.	tr.r.	err.R.	tr.r.n.r.	tr.r.
Чибис <i>Vanellus vanellus</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.C.n.C.	tr.r.n.r.	tr.C.n.c.
Серый чибис <i>Microsarcops cinereus</i>	–	–	–	err.R.	–	err.R.
Камнешарка <i>Arenaria interpres</i>	tr.R.	tr.R.	aest.R.	tr.r.	tr.r.	tr.R.
Ходулочник <i>Himantopus himantopus</i>	–	err.R.	–	err.R.	–	–
Шилокловка <i>Recurvirostra avosetta</i>	err.R.	tr.r.	tr.r.(n).r.	tr.r.	–	tr.r.(n).r.
Кулик-сорока <i>Haematopus ostralegus</i>	–	tr.R.	–	–	–	–
Черныш <i>Tringa ochropus</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.
Фифи <i>Tringa glareola</i>	tr.c.n.c.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.C.n.r.	tr.c.n.c.	tr.C.n.c.
Большой улит <i>Tringa nebularia</i>	tr.c.n.R.	tr.c.	tr.c.	tr.c.n.R.	tr.c.(n).r.	tr.c.n.r.
Травник <i>Tringa totanus</i>	–	tr.r.	aest.r.	tr.r.	–	tr.r.
Щеголь <i>Tringa erythropus</i>	tr.aut.r.	tr.c.	tr.c.(n).C	tr.c.	tr.r.	tr.c.
Поручейник <i>Tringa stagnatilis</i>	–	tr.c.n.r.	tr.r.n.r.	tr.C.n.C.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.
Сибирский пепельный улит <i>Heteroscelus brevipes</i>	tr.r.n.r.	tr.r.	aest.r.	tr.c.	tr.r.n.r.	tr.r.
Перевозчик <i>Actitis hypoleucos</i>	tr.c.n.c.	tr.C.n.c.	tr.C.n.c.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.C.n.c.
Мородунка <i>Xenus cinereus</i>	aest.r.	tr.r.	tr.aut.r. aest.r.	tr.r.	aest.r.	tr.r.
Плосконосый плавунчик <i>Phalaropus fulicarius</i>	–	–	–	err.R.	–	–
Круглоносый плавунчик <i>Phalaropus lobatus</i>	tr.R.	tr.r.	tr.R.	tr.r.	tr.aut.r.	tr.R.
Турухтан <i>Philomachus pugnax</i>	tr.r.	tr.c.n.r.	tr.c.	tr.c.n.c.	tr.r.(n).r.	tr.c.n.r.
Кулик-воробей <i>Calidris minuta</i>	tr.r.	tr.r.	tr.r.	tr.c.	tr.r.	tr.c.
Песочник-красношейка <i>Calidris ruficollis</i>	aest.r.	tr.r.	tr.r.	tr.c. aest.r.	aest.c.	tr.c.
Длиннопалый песочник <i>Calidris subminuta</i>	tr.r.(n).r.	tr.r.n.R.	tr.r.	tr.r.n.r.	tr.r.	tr.r.n.r.
Белохвостый песочник <i>Calidris temminckii</i>	tr.c. aest.r.	tr.C.	tr.r.(n).r. aest.r.	tr.C.	tr.aut.r.	tr.C.
Бердов песочник <i>Calidris bairdii</i>	–	–	–	–	–	err.r.
Бонапартов песочник <i>Calidris fuscicollis</i>	–	–	–	err.r.	–	–
Краснозобик <i>Calidris ferruginea</i>	tr.r.	tr.r.	tr.r.	tr.c.	tr.R. aest.r.	tr.c.
Чернозобик <i>Calidris alpina</i>	tr.r.	tr.r.	tr.r.	tr.c.	tr.r.	tr.c.



Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7
Острохвостый песочник <i>Calidris acuminata</i>	tr.R	tr.r.	–	tr.r.	tr.aut.r.	tr.r.
Дутыш <i>Calidris melanotos</i>	–	–	–	tr.r.	–	–
Исландский песочник <i>Calidris canutus</i>	–	tr.r.	–	tr.R.	–	tr.r.
Перепончатопалый песочник <i>Calidris mauri</i>	err.R.	–	–	–	–	–
Песчанка <i>Calidris alba</i>	tr.aut.r.	tr.r.	–	tr.r.	tr.aut.r.	tr.r.
Грязовик <i>Limicola falcinellus</i>	tr.R.	tr.r.	–	tr.r.	–	tr.r.
Гаршнеп <i>Limnocyptes minimus</i>	–	tr.r.	tr.R.n.R.	tr.aut.r.	tr.R.(n).R.	tr.r.
Бекас <i>Gallinago gallinago</i>	tr.C.n.c.	tr.C.n.c.	tr.r.	tr.C.n.c.	tr.c.n.r.	tr.C.n.c.
Лесной дупель <i>Gallinago megala</i>	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.
Азиатский бекас <i>Gallinago stenura</i>	tr.c.n.r.	tr.c.(n).r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.
Горный дупель <i>Gallinago solitaria</i>	tr.r.forc. win.R.	tr.r.forc.win.R.	aest.r. forc. win.r.	tr.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r. ac.win.R.
Вальдшнеп <i>Scolopax rusticola</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.(n).r.	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.
Кроншнеп-малютка <i>Numenius minutus</i>	tr.r.	tr.r.	tr.r.	tr.r.	tr.r.(n).r.	tr.r.
Тонкоклювый кроншнеп <i>Numenius tenuirostris</i>	–	–	–	err.R.	–	err.R.
Большой кроншнеп <i>Numenius arquata</i>	tr.r.n.r.	tr.R.n.R.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.
Дальневосточный кроншнеп <i>Numenius madagascariensis</i>	err.R.	tr.r.	err.r.	tr.aut.r.	–	err.R.
Средний кроншнеп <i>Numenius phaeopus</i>	tr.R.	tr.R.	–	tr.r.	–	–
Большой веретенник <i>Limosa limosa</i>	aest.r.	tr.r.	tr.r.n.R.	tr.C.n.c.	tr.aut.r.	tr.r.n.r.
Малый веретенник <i>Limosa lapponica</i>	–	–	err.R.	err.R.	–	–
Американский бекасовидный веретенник <i>Limnodromus scolopaceus</i>	–	–	–	tr.R.	–	–
Азиатский бекасовидный веретенник <i>Limnodromus semipalmatus</i>	–	tr.r.	tr.R.(n).R.	tr.r.n.r.	–	tr.r.n.r.
Восточная тиркушка <i>Glareola maldivarum</i>	–	–	–	err.r.	–	–
Средний поморник <i>Stercorarius pomarinus</i>	–	–	–	err.R.	–	err.R.
Короткохвостый поморник <i>Stercorarius parasiticus</i>	–	–	err.R.	–	–	err.R.
Длиннохвостый поморник <i>Stercorarius longicaudus</i>	err.R.	–	–	–	–	–
Черноголовый хохотун <i>Larus ichthyaetus</i>	–	err.R.	–	err.R.	–	–
Реликтовая чайка <i>Larus relictus</i>	–	–	–	err.R.	–	–
Малая чайка <i>Larus minutus</i>	tr.r.n.r.	tr.r.	tr.r.	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.
Озерная чайка <i>Larus ridibundus</i>	aest.r.	tr.c.	tr.c.n.c.	tr.C.n.C.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.
Морской голубок <i>Larus genei</i>	–	err.R.	–	err.R.	–	–
Халей <i>Larus heuglini</i>	–	err.r.	–	err.R.	–	–
**Востоносибирская чайка <i>Larus vegae</i>	tr.c.	tr.c.forc.win.R.	tr.c.	tr.c.	tr.c.	tr.c.
***Монгольская чайка <i>Larus (vegae) mongolicus</i>	tr.c.n.c.	tr.c.n.c. forc. win.c.	tr.aut.c.	tr.C.n.C.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c. ac.win.r.
Бургомистр <i>Larus hyperboreus</i>	–	err.R.	err.R.	err.r.	err.R.	err.R.

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7
Морская чайка <i>Larus marinus</i>	–	err.R.	–	–	–	–
Сизая чайка <i>Larus canus</i>	tr.c.n.c.	tr.c.n.r. forc.win.c.	tr.c.n.c.	tr.C.n.C.	tr.C.n.r	tr.C.n.C. ac.win.r.
Моевка <i>Rissa tridactyla</i>	–	tr.r.	–	tr.r.	err.R.	err.R.
Белая чайка <i>Pagophila eburnea</i>	–	–	–	–	–	err.R.
Черная крачка <i>Chlidonias niger</i>	–	tr.r.	–	tr.r.n.r.	–	–
Белокрылая крачка <i>Chlidonias leucopterus</i>	err.R.	tr.c.n.R.	aest.r.	tr.C.n.C.	–	tr.c.n.r.
Белошекая крачка <i>Chlidonias hybridus</i>	–	tr.r.n.R.	–	tr.c.n.c.	–	err.r.
Чайконосная крачка <i>Gelochelidon nilotica</i>	–	–	–	tr.R.n.R.	–	–
Чеграва <i>Hydroprogne caspia</i>	–	tr.r.	tr.R.n.R.	tr.c.n.c.	–	tr.r.n.R.
Речная крачка <i>Sterna hirundo</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.
Полярная крачка <i>Sterna paradisaea</i>	–	–	–	–	err.R.	–
Малая крачка <i>Sterna albifrons</i>	–	–	–	tr.R.n.R.	–	–
Вяхрь <i>Columba palumbus</i>	–	err.R. forc.win.R.	–	–	–	–
Клинтух <i>Columba oenas</i>	–	tr.r.n.R.	–	tr.r(n).r.	–	tr.r.n.r.
Сизый голубь <i>Columba livia</i>	–	set.c.	tr.r.	set.C.	–	set.r.
Скалистый голубь <i>Columba rupestris</i>	set.c.	set.c.	set.c.	set.C.	–	set.r.
Большая горлица <i>Streptopelia orientalis</i>	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.
Обыкновенная кукушка <i>Cuculus canorus</i>	tr.c.n.c.	tr.C.n.C.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.
Глухая кукушка <i>Cuculus (saturatus) optatus</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.R.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.
Малая кукушка <i>Cuculus poliocephalus</i>	–	–	–	err.R.	–	–
Белая сова <i>Nyctea scandiaca</i>	win.r.	win.r.	win.c.	win.r.	win.r.	win.r.
Филин <i>Bubo bubo</i>	set.r.	set.r.	set.r.	set.r.	set.R.	set.r.
Ушастая сова <i>Asio otus</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.	tr.r.n.R.	tr.r.n.c.
Болотная сова <i>Asio flammeus</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.r.n.c.	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r. ac.win.R.
Сплюшка <i>Otus scops</i>	tr.R.n.R.	tr.r.n.r.	tr.r.n.R.	tr.r.n.r.	–	tr.r.n.r.
Мохноногий сыч <i>Aegolius funereus</i>	set.r.	set.R.	set.R.	set.r.	set.r.	set.c.
Воробьиный сычик <i>Glaucidium passerinum</i>	set.R.	set.R.	set.R.	set.r.	set.r.	set.r.
Ястребиная сова <i>Surnia ulula</i>	set.r.	set.R.	set.R.	set.R.	set.c.	set.r.
Длиннохвостая неясыть <i>Strix uralensis</i>	set.r.	set.c.	set.R.	set.r.	set.r.	set.c.
Бородатая неясыть <i>Strix nebulosa</i>	set.r.	set.r.	set.R.	set.R.	set.r.	set.r.
Большой козодой <i>Caprimulgus indicus</i>	–	tr.R.(n).R.	tr.r.(n).r.	tr.r.(n).R.	–	–
Обыкновенный козодой <i>Caprimulgus europaeus</i>	–	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	–	tr.r.n.r.
Иглохвостый стрижен <i>Hirundapus caudacutus</i>	tr.c.n.r	tr.c.n.c.	tr.R.	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.	tr.r.n.c.
Черный стрижен <i>Apus apus</i>	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.(n).r.
Белопоясный стрижен <i>Apus pacificus</i>	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.c.n.r.	tr.r.n.c.
Обыкновенный зимородок <i>Alcedo atthis</i>	ac.win.R	tr.R.n.R. ac.win.R.	tr.c.n.c.	tr.R.n.R.	tr.r.n.R.	tr.r.n.R.
Золотистая шурка <i>Merops apiaster</i>	–	–	–	–	–	err.R.
Удод <i>Upupa epops</i>	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.R.(n).r	tr.r.n.r.

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7
Вертишейка <i>Jynx torquilla</i>	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.
Седой дятел <i>Picus canus</i>	set.r.	set.R.	set.R.	set.R.	set.r.	set.r.
Желна <i>Dryocopus martius</i>	set.c.	set.c.	set.c.	set.r.	set.c.	set.c.
Большой пестрый дятел <i>Dendrocopos major</i>	set.C.	set.c.	set.c.	set.c.	set.c.	set.c.
Белоспинный дятел <i>Dendrocopos leucotos</i>	set.R.	set.R.	set.R.	set.R.	ac.win.R.	set.R.
Малый пестрый дятел <i>Dendrocopos minor</i>	set.r.	set.c.	set.r.	set.r.	set.r.	set.r.
Трехпалый дятел <i>Picooides tridactylus</i>	set.c.	set.c.	set.r.	set.r.	set.c.	set.c.
Береговушка <i>Riparia riparia</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.C.n.C.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.
Деревенская ласточка <i>Hirundo rustica</i>	tr.r.n.c.	tr.c.n.c.	tr.C.n.c.	tr.C.n.C.	tr.r.n.c.	tr.c.n.c.
Рыжепоясничная ласточка <i>Cecropis daurica</i>	tr.c.n.c.	–	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	–	err.R.
Воронка <i>Delichon urbica</i>	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.r.n.c.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.
Восточный воронка <i>Delichon dasypus</i>	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.	–	tr.r.n.r.	–	tr.r.n.r.
Малый жаворонок <i>Calandrella brachydactyla</i>	err.R.	–	tr.r.(n).r.	err.R.	–	err.R.
Монгольский жаворонок <i>Melanocorypha mongolica</i>	–	err.R.	–	err.R.	–	–
Рогатый жаворонок <i>Eremophila alpestris</i>	tr.r.n.r. forc. win.r.	tr.r.n.r. forc. win. R.	tr.c.n.c. forc.win.R.	tr.c.n.r. forc. win.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.r. ac.win.R.
Полевой жаворонок <i>Alauda arvensis</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.C.n.c.	tr.C.n.c. ac.win.R.	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.
Степной конек <i>Anthus richardi</i>	tr.r.n.c.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.	tr.C.n.c.	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.
Конек Годлевского <i>Anthus godlewskii</i>	tr.r.	tr.r.n.c.	tr.r.n.r.	tr.r.n.R.	tr.R.	err.R.
Полевой конек <i>Anthus campestris</i>	err.R.	tr.R.	–	tr.r.(n).R	–	err.R.
Лесной конек <i>Anthus trivialis</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.	tr.aut.r.	tr.c.n.r.
Пятнистый конек <i>Anthus hodgsoni</i>	tr.c.n.c.	tr.C.n.C.	tr.c.n.c.	tr.C.n.c.	tr.r.n.r.	tr.C.n.C.
Сибирский конек <i>Anthus gustavi</i>	–	–	–	–	err.R.	tr.r.(n).R.
Луговой конек <i>Anthus pratensis</i>	err.R.	–	–	–	–	–
Краснозобый конек <i>Anthus cervinus</i>	–	tr.r.	–	tr.r.	tr.aut.r.	tr.r.
Гольцовый конек <i>Anthus rubescens</i>	–	tr.r.n.r.	–	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.
Горный конек <i>Anthus spinoletta</i>	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.	tr.c.(n).r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava</i>	tr.c.(n).c.	tr.r.	tr.c.(n).C.	tr.r.	tr.c.n.r.	tr.c.
Желтолобая трясогузка <i>Motacilla (flava) lutea</i>	–	tr.r.	–	err.R.	–	–
Черноголовая трясогузка <i>Motacilla (flava) feldegg</i>	–	–	–	err.R.	–	–
Зеленоголовая трясогузка <i>Motacilla (tschutschensis) taivana</i>	–	tr.r.	–	tr.r.	–	–
Желтоголовая трясогузка <i>Motacilla citreola</i>	tr.c.n.r.	tr.C.n.r.	tr.c.n.r.	tr.C.n.C.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.
Горная трясогузка <i>Motacilla cinerea</i>	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.
Белая трясогузка <i>Motacilla alba</i>	tr.c.n.c.	tr.C.n.C.	tr.c.n.C.	tr.C.n.C.	tr.c.n.c.	tr.C.n.C.
Маскированная трясогузка <i>Motacilla personata</i>	tr.R.(n) R.	tr.R.n.R.	–	err.r.	–	err.R.
Сибирский жулан <i>Lanius cristatus</i>	tr.c.n.c.	tr.c.n.c. ac.win.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.C.n.c.	tr.C.n.c.

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7
Рыжехвостый жулан <i>Lanius phoenicuroides</i>	–	err.R.	–	–	–	–
Серый сорокопут <i>Lanius excubitor</i>	tr.r.n.r. forc. win.r.	tr.r.n.r. forc. win.R.	tr.r.n.r. forc.win.R.	tr.r.(n).r. forc.win.r.	tr.r.(n).r. ac.win.R.	tr.r.n.R. ac.win.r.
Клинохвостый сорокопут <i>Lanius sphenocercus</i>	err.R. forc. win.R.	tr.R.n.R. forc. win.R.	err.R.	–	–	–
Обыкновенная иволга <i>Oriolus oriolus</i>	–	tr.R.n.R.	–	–	–	tr.R.(n).R.
Китайская иволга <i>Oriolus chinensis</i>	–	err.R.	–	–	–	–
Серый скворец <i>Sturnus cineraceus</i>	–	tr.r.n.R.	–	tr.r.n.R.	–	tr.r.n.r.
Обыкновенный скворец <i>Sturnus vulgaris</i>	tr.R.(n).R.	tr.r.n.r.	err.r.	tr.c.n.r.	err.r.	tr.c.n.r.
Розовый скворец <i>Sturnus roseus</i>	–	err.R.	–	–	–	–
Обыкновенная майна <i>Acridotheres tristis</i>	–	–	–	–	–	err.R.
Кукша <i>Perisoreus infaustus</i>	set.r.	set.r.	set.c.	set.r.	set.c.	set.c.
Сойка <i>Garrulus glandarius</i>	set.c.	set.c.	set.c.	set.c.	set.c.	set.c.
Голубая сорока <i>Cyanopica cyanus</i>	err.R. ac. win.R.	set.r.	set.c.	set.c.	err.R.	tr.r.n.R. ac. win.r.
Сорока <i>Pica pica</i>	set.r.	set.c.	set.r.	set.c.	set.R.	set.R.
Кедровка <i>Nucifraga caryocatactes</i>	set.C.	set.C.	set.c.	set.c.	set.C.	set.C.
Клушица <i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i>	tr.R.	tr.R.(n).R forc. win.r.	–	–	–	–
Даурская галка <i>Corvus dauuricus</i>	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c. win.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.r. ac.win.R.
Грач <i>Corvus frugilegus</i>	–	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.r. win.r.	tr.R.(n).R.	err.r.
Восточная черная ворона <i>Corvus (corone) orientalis</i>	set.C.	set.C.	set.C.	set.C.	set.c.	set.c.
Серая ворона <i>Corvus (corone) cornix</i>	–	err.R.ac.win.R.	–	err.R.ac. win.R.	–	err.R.ac. win.R.
Ворон <i>Corvus corax</i>	set.r.	set.c.	set.r.	set.c.	set.r.	set.c.
Свиристель <i>Bombycilla garrulus</i>	tr.c. win.C.	tr.C.(n).R win.C.	tr.c. win.C.	tr.c.(n).c. win.c.	set.c.	set.c.
Амурский свиристель <i>Bombycilla japonica</i>	–	tr.R. win.R.	–	–	–	–
Оляпка <i>Cinclus cinclus</i>	tr.r.n.r. win.r.	tr.r.n.r. win.r.	tr.r.n.r. win.r.	tr.r.n.c. win.r.	set.c.	set.c.
Крапивник <i>Troglodytes troglodytes</i>	–	tr.r.n.r.	–	tr.r.n.r.	tr.r.(n).R.	tr.r.n.c.
Альпийская завирушка <i>Prunella collaris</i>	tr.r.n.r.	set.r.	–	tr.r.n.R.	–	tr.r.n.R.
Гималайская завирушка <i>Prunella himalayana</i>	tr.r.n.R.	set.r.	–	tr.r.n.R.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.
Бледная завирушка <i>Prunella fulvescens</i>	tr.r.(n).r.	set.r.	tr.r.	tr.r.n.R.	tr.r.	tr.r.n.r.
Сибирская завирушка <i>Prunella montanella</i>	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.c.
Черногорная завирушка <i>Prunella atrogularis</i>	–	–	–	–	–	err.R.
Малая пестрогрудка <i>Tribura (thoracica) davidi</i>	tr.R.n.R.	tr.r.n.r.	–	tr.r.	tr.R.n.R.	tr.R.(n).R.
Сибирская пестрогрудка <i>Tribura tacsanowskia</i>	tr.R.n.R.	tr.r.n.r.	–	–	–	tr.r.n.r.

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7
Таежный сверчок <i>Locustella fasciolata</i>	–	tr.r.n.r.	–	tr.r.n.R.	–	tr.r.n.R.
Певчий сверчок <i>Locustella certhiola</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.
Обыкновенный сверчок <i>Locustella naevia</i>	–	aest.r.	–	–	–	–
Пятнистый сверчок <i>Locustella lanceolata</i>	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.	–	tr.C.n.c.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.
Камышевка-барсучок <i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	–	–	–	err.R.	–	err.R.
Чернобровая камышевка <i>Acrocephalus bistrigiceps</i>	–	–	–	–	–	tr.R.n.R.
Индийская камышевка <i>Acrocephalus agricola</i>	–	–	–	err.R.	–	–
Садовая камышевка <i>Acrocephalus dumetorum</i>	–	tr.r.(n).R.	–	tr.R.	–	–
Восточная дроздовидная камышевка <i>Acrocephalus orientalis</i>	–	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	–	–
Толстоклювая камышевка <i>Phragmaticola aedon</i>	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.c.(n).R.	tr.r.n.r.	tr.R.n.R.	tr.r.(n).R.
Садовая славка <i>Sylvia borin</i>	–	err.R.	–	–	–	–
Серая славка <i>Sylvia communis</i>	–	tr.r.n.r.	tr.R.n.R.	tr.r.n.r.	–	err.R.
Славка-мельничек <i>Sylvia curruca</i>	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.r.n.c.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.
Пеночка-весничка <i>Phylloscopus trochilus</i>	–	tr.r.(n).r.	–	tr.r.(n).r.	–	tr.r.
Пеночка-теньковка <i>Phylloscopus collybita</i>	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.	tr.r.	tr.r.(n).r.	err.r.	tr.r.(n).R.
Пеночка-трещотка <i>Phylloscopus sibilatrix</i>	–	err.R.	–	–	–	err.R.
Пеночка-таловка <i>Phylloscopus borealis</i>	tr.c.n.c.	tr.C.n.c.	tr.c.n.r.	tr.C.n.c.	tr.c.n.c.	tr.C.n.C.
Зеленая пеночка <i>Phylloscopus trochiloides</i>	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.
Пеночка-зарничка <i>Phylloscopus inornatus</i>	tr.r.n.r.	tr.C.n.c.	tr.r.	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.C.n.C.
Корольковая пеночка <i>Phylloscopus (proregulus) proregulus</i>	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.	tr.R.	tr.C.n.C.
Буряя пеночка <i>Phylloscopus fuscatus</i>	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.r.n.c.	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.
Индийская пеночка <i>Phylloscopus griseolus</i>	–	err.R.	–	–	–	–
Толстоклювая пеночка <i>Phylloscopus schwarzi</i>	tr.r.n.R.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.	–	tr.r.(n).R.
Желтоголовый королек <i>Regulus regulus</i>	tr.r.n.r. set.R.	set.r.	tr.r.(n).r. set.R.	tr.r.(n).r. set.R.	ac.win.R.	set.r.
Мухоловка-пеструшка <i>Ficedula hypoleuca</i>	–	err.R.	–	–	–	–
Мухоловка-белошейка <i>Ficedula albicollis</i>	–	err.R.	–	–	–	–
Желтоспинная мухоловка <i>Ficedula zanthopygia</i>	–	–	–	–	–	err.r.
Таежная мухоловка <i>Ficedula mugimaki</i>	tr.c.n.r.	tr.r.n.c.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.R.	tr.c.n.c.
Восточная малая мухоловка <i>Ficedula (parva) albicilla</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.r.	tr.c.(n).r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.
Серая мухоловка <i>Muscicapa striata</i>	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.R.	tr.r.(n).r.	–	err.R.



Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7
Сибирская мухоловка <i>Muscicapa sibirica</i>	tr.c.n.c.	tr.c.n.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.
Ширококлювая мухоловка <i>Muscicapa dauurica</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.R.n.r.	tr.r.n.r.
Черноголовый чекан <i>Saxicola torquata</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.
Обыкновенная каменка <i>Oenanthe oenanthe</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.r.n.c.	tr.c.n.c.
Каменка-пleshанка <i>Oenanthe pleschanka</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.
Пустынная каменка <i>Oenanthe deserti</i>	–	–	–	err.R.	–	–
Каменка-плясунья <i>Oenanthe isabellina</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.R.	tr.r.n.r.
Пестрый каменный дрозд <i>Monticola saxatilis</i>	tr.c.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.R.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.
Белогорлый дрозд <i>Petrophila gularis</i>	–	tr.r.(n).r.	tr.R.(n).R	–	tr.R.(n).R	err.r.
Обыкновенная горихвостка <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.	–	tr.r.n.r.	–	tr.R.
Горихвостка-чернушка <i>Phoenicurus ochruros</i>	–	err.R.	–	–	–	–
Красноспинная горихвостка <i>Phoenicurus erythronotus</i>	tr.R.n.R.	tr.r.n.r.	–	tr.R.	–	tr.r.
Сибирская горихвостка <i>Phoenicurus auroreus</i>	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.r.n.c.	tr.c.n.c.	tr.r.n.c.	tr.c.n.c.
Краснобрюхая горихвостка <i>Phoenicurus erythrogastrus</i>	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	–	tr.r.n.R.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r. ac.win.R.
Сизая горихвостка <i>Rhyacornis fuliginosa</i>	–	–	–	–	–	err.R.
Соловей-красношейка <i>Luscinia calliope</i>	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.r.n.c.	tr.c.n.c.	tr.R.	tr.C.n.C.
Варакушка <i>Luscinia svecica</i>	tr.r.	tr.c.n.c.	tr.R.	tr.r.n.r.	tr.r.n.R.	tr.r.n.r.
Синий соловей <i>Luscinia cyane</i>	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.
Соловей-свистун <i>Luscinia sibilans</i>	aest.r.	tr.r.n.r.	–	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.(n).r.
Синехвостка <i>Tarsiger cyanurus</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.r.(n).r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.c.	tr.C.n.C.
Бледный дрозд <i>Turdus pallidus</i>	–	tr.r.forc.win.r.	–	–	–	tr.aut.r.
Оливковый дрозд <i>Turdus obscurus</i>	tr.c.n.c.	tr.c.n.r. forc. win.r.	tr.c.n.r.	tr.c.(n).r. forc.win.r.	tr.r.(n).r.	tr.c.n.c.
Сизый дрозд <i>Turdus hortulorum</i>	–	err.R.	–	err.R.	–	err.R.
Краснозобый дрозд <i>Turdus ruficollis</i>	tr.c.n.c.	tr.C.n.r. forc. win.r.	tr.r.n.r. forc.win.r.	tr.c.n.r. forc. win.r.	tr.c.n.c. ac.win.r.	tr.C.n.C. ac.win.r.
Чернозобый дрозд <i>Turdus atrogularis</i>	tr.r.	tr.c.forc.win.r.	tr.r.(n).r.	tr.c.forc. win.r.	tr.r.	tr.r. ac.win.R
Дрозд Науманна <i>Turdus naumanni</i>	tr.r.	tr.C.n.r. forc. win.r.	tr.r.	tr.c.forc. win.r.	tr.C.(n).r.	tr.c.
Бурый дрозд <i>Turdus eunomus</i>	tr.r.	tr.c.forc.win.r.	tr.r.	tr.r.	tr.r.(n).r.	tr.c.
Рябинник <i>Turdus pilaris</i>	tr.r.	tr.c.n.r. forc. win.c.	–	tr.c.n.r. forc. win.r.	tr.c.n.r.	tr.r.n.r. ac.win.r.
Белобровик <i>Turdus iliacus</i>	–	tr.c.n.c.	–	tr.r.	–	tr.r.
Певчий дрозд <i>Turdus philomelos</i>	tr.r.n.r.	tr.C.n.C.	err.r.	tr.c.n.r.	err.r.	tr.c.n.c.
Деряба <i>Turdus viscivorus</i>	tr.R.	tr.r.n.R.	err.r.	tr.r.n.r.	–	tr.r.
Сибирский дрозд <i>Zoothera sibirica</i>	tr.R.	tr.c.n.c. ac.win.R.	tr.R.n.R.	tr.r.(n).r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.
Пестрый дрозд <i>Zoothera varia</i>	tr.c.n.r.	tr.r.n.r.	aest.r.	tr.r.(n).r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.
Усагая синица <i>Panurus biarmicus</i>	–	–	tr.r.n.r.	set.c.	–	–

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7
Ополовник <i>Aegithalos caudatus</i>	set.c.	set.C.	set.c.	set.c.	set.c.	set.c.
Обыкновенный ремез <i>Remiz pendulinus</i>	–	tr.r.	tr.R.n.R.	tr.r.n.r.	err.R.	–
Черноголовая гаичка <i>Parus palustris</i>	tr.R.	set.c.	tr.R.n.R. set.R.	set.c.	set.R.	set.r.
Буроголовая гаичка <i>Parus montanus</i>	set.C.	set.C.	set.r.	set.c.	set.c.	set.C.
Сероголовая гаичка <i>Parus cinctus</i>	tr.r.n.r. win.R.	win.R.	win.R.	win.r.	tr.r.n.R.	err.r. ac.win.R.
Московка <i>Parus ater</i>	set.r.	set.c.	set.r.	set.r.	set.r.	set.C.
Князек <i>Parus cyanus</i>	tr.R. win.R.	win.r.	set.r.	set.r.	tr.aut.r.	err.r. win.r.
Большая синица <i>Parus major</i>	set.r.	set.C.	set.r.	set.c.	set.r.	set.r.
Обыкновенный поползень <i>Sitta europaea</i>	set.c.	set.c.	set.c.	set.c.	set.c.	set.C.
Обыкновенная пищуха <i>Certhia familiaris</i>	tr.r.n.r. win.r.	tr.r.n.r. ac.win.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r. ac.win.r.	win.r.	set.c.
Домовый воробей <i>Passer domesticus</i>	set.c.	set.r.	set.c.	set.C.	set.c.	set.C.
Полевой воробей <i>Passer montanus</i>	set.c.	set.c.	set.c.	set.C.	set.c.	set.r.
Каменный воробей <i>Petronia petronia</i>	–	–	tr.c.n.R.	–	–	–
Снежный воробей <i>Montifringilla nivalis</i>	–	–	–	err.R.	–	–
Зяблик <i>Fringilla coelebs</i>	–	tr.c.n.c. ac.win.r.	–	tr.r.	err.R.	tr.aut.r.
Юрок <i>Fringilla montifringilla</i>	tr.r.(n).r.	tr.c.n.r.	tr.r.(n).r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.C.n.C.
Обыкновенная зеленушка <i>Chloris chloris</i>	–	tr.r.n.r. win.c.	–	–	–	–
Чиж <i>Spinus spinus</i>	tr.r.n.r.	tr.C.n.c. win.r.	tr.r.n.r.	tr.c.win.r.	tr.r.n.r.	tr.C.n.C. forc.win.r.
Щегол <i>Carduelis carduelis</i>	win.r.	tr.aut.c. win.r.	–	–	err.R.	err.r.
Седоголовый щегол <i>Carduelis caniceps</i>	–	–	–	–	–	err.r.
Коноплянка <i>Acanthis cannabina</i>	–	tr.r.n.r.	–	–	–	–
Горная чечетка <i>Acanthis flavirostris</i>	–	–	win.R.	err.R.	–	–
Обыкновенная чечетка <i>Acanthis flammea</i>	win.C.	win.C. aest.r.	win.c.	win.C. aest.R.	tr.c.(n).R.win. C.	tr.c.n.r. win.C.
Пепельная чечетка <i>Acanthis hornemanni</i>	win.R.	tr.r.n.c. win.R.	win.R.	win.R.	win.R.	win.c.
Гималайский вьюрок <i>Leucosticte nemoricola</i>	–	tr.r.n.r.	–	err.R. ac.win.R.	–	err.r.
Сибирский горный вьюрок <i>Leucosticte arctoa</i>	tr.r.n.r. win.r.	set.r.	ac.win.R.	tr.r.(n).r. ac.win.r.	tr.c.(n).c.	tr.c.n. c. win.r.
Обыкновенная чечевица <i>Carpodacus erythrinus</i>	tr.c.n.r.	tr.r.n.c.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.
Сибирская чечевица <i>Carpodacus roseus</i>	tr.c.n.c.	tr.c.n.c. forc. win.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.r. forc. win.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c. forc.win.c.
Большая чечевица <i>Carpodacus rubicilla</i>	–	set.r.	–	–	–	–
Урагус <i>Uragus sibiricus</i>	tr.r.n.c.	tr.r.n.r. win.R.	tr.r.n.r.	set.c.	tr.aut.r.	tr.r. ac.win.r.
Щур <i>Pinicola enucleator</i>	tr.c.n.r. win.r.	set.c.	win.c.	set.r.	set.c.	set.c.
Клест-еловик <i>Loxia curvirostra</i>	tr.c.n.r. win.c.	tr.c.n.r. aest.c. win.r.	tr.r.n.r. win.r.	tr.c.n.r. aest.c. win.r.	tr.r.n.r. win.c.	tr.c.n.c. win.c.
Белокрылый клест <i>Loxia leucoptera</i>	tr.aut.r. win.r.	win.r.	tr.aut.r.	tr.c.n.c. win.r.	tr.c.(n).r. aest.c. set.r.	set.C.

Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6	7
Обыкновенный снегирь <i>Pyrrhula pyrrhula</i>	tr.r.n.r. set.c.	tr.r.n.R. win.c.	win.c.	set.r.	tr.c.(n).r. win.c.	tr.r.n. R. win. r.
Серый снегирь <i>Pyrrhula cineracea</i>	tr.c.n.c. win.c.	tr.c.n.r. win.c.	win.c.	tr.c.(n).r. win.c.	set.c.	set.c.
Обыкновенный дубонос <i>Coccothraustes coccothraustes</i>	tr.r.n.r. win.R.	tr.r.n.R. win.r.	tr.r.n.R. win.r.	tr.r.n.r. win.r.	win.r.	tr.c. win. c.
Обыкновенная овсянка <i>Emberiza citrinella</i>	–	tr.c.n.r. ac.win.r.	tr.R.	tr.r.n.r.	–	err.r.
Белошапочная овсянка <i>Emberiza leucocephalos</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.c. ac.win.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c. ac.win. r.
Горная овсянка <i>Emberiza cia</i>	win.r.	tr.r.n.r.	–	–	–	–
Овсянка Годлевского <i>Emberiza godlewskii</i>	win.r.	set.r.	tr.r. win.r.	tr.r.n.r. win.r.	–	tr.r. ac.win. r.
Красноухая овсянка <i>Emberiza cioides</i>	tr.c. ac.win.R.	tr.c.n.c. ac.win.r.	tr.c.n.r. ac.win.r.	tr.c.n.c. ac.win.R.	tr.c.	tr.c.n.r. ac.win.r.
Ошейниковая овсянка <i>Emberiza fucata</i>	err.r.	tr.r.n.r.	err.r.	tr.R.	–	tr.r. aest. r.
Садовая овсянка <i>Emberiza hortulana</i>	–	err.R.	–	–	–	–
Черноголовая овсянка <i>Granativora melanocephala</i>	–	–	–	–	–	err.R.
Камышовая овсянка <i>Schoeniclus schoeniclus</i>	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.r.n.r.	tr.C.n.C.	tr.r.(n).r.	tr.r.
Полярная овсянка <i>Schoeniclus pallasi</i>	tr.r.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.n.r.	tr.c.	tr. r.	tr.c.n.r.
Желтобровая овсянка <i>Ocyris chrysophrys</i>	–	tr.r.n.r.	tr.r.	tr.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.
Овсянка-ремез <i>Ocyris rusticus</i>	tr.c.	tr.C.	tr.c.	tr.C.	tr.c.(n).r.	tr.C. forc. win.r.
Овсянка-крошка <i>Ocyris pusillus</i>	tr.c.	tr.c.n.r.	tr.c.(n).r.	tr.C.	tr.c.n.r.	tr.c.
Седоголовая овсянка <i>Ocyris spodocephalus</i>	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.	tr.c.n.r.	tr.c.n.c.
Дубровник <i>Ocyris aureolus</i>	tr.C.n.r.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.	tr.r.n.r.	tr.c.n.c.	tr.r.n. r.
Рыжая овсянка <i>Ocyris rutilus</i>	–	tr.c.n.c.	–	tr.c.n.c.	err.r.	tr.c.n. c.
Лапландский подорожник <i>Calcarius lapponicus</i>	tr.r.	tr.c.	tr.r. win.r.	tr.c. win.c.	tr.r.	tr.C. ac.win. r.
Пуночка <i>Plectrophenax nivalis</i>	win.r.	tr.r.win.R.	tr.c.win.c	tr.C.win.c.	tr.c.win.r.	tr.c.win.r.
Всего	263	346	279	350	251	326

Обозначения. \*Статус вида: set. – оседлый, n. – гнездящийся, (n) – гнездование требует подтверждения, tr. – пролетный, err. – залетный, aest. – летующий, tr.aut. – встречается только на осеннем пролете, асс. – акклиматизированный, win. – зимующий, forc.win. – вынужденно зимующий обычный, ac.win. – вынужденно зимующий случайный или очень малочисленный, encl.run – сбегавший из клетки или вольера. Обилие вида: R – очень редкий, r – редкий, c – обычный, C – многочисленный.

\*\*Присутствие на озере Байкал восточносибирской чайки *L. vegae* подтверждается массовым пролетом крупных белоголовых чаек в конце октября – начале ноября в районе г. Иркутск, летящих долиной р. Ангара на Южный и Средний Байкал (Мельников, 1997). В это время могут встречаться четыре вида – халей, восточносибирская, монгольская и (значительно более мелкая, чем предыдущие виды) сизая чайки. Однако к этому времени монгольская и сизая чайки уже отлетают на южные зимовки и численность их низкая. Халей встречается на Южном и Среднем Байкале редкими залетами весной и в начале лета. Он хорошо отличается от других белоголовых чаек оз. Байкал заметно более темной мантией. Следовательно, в данном случае летит, в основном, восточносибирская чайка (более 200 тыс. птиц) (Мельников, 1997), гнездящаяся от Таймыра до Чукотки.

\*\*\*Монгольская чайка *Larus (vegae) mongolicus* – ранее этот вид относился к серебристой чайке *Larus argentatus mongolicus* Suchkin, 1925 (Пыжьянов, 1997). Затем, в связи с уточнениями систематиков, он получил новый статус – хохотунья монгольская *L. cachinnans mongolicus* Pall. 1811 (Степанян, 1990; Фелелов и др., 2001). Впоследствии, из-за генетической близости, он отнесен к восточносибирским чайкам *L. vegae mongolicus* Sushkin, 1925 (Фирсова, 2013). В настоящее время данный вид считается монгольской чайкой *L. (vegae) mongolicus*, хотя не исключено, что это подвид восточносибирской чайки (Пыжьянов, 2014; Рябицев, 2014).

этом регионе (Коблик и др., 2006; Фирсова, 2013; Мельников, Гагина-Скалон, 2014; Пыжьянов, 2014; Рябицев, 2014; Ананин и др., 2015). Каждый дополнительный год исследований позволяет обнаружить еще 1–2 новых (обычно залетных) вида, так что число видов птиц, зарегистрированных на оз. Байкал, постепенно увеличивается. Учитывая резкие изменения качества наземных экосистем озера в результате сильных пожаров во второй половине лета 2015 г., мы сочли возможным ограничить рассматриваемый период данным сезоном. Детальный анализ литературы и длительный период работы позволяют надеяться, что нами составлен полный видовой список птиц за рассматриваемый период (таблица). Собранный материал разбит на два периода: 1) первый период – конец XIX и первая половина XX столетия (до начала явного потепления климата); 2) второй период – вторая половина XX и начало XXI столетий.

В конце XX столетия произошли существенные изменения в составе и систематике птиц России. Этому способствовали и новые административные границы современного государства. В данной работе систематика приведена по последней сводке птиц Российской Федерации (Коблик и др., 2006). Однако для более детальной и правильной характеристики видового состава птиц в некоторых случаях привлекались и другие источники (Степанян, 1990; Пыжьянов, 1997; 2014; Фефелов и др., 2001; Фирсова, 2013; Рябицев, 2014; Коблик, Архипов, 2014). Подобная работа требует анализа всех известных литературных источников, относящихся к данному вопросу. Поскольку объем нашей публикации ограничен, мы не можем полностью привести здесь весь список использованной литературы. Однако литературные источники, касающиеся данного вопроса, полностью приведены нами в предыдущих работах, упоминаемых в этой статье (Мельников, 2009; 2011; 2013; 2015а; 2015б; Мельников, Гагина-Скалон, 2013; 2014; 2015). Мы приводим основные сводки птиц по оз. Байкал. Кроме того, указаны статьи, имеющие сведения о старых и новых находках, не приведенных в предыдущих работах, на основе которых сделаны уточнения по статусу птиц.

Материалы конца XIX и первой половины XX столетия, посвященные оз. Байкал, имеют ряд недостатков. Например, Т.Н. Гагиной (1961) проведен зоогеографический анализ птиц всей Восточной Сибири. В данной работе разные участки побережья оз. Байкал входят в состав значительно более обширных орнитологических участков, а последние в состав более крупных природных комплексов. Поэтому сейчас без специального

анализа литературы тех лет невозможно определить, какой из указанных ею видов относится конкретно к байкальскому побережью. Тот же недостаток имеет еще одна статья Т.Н. Гагиной (1988). При работе с ней необходимо учитывать, что в список птиц внесены изменения, связанные с появлением в бассейне оз. Байкал новых видов (в это время уже отмечены первые выселения птиц из Центральной Азии) (Мельников, 2009; 2015а). Следовательно, она тоже не может быть использована для анализа фауны птиц в первой половине XX столетия, и в нее должны быть внесены соответствующие уточнения.

В таксономическом отношении фауна птиц оз. Байкал включает 20 отрядов и 55 семейств. В конце XIX и первой половине XX столетия 321 зарегистрированный вид птиц были объединены в 156 родов с явным преобладанием видов из отрядов гусеобразные *Anseriformes*, соколообразные *Falconiformes*, ржанкообразные *Charadriiformes* и воробьинообразные *Passeriformes*. Во второй части исследований число видов увеличилось до 405 из 176 родов. Значительное пополнение числа видов произошло за счет отрядов ржанкообразных и воробьинообразных (таблица). Явно возросло число видов птиц, имеющих южные ареалы. Особенно выделяются в этом отношении отряды аистообразных *Ciconiiformes*, ржанкообразных и воробьинообразных. Только во второй части исследований на оз. Байкал появились немногочисленные виды из пяти новых для данного озера семейств – фламинговые *Phoenicopteridae*, кулики-сороки *Haematopodidae*, тиркушковые *Glariolidae*, щурковые *Meopidae*, иволговые *Oriolidae*. В данное время не зарегистрировано пребывание на Байкале десяти ранее встреченных здесь видов: белый гусь, синьга, савка, серая куропатка, малый погоныш, перепончатопалый песочник, длиннохвостый поморник, полярная крачка, луговой конек и каменный воробей. Это крайне редкие акклиматизированные, случайно залетные или завезенные человеком виды, отличающиеся красивым оперением, певчими качествами или достаточно высоким хозяйственным значением. За вторую половину исследований общий список фауны птиц оз. Байкал увеличился на 84 вида. В настоящее время список птиц, зарегистрированных на озере без учета десяти отсутствующих, составляет уже 395 видов.

В первой половине XX в. общее число видов было выше в Средне-Байкальском климатическом округе (279 видов) (таблица). Это объясняется высокой емкостью и разнообразием двух больших участков водно-болотных угодий, расположенных

в данном округе – дельта р. Селенга и Чивыркуйский залив с Арангатуйскими озерами. Число зарегистрированных видов в Северо-Байкальском округе несколько ниже по сравнению с Южно-Байкальским климатическим округом (251 и 263 вида соответственно). Эта же закономерность в менее выраженной форме проявляется и во второй части исследований: 350, 346 и 326 видов в Средне-Байкальском, Южно-Байкальском и Северо-Байкальском округах соответственно. Средне-Байкальский округ по числу зарегистрированных видов ближе к Южно-Байкальскому, однако эти различия относительно невелики (таблица).

Изменения в зимней фауне птиц более существенны и имеют другую направленность. В первой половине XX в. на оз. Байкал выявлено 81 зимующих видов птиц, а во второй половине прошедшего и начале текущего столетия – 130, т.е. зимняя фауна увеличилась на 49 видов. В первой части исследований прослеживался хорошо выраженный тренд: число зарегистрированных видов постепенно снижалось с юга на север (74, 69 и 53 вида). Во второй части исследований наблюдается несколько иная тенденция. Наибольшее число видов (111) зимней фауны птиц зарегистрировано в Южно-Байкальском климатическом округе, а в Средне-Байкальском и Северо-Байкальском округах число видов остается одинаковым (85). Очевидно, в Средне-Байкальском округе сказывается влияние водно-болотных угодий и степи в Приольхонье и о. Ольхон. В зимнее время они пустынные, и только в зарослях ивняков появляются наиболее обычные виды птиц. По числу видов в зимнее время Средне-Байкальский климатический округ ближе к Северо-Байкальскому. Такие различия между разными округами в зимний период несомненно обусловлены существованием на Южном Байкале крупных «холодных» зимовок водоплавающих птиц. Кроме того, здесь остаются на вынужденную «холодную» зимовку несколько обычных видов воробьиных и хищных птиц (Мельников, Гагина-Скалон, 2014; 2015).

Среди новых для оз. Байкал видов явно преобладают околотовные и водоплавающие птицы, что указывает на существенные изменения в Центральной Азии, откуда наблюдалось массовое выселение птиц, именно водно-болотных экосистем (Мельников, 2015а; 2015б). Численность новых видов, как правило, либо незначительна, либо они встречаются единичными экземплярами. Однако их большое общее количество, зарегистрированное за достаточно ограниченный период времени, явно указывает на начало переселения многих видов южных птиц в северные широты. Большин-

ство таких видов входит в состав уже известных здесь семейств и родов (таблица) (Мельников, Гагина-Скалон, 2014). В то же время имеется группа птиц, обилие которых увеличилось очень сильно. Как правило, это наиболее обычные и массовые виды околотовных и водоплавающих птиц, ареалы которых продвинулись далеко на север – на 500 км и более (чибис, поручейник, фифи, большой улит, бекас, лесной дупель, широконосок, серая утка, чирок-трескунок, красноголовый нырок и др.). Сдвиги границ ареалов у птиц высоких широт к северу отмечаются и А.А. Романовым (2013), проанализировавшим фауну птиц гор Азиатской Субарктики. Некоторые виды, проявившие общую тенденцию к расширению ареалов, некогда встречались здесь в массе – чибис, большой баклан, белокрылая крачка, обыкновенный скворец, краквя, свиязь, шилохвость и др. (Доржиев, 2011; Мельников, 2009; 2011; Мельников, Гагина-Скалон, 2014; Фелелов и др., 2016). Выяснение причин данной тенденции требует специального глубокого анализа имеющихся материалов.

В целом, в котловине оз. Байкал явно преобладают виды, представители каждого из которых могут быть как гнездящимися, так и пролетными с более высокой их концентрацией на Южном Байкале. Количество только пролетных птиц значительно уступает им по числу зарегистрированных видов. Относительно большое число видов, отмеченных в первой части исследований только на осеннем пролете (таблица), вероятнее всего связано с недостаточной изученностью фауны Байкала в весенний период. В данное время птицы отличаются более низким обилием, в результате чего некоторые виды трудно заметить во время специальных учетов и наблюдений, особенно если они не обладают броским оперением. Относительно велика доля залетных видов, число которых резко увеличилось во второй части исследований (по разным климатическим округам в 2,0–3,5 раза). Среди них имеется довольно многочисленная группа эпизодически гнездящихся видов, как правило, единичными парами (пеганка, большой погоньш, чайконося и малая крачки, серый скворец, чернобровая камышевка, обыкновенная зеленушка, клинохвостый сорокопут и др.).

В наименьшей степени изменения коснулись оседлых птиц – их число увеличилось только на семь видов. К оседлому образу жизни перешли виды, ранее встречавшиеся здесь только залетом, но к настоящему времени проявившие тенденцию к расширению ареалов или вертикальной миграции – голубая сорока, большая чечевица, сибирский горный вьюрок, альпийская, гималайская и бледная



завирушки, овсянка Годлевского (Мельников, Гагина-Скалон, 2014; 2015). Во время вертикальной миграции птицы спускаются на «холодную» зимовку из альпийского пояса гор к их подножиям, где комфортность зимних условий повысилась. Выделяется группа новых видов, для которых вселение сопряжено с кратковременным, но очень сильным повышением численности: белокрылая и белошекая крачки, азиатский бекасвидный веретенник, чибис, поручейник, большая, красношейная, черношейная, серошекая поганки и др.

Большие изменения в численности отмечены у многих местных массовых видов гнездящихся птиц. Сильное увеличение их обилия не может быть результатом высокой интенсивности размножения. Оно явно связано с выселением птиц из Центральной Азии, что подтверждается заметным ростом численности птиц на местах массовых остановок на отдых во время интенсивных миграций и общим ее сокращением на южных участках ареалов, в том числе в Монголии и Китае (Мельников, 2015б). Судя по датам и местам первых регистраций, основная часть птиц попадает на Байкал с западных и юго-западных направлений (37,5%), а также с юга и юго-востока (26,3%). Виды птиц, попадающие сюда в результате миграции через бассейн р. Селенга, составляют около 20,0%. Очень широкий фронт расселения, охватывающий весь Байкал, зарегистрирован у 16,3% видов (Мельников, 2009).

Чрезвычайно характерно для оз. Байкал увеличение числа залетов и новые залеты у птиц, осваивающих Арктику и тундровую зону, нередко на северо-восточных окраинах России (Чукотский полуостров) и даже за ее пределами (Аляска). Ос-

новная причина таких залетов, по нашему мнению, связана с резкими изменениями атмосферной циркуляции и увеличением частоты повторения экстремальных погодных условий. Они явно обусловлены арктическими и североатлантическими переносами воздушных масс, характерными для последних десятилетий прошлого столетия (Шимараев, Старыгина, 2010; Бережных и др., 2012; Мельников, 2015а). Птицы, очевидно, увлекаются сильными воздушными течениями и попадают в несвойственные им районы.

### Заключение

Значительное потепление климата Северной Евразии, наиболее сильно выраженное в Восточной Сибири (Мельников, 2009; 2015а; Шимараев, Старыгина, 2010; Романов, 2013), привело к увеличению численности птиц в котловине оз. Байкал (Мельников, Гагина-Скалон, 2014). Несомненно, оно обусловлено выселением их из Центральной Азии в связи с развитием здесь длительного маловодного периода в климатическом цикле, вероятно, многовекового уровня (Бережных и др., 2012; Мельников, 2015а). Наиболее заметные качественные изменения в фауне птиц произошли в зимний период, в котором потепление выражено наиболее сильно (Шимараев, Старыгина, 2010). Как в летний, так и в зимний сезоны обилие возросло у небольшого числа новых видов, а основная их часть имеет незначительное обилие и входит в категорию залетных птиц. Более значимы изменения численности наиболее обычных и многочисленных видов околотовных и водоплавающих птиц, которые связаны с расширением северных границ ареалов и смещением их оптимумов в северные широты.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### [REFERENCES]

- Ананин А.А. Общий обзор фауны птиц Северо-Восточного Прибайкалья (Баргузинский хребет) // Тр. государственного заповедника Байкало-Ленский. Вып. 2. Иркутск, 2001. С. 66–82 [Ananin A.A. Obshchij obzor fauny ptits Severo-Vostochnogo Pribajkal'ya (Barguzinskij khrebet) // Tr. goszapovednika "Bajkalo-Lenskij". Вып. 2. Irkutsk, 2001. S. 66–82].
- Ананин А.А., Дарижапов Е.А., Куркина И.И. Новые и редкие для территории Баргузинского заповедника виды птиц // Байкал. зоол. журн. 2015, № 2 (17). С. 41–44 [Ananin A.A., Darizhapov E.A., Kurkina I.I. Novye i redkie dlya territorii Barguzinskogo zapovednika vidy ptits // Bajkal. zool. zhurn. 2015. № 2 (17). S. 41–44]. Байкал. Атлас. М., 1993. 160 с. [Bajkal. Atlas. M., 1993. 160 s.].
- Бережных Т.В., Марченко О.Ю., Абасов Н.В., Мордвинов В.И. Изменение летней циркуляции атмосферы над Восточной Азией и формирование длительных маловодных периодов в бассейне реки Селенги // География и природные ресурсы. 2012. № 3. С. 61–68 [Berezhnykh T.V., Marchenko O.Yu., Abasov N.V., Mordvinov V.I. Izmenenie letnej tsirkulyatsii atmosfery nad Vostochnoj Aziej i formirovanie dlitel'nykh malovodnykh periodov v bassejne r. Selengi // Geografiya i prirodnye resursy. 2011. N 3. S. 61–68].
- Васильченко А.А. Птицы Хамар-Дабана. Новосибирск, 1987. 103 с. [Vasil'chenko A.A. Ptitsy Khamar-Dabana. Novosibirsk, 1987. 103 s.].
- Воронин В.И., Хантемиров Р.М., Наурызбаев М.М. Сверхдлинные сибирские древесно-кольцевые хронологии – надежные архивы для палеоклиматических реконструкций // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле. Иркутск, 2014. С. 409–415 [Vorovin V.I., Khantemirov R.M., Naurzbaev M.M. Sverkhdlinnye sibirskie drevesnokol'zevye khronologii – nadezhnye arhivy dlya paleokli-

- maticheskikh rekonstrukzij // Razvitie zhizni v prozesse abioticheskikh izmenenij na Zemle. Irkutsk, 2014. S. 409–415].
- Гагина Т.Н. Птицы Восточной Сибири (Список и распространение) // Тр. Государственного заповедника Баргузинский. Вып. 3. М., 1961. С. 99–123 [Gagina T.N. Ptitsy Vostochnoj Sibiri (Spisok i rasprostranenie) // Tr. Gosudarstvennogo zapovednika Barguzinskij. Vyp. 3. M., 1961. S. 99–123].
- Гагина Т.Н. Список птиц бассейна озера Байкал // Экология наземных позвоночных Восточной Сибири. Иркутск, 1988. С. 85–123 [Gagina T.N. Spisok ptits bassejna ozera Bajkal // Ekologiya nazemnykh pozvonochnykh Vostochnoj Sibiri. Irkutsk, 1988. S. 85–123].
- Галазий Г.И. Байкал в вопросах и ответах. Иркутск, 2012. 320 с. [Galazij G.I. Bajkal v voprosakh i otvetakh. Irkutsk, 2012. 320 s.].
- Доржиев Ц.З. Птицы Байкальской Сибири: систематический состав, характер пребывания и территориальное размещение // Байкал. зоол. журн. 2011. № 1 (6). С. 30–54 [Dorzhiyev C.Z. Ptitsy Bajkal'skoj Sibiri: sistematicheskij sostav, kharakter prebyvaniya i territorial'noe razmeshchenie // Bajkal. zool. zhurn. 2011. № 1 (6). S. 30–54].
- Коблик Е.А., Архипов В.Ю. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: Списки видов. М., 2014. 171 с. (Зоологические исследования. № 14) [Koblik E.A., Arkhipov V.Yu. Fauna ptits stran Severnoj Evrazii v granitsakh byvshego SSSR: Spiski vidov. M., 2014. 171 s. (Zoologicheskie issledovaniya. № 14)].
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. М., 2006. 256 с. [Koblik E.A., Red'kin Ya.A., Arkhipov V.Yu. Spisok ptits Rossijskoj Federatsii. M., 2006. 256 s.].
- Литвинов Н.И. Фауна островов Байкала (наземные позвоночные животные). Иркутск, 1982. 132 с. [Litvinov N.I. Fauna ostrovov Bajkala (nazemnye pozvonochnye zhivotnye). Irkutsk, 1982. 132 s.].
- Мельников Ю.И. Позднеосенний пролет крупных чаек в верхнем Приангарье // Вестн. ИрГСХА. 1997. Вып. 3. С. 34–36 [Mel'nikov Yu.I. Pozdneosennij prolet krupnykh chaek v verkhnem Priangar'e // Vestn. IrGSHA, 1997. Vyp. 3. S. 34–36].
- Мельников Ю.И. Лесные пожары и их влияние на динамику структуры и плотности населения птиц в зимний период // Тр. государственного заповедника Байкало-Ленский. Вып. 4. Иркутск, 2006. С. 163–171 [Mel'nikov Yu.I. Lesnye požary i ikh vliyanie na dinamiku struktury i plotnosty naseleniya ptits v zimnij period // Tr. Gosudarstvennogo zapovednika Bajkalo-Lenskij. Vyp. 4. Irkutsk, 2006. S. 163–171].
- Мельников Ю.И. Циклические изменения климата и динамика ареалов птиц на юге Восточной Сибири // Орнитогеография Палеарктики: современные проблемы и перспективы. Махачкала, 2009. С. 47–69 [Mel'nikov Yu.I. Tsiklicheskie izmeneniya klimata i dinamika arealov ptits na yuge Vostochnoj Sibiri // Ornitogeografiya Palearkтики: sovremennye problemy i perspektivy. Makhachkala, 2009. S. 47–69].
- Мельников Ю.И. Фауна куликов Восточной Сибири: общие тенденции изменения на протяжении XX столетия // Кулики Северной Евразии. Ростов-на-Дону, 2011. С. 37–57 [Mel'nikov Yu.I. Fauna kulikov Vostochnoj Sibiri: obshchie tendentsii ismeneniya na protyazhenii XX stoletiya // Kuliki Severnoj Evrazii. Rostov-na-Donu, 2011. S. 37–57].
- Мельников Ю.И. Зимняя фауна птиц озера Байкал: видовой состав, обилие и особенности распределения // Природные комплексы Северного Прибайкалья: Тр. государственного природного биосферного заповедника Баргузинский. Вып. 10. Улан-Удэ, 2013. С. 93–114 [Mel'nikov Yu.I. Zimnyaya fauna ptits ozera Bajkal: vidovoj sostav, obilie i osobennosti raspredeleniya // Prirodnye komplekсы Severnogo Pribajkal'ya: Tr. gos. prirodno go biosfernogo zapovednika Barguzinskij. Vyp. 10. Ulan-Ude, 2013. S. 93–114].
- Мельников Ю.И. Сопряженный анализ динамики авифауны и климата континентальных озер Северной Азии в XX – начале XXI столетия (на примере озера Байкал) // XIV Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. II. Докл. Т. 1. Алматы, 2015а. С. 436–458 [Mel'nikov Yu.I. Sopryazhennyj analiz dinamiki avifauny i klimata kontinentalnykh ozer Severnoj Azii v XX – nachale XXI stoletija. (na primere ozera Bajkal) // XIV Mezhdunar. ornitol. konf. Severnoj Evrazii. II. Doklady. T. 1. Almaty, 2015a. S. 436–458].
- Мельников Ю.И. Современные климатические тенденции в Центральной Азии и их влияние на динамику фауны птиц Восточной Сибири // Экосистемы Центральной Азии в современных условиях социально-экономического развития. Улан-Батор, 2015б. Т. 1. С. 333–337 [Mel'nikov Yu.I. Sovremennye klimaticheskie tendentsii v Central'noj Azii i ikh vliyanie na dinamiku fauny ptits Vostochnoj Sibiri // Ecosistemy Central'noj Azii v sovremennykh usloviyakh sotsial'no-ekonomicheskogo rasvitiya. T. 1. Ulan-Bator, 2015b. S. 333–337].
- Мельников Ю.И., Гагина-Скалон Т.Н. Особенности формирования зимнего населения птиц озера Байкал в условиях современных изменений климата // Изв. ИГУ. Сер. Биология. Экология. 2013. Т. 6. № 3 (1). С. 46–54 [Mel'nikov Yu.I., Gagina-Skalon T.N. Osobennosty formirovaniya zimnego naseleniya ptits ozera Bajkal v usloviyakh sovremennykh izmenenij klimata // Izv. IGU. Ser. Biologiya. Ecologiya. 2013. T. 6. N 3 (1). S. 46–54].
- Мельников Ю.И., Гагина-Скалон Т.Н. Изменения в фауне птиц озера Байкал на протяжении XX и начала XXI столетий // Амур. зоол. журн. 2014. Т. VI (4). С. 418–437 [Mel'nikov Yu.I., Gagina-Skalon T.N. Izmeneniya v faune ptits ozera Bajkal na protyazhenii XX i nachala XXI stoletij // Amur. zool. zhurn. 2014. T. VI (4). S. 418–437].
- Мельников Ю.И., Гагина-Скалон Т.Н. Изменения в зимней фауне птиц озера Байкал с XX по начало XXI столетия // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2015. Т. 120. Вып. 3. С. 14–30 [Mel'nikov Yu.I., Gagina-Skalon T.N. Izmeneniya v zimnej faune ptits ozera Bajkal s XX po nachalo XXI stoletiya // Byul. MOIP. Otd. biol. 2015. T. 120. Vyp. 3. S. 14–30].
- Мусабеков К.С., Нусипбекова К.Н. В.Ч. Дорогостайский и его коллекции в биологическом музее КазНУ им. Аль-Фараби // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов. Иркутск, 2012. С. 117–123 [Musabekov K.S., Nusipbekova K.N. V.Ch. Dorogostajskij i ego kollektsiya v biologicheskom musee KazNU im. Al-Farabi // Okhrana i ratsional'noe ispol'sovanie zhivotnykh i rastitel'nykh resursov. Irkutsk, 2012. S. 117–123].
- Мухина Л.И., Преображенский В.С., Томилов Г.М., Фадеева Н.В. Природное районирование //

- Предбайкалье и Забайкалье. Природные условия и естественные ресурсы СССР. М., 1965. С. 323–336 [Mukhina L.I., Preobrazhenskij V.S., Tomilov G.M., Fadeeva N.B. Prirodnoe rajonirovanie // Predbajkal'e i Zabajkal'e. Prirodnye usloviya i estestvennye resursy SSSR. M., 1965. S. 323–336].
- Оловянная Н.М. Авифауна Байкало-Ленского заповедника // Тр. государственного заповедника Байкало-Ленский. Вып. 4. Иркутск, 2006. С. 183–197 [Olovyannikova N.M. Avifauna Bajkalo-Lenskogo zapovednika // Tr. Gosudarstvennogo zapovednika Bajkalo-Lenskij. Vyp. 4. Irkutsk, 2006. S. 183–197].
- Попов В.В. Птицы (Aves) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 1. Кн. 2. Озеро Байкал. Новосибирск, 2004. С. 1062–1198 [Popov V.V. Ptitsy (Aves) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. T. 1. Kn. 2. Ozero Bajkal. Novosibirsk, 2004. S. 1062–1198].
- Пыжьянов С.В. Серебристая чайка на Байкале. Иркутск, 1997. 70 с. [Pyzh'yanov S.V. Serebristaya chajka na Bajkale. Irkutsk, 1997. 70 s.].
- Пыжьянов С.В. Список птиц побережья Малого моря и прилегающих территорий // Тр. Прибайкальского НП. Вып. 2. Иркутск, 2007. С. 218–229 [Pyzh'yanov S.V. Spisok ptits poberezh'ya Malogo morya i prilozhashchikh territorij // Tr. Pribajkal'skogo NP. Vyp. 2. Irkutsk, 2007. S. 218–229].
- Пыжьянов С.В. Монгольская чайка *Larus (vegae) mongolicus* / Рябицев В.К. Птицы Сибири: справочник-определитель. Т. 1. М.; Екатеринбург, 2014. С. 193–194 [Pyzh'yanov S.V. Mongol'skaya chajka *Larus (vegae) mongolicus* // Ryabitsev V.K. Ptitsy Sibiri: spravochnik-opredelitel'. T. 1. M.; Ekaterinburg, 2014. S. 193–194].
- Равкин Е.С., Челинцев Н.Г. Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц. Репринт. М., 1990. 33 с. [Ravkin E.S., Chelintsev N.G. Metodicheskie rekomendatsii po kompleksnomu marshrutnomu uchetu ptits. Reprint. M., 1990. 33 s.].
- Романов А.А. Авифауна гор Азиатской Субарктики: закономерности формирования и динамики. М., 2013. 358 с. [Romanov A.A. Avifauna gor Aziatskoj Subarktiki: zakonomernosti formirovaniya i dinamiki. M., 2013. 358 s.].
- Рябицев В.К. Птицы Сибири: справочник-определитель. Т. 1. М.; Екатеринбург, 2014. 438 с. [Ryabitsev V.K. Ptitsy Sibiri: spravochnik-opredelitel'. T. 1. M.; Ekaterinburg, 2014. 438 s.].
- Рябцев В.В. Динамика орнитофауны Прибайкальского национального парка на рубеже XX–XXI веков // Тр. Прибайкальского НП. Вып. 2. Иркутск, 2007. С. 230–254 [Ryabtsev V.V. Dinamika ornitofauny Pribajkal'skogo nazional'nogo parka na rubezhe XX–XXI vekov // Tr. Pribajkal'skogo NP. Vyp. 2. Irkutsk, 2007. S. 230–254].
- Скрябин Н.Г. Водоплавающие птицы Байкала. Иркутск, 1975. 244 с. [Skryabin N.G. Vodoplavayushchie ptitsy Bajkala. Irkutsk, 1975. 244 s.].
- Скрябин Н.Г., Пыжьянов С.В. Население птиц // Биоценозы островов пролива Малое море на Байкале. Иркутск, 1987. С. 133–147 [Skryabin N.G., Pyzh'yanov S.V. Naselenie ptits // Biozenosy ostrovov proliva Maloe More na Bajkale. Irkutsk, 1987. S. 133–147].
- Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. М., 1990. 728 с. [Stepanyan L.S. Konspekt ornitologicheskoy fauny SSSR. M., 1990. 728 s.].
- Фефелов И.В., Тупицын И.И., Подковыров В.А., Журавлев В.Е. Птицы дельты Селенги: Фаунистическая сводка. Иркутск, 2001. 320 с. [Fefelov I.V., Tupizyn I.I., Podkovyrov V.A., Zhuravlev V.E. Ptitsy del'ty Selengi: Faunisticheskaya svodka. Irkutsk, 2001. 320 s.].
- Фефелов И.В., Анисимов Ю.А., Безруков А.В. Большой баклан *Phalacrocorax carbo* – новый гнездящийся вид дельты Селенги (озеро Байкал) // Рус. орнитол. журн. Экспресс-вып. 2016 Т. 25. № 1233. С. 3–6 [Fefelov I.V., Anisimov Yu.A., Bezrukov A.V. Bol'shoj baklan *Phalacrocorax carbo* – novyj gnesdyashchijisya vid del'ty Selengi (ozero Bajkal) // Rus. ornithol. Zhurn. Ekspress-vyp. 2016. T. 25. № 1233. S. 3–6].
- Фирсова Л.В. Географическая изменчивость, система и эволюция серебристых чаек и хохотуний комплекса *Larus argentatus* Pontoppidan, 1753–*Larus cachinnans* Pallas, 1811, обитающих в России // Рус. орнитол. журн. (экспресс вып.). 2013. Т. 22. № 867. С. 941–979 [Firsova L.V. Geograficheskaya ismenchivost', sistema i evolyutsiya serebristyx chaek i khokhotunij kompleksa *Larus argentatus* Pontoppidan, 1753 – *Larus cachinnans* Pallas, 1811, obitayushchikh v Rossii // Rus. ornithol. zhurn. (ekspress vyp.). 2013. T. 22. № 867. S. 941–979].
- Шимараев М.Н., Старыгина Л.Н. Зональная циркуляция атмосферы, климат и гидрологические процессы на Байкале (1968–2007 гг.) // География и природные ресурсы, 2010. № 3. С. 62–68 [Shimaraev M.N., Starygina L.N. Zonal'naya tsirkulyatsiya atmosfery, klimat i gidrologicheskie protsessy na Bajkale (1968–2007 гг.) // Geografiya i prirodnye resursy. 2010. № 3. S. 62–68].
- Юмов Б.О., Калинина Л.Н., Бадмаев Б.Б., Ешеев В.Е., Нухилеева Т.П. Наземные позвоночные Забайкальского национального парка. Улан-Удэ, 1989. 49 с. [Yumov B.O., Kalinina L.N., Badmaev B.B., Esheev V.E., Nkhileeva T.P. Nazemnye pozvonochnye Zabaikal'skogo nazional'nogo parka. Ulan-Ude, 1989. 49 s.].
- Georgi J.G. Bemerkungen einer Reise im Russischen Reich im Jahre 1772. SPb., 1775. 920 s.
- Radde G. Reisen im Süden von Ost-Sibirien in den Jahren 1855–1859. Die Festlands Ornithologie des südöstlichen Sibiriens. Bd 1. SPb., 1863. S. 11–392.
- Taczanowski L. Faune ornithologique de la Sibirie orientale // Mém. de l'Acad. Sci. St.-Petersbourg, 1893. Vol. 39. N 7. 1278 p.
- Heyrovsky D., Mlikovsky J., Stublo P., Koutny T. Birds of the Svjatoj Nos wetlands, Lake Baikal // Ecology of the Svjatoj Nos wetlands, Lake Baikal: Results of the Svjatoj Nos 1991 expedition. Praha, 1992. P. 33–75.
- Mel'nikov Yu.I. The migration routes of Waterfowl and their Protection in Baikal Siberia // Waterbirds around the World: Proceedings conference. Edinburgh, 2006. P. 357–362.



## BIRDS OF LAKE BAIKAL (FROM THE END XIX ON THE BEGINNING OF XXI CENTURY): THE SPECIES STRUCTURE, DISTRIBUTION AND CHARACTER OF STAY

*Yu.I. Mel'nikov*<sup>1</sup>, *T.N. Gagina-Skalon*<sup>2</sup>

On the basis of long term works (1968–2016) and the literature analysis dynamics of fauna of birds of a hollow of lake Baikal more, than for the 150-year-old period is considered. The analysis of the gathered data is spent for two big periods: the end XIX and first half XX centuries (prior to the beginning of obvious warming of a climate in the late 40th and the beginning of 50th years of the last century) both second half XX and the beginning of XXI century. According to last data, for this time the terminal of a century cycle of a climate and, probably, centuries-old cycle duration of 1800, coming to an end with the heat-dry period (Voronin et al., 2014) is necessary. Considerable warming of a climate of Northern Eurasia, most strongly expressed in Eastern Siberia, has led to augmentation of number of birds in a hollow of the lake Baikal – with 321 to 405 species. Their eviction from the Central Asia (Mongolia and Northeast China), in connection with development here the long shallow period in a climatic cycle, most likely, centuries-old level was the cause of such dynamics of bird fauna. The most appreciable qualitative changes in fauna of birds have descended in the winter period in which warming is expressed most strongly. As in summer, and winter periods the abundance has increased at a small number of new species, and their basic part has negligible number and enters into a category of bird passage. Changes of number of the most ordinary both numerous species shorebird and a waterfowl, in norm developed Southern Transbaikalia and adjacent areas of the Central Asia which are bound to dilating of northern borders of areals and shift of their optimum in northern widths are more significant.

**Key words:** lake Baikal, the Central Asia, climate warming, the shallow period, eviction of birds in northern widths, augmentation of quantity of species new to region.

<sup>1</sup>Mel'nikov Yuriy Ivanovich, Baikal muzeum of Irkutsk Scientific Centre (yumel48@mail.ru);

<sup>2</sup>Gagina-Scalon Tatijana Nikolaevna, Kemerovo State University.

УДК 585.786

## ВИДЫ СОВОК (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE), НОВЫЕ ДЛЯ ИВАНОВСКОЙ ОБЛАСТИ. СЕРИЯ: ВИДЫ СОВОК (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE), НОВЫЕ ДЛЯ РАЗЛИЧНЫХ РЕГИОНОВ РОССИИ. ВЫП. 4

А.В. Свиридов<sup>1</sup>, С.А. Котов<sup>2</sup>

Приведены результаты обработки коллекции совок С.А. Котова из Ивановской обл. Мы дополняем базовый список видов совок области 30 видами, ранее здесь не обнаруженными. С ними видовой состав совок области ныне насчитывает 294 видов. Модернизировано определение трех видов.

**Ключевые слова:** отряд Lepidoptera, совки, Noctuidae, Ивановская обл., виды, новые для территорий, фауна России.

Этой статьей мы открываем новый формат серии «Виды совок (Lepidoptera: Noctuidae), новые для различных регионов России» (вып. 4). Публикация с сохранением нумерации в ряде случаев выпусков серии по отдельным регионам России, надеемся, поможет более оперативно, не дожидаясь поступления и обработки материалов из большого количества различных регионов, учитывать результаты дополнения базовых сводок по совкам российских регионов. Мы рассматриваем серию как вклад в пополнение будущих каталогов чешуекрылых России по самому большому семейству отряда, которые неизбежно должны будут основываться на административных выделах территории, поскольку именно по ним осуществляется основной сбор коллекционной информации (фаунистический мониторинг). Такой мониторинг помимо значения общей фиксации состояния фауны регионов для группы, требующей специального определения и представляющей около 1/5 всего видового состава фауны чешуекрылых России (что по прикидке составляет около 1/4 видового состава фауны чешуекрылых бывшего СССР и около 1/50 видового состава всей фауны животных России и фауны СССР; для одного семейства это очень большая доля, поскольку совки – одно из трех–четырех самых богатых видами семейств животного царства), имеет большое значение и для выяснения тенденций изменения фауны и научного решения вопросов охраны животного мира. Заметим, что отряд чешуекрылых (Lepidoptera) к настоящему времени – один из двух самых больших по

числу видов современной фауны отрядов царства животных.

В основу нового дополнения фауны области положена замечательная коллекция совок С.А. Котова, привезенная в Н.-И. Зоологический музей на определение А.В. Свиридову А.М. Тихомировым. В частности, в коллекции были представлены 61 экз. из рода *Amphipoea* и 15 экз. из группы *Mesapamea secalis – secalella*. Для заслуживающего доверия определения в этих группах (в 1-й в большинстве случаев, во 2-й – всегда) требуется особо квалифицированное определение с изучением гениталий. Для наших целей, мы впервые применили направленное выборочное препарирование. Среди *Amphipoea* при внешнем определении, когда это было возможно, мы обнаружили большей частью *Amphipoea fucosa* и совсем немного *Amphipoea oculatea*. Затем мы выбрали пару самцов, наиболее подозрительных в отношении принадлежности к неизвестному еще в области *Amphipoea crinanensis*. Препарирование подтвердило подозрение и вид приводится здесь впервые для области. Что касается *Mesapamea secalis – secalella*, попытки точного различения этих двух видов по внешним признакам не должны вызывать доверия, в то же время по гениталиям они различаются надежно. Однако в среднем виды различаются размерами. Выборочный метод генитального исследования, примененный нами, состоял в этом случае в том, что мы выбрали самого крупного и самого мелкого самца и генитализировали их. Мы, что называется, попа-

<sup>1</sup>Свиридов Андрей Валентинович – ст. научн. сотр. Научно-исследовательского зоологического музея МГУ, канд. биол. наук (sviridov@zmmu.msu.ru), исследование поддержано научно-исследовательским проектом Н.-И. Зоологического музея МГУ АААА-А16-116021660077-3; <sup>2</sup>Котов Сергей Александрович – магистр Ивановского химико-технологического университета (euphorbiae@mail.ru); статья подготовлена при участии А.М. Тихомирова – доцента кафедры ботаники и зоологии Ивановского государственного университета.



ли в точку, обнаружив оба вида. Правда, оба уже приводились для области в базовом списке. Экземпляры, приведенные без указания места находок, собраны в одной точке – с. Красноармейское Шуйского р-на, в случаях другой географической точки это специально указано. Все экземпляры, приведенные в статье, собраны на свет лично С.А. Котовым. Областной список совок дополнен 30 новыми видами. Ранее в базовом списке совок Ивановской обл. мы привели по результатам обработки многолетних сборов (1965–1997 гг.) 257 видов (Свиридов, Тихомиров, 2000), затем этот список был дополнен еще 7 видами (Свиридов, Тихомиров, 2002), сейчас на территории области суммарно обнаружено 294 вида совок. Все содержащиеся в настоящей статье определения видов проведены А.В. Свиридовым в Н.-И. Зоологическом музее МГУ.

### Список видов

(В скобках указаны номера видов по Каталогу чешуекрылых... (2008))

(8509) *Schrankia costaestrigalis* (Stephens, 1834). 28.08.2014, 1 экз.

(8535) *Eublemma purpurina* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 26.08.2012, 1 экз.

(8743) *Lygephila cracca* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 14.08.2010, 1 экз.

(8821) *Catephia alchymista* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 3.07.2013, 1 экз.

(8895) *Catocala promissa* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 26.07.2011 и 24.08.2011, 2 экз.

(8945) *Diachrysia chryson* (Esper, 1789). 19.07.2013, 1 экз.

(9012) *Phyllophila obliterated* (Rambur, 1833). 16.07.2013, 25.07.2013, 1.06.2014, 3 экз.

(9148) *Acronicta tridens* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 1.06.2014, 1 экз.

(9241) *Cucullia lindei* Heyne, 1899. 29.04.2012, 1 экз.

\*(9403) *Eucarta virgo* (Treitschke, 1835). 4.07.2012, 13.06. 2013, 3.07.2013, 4.07.2013, 1.06.2014, 10.06.2014, 9.07.2014 (2 экз.), 8 экз. Вид указан впервые для Европейского Центрального региона Каталога чешуекрылых России (регион № 8).

(9466) *Caradrina albina* Eversmann, 1848. 26.08.2012, 1 экз.

(9491) *Hoplodrina ambigua* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 8.07.2011, 1 экз.

(9538) *Cosmia diffinis* (Linnaeus, 1767). 12.08.2010, 1 экз.

(9677) *Amphipoea crinanensis* (Burrows, 1908). 11.08.2011, 2 экз.

(9873) *Conistra erythrocephala* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 4.05.2013, 1 экз.

(9902) *Lithophane lamda* (Fabricius, 1787). 21.04.2012, 29.04.2013, 1.05.2013, 16.05.2013, 4 экз.

(9904) *Lithophane ornitopus* (Hufnagel, 1766). 2.05.2011, 21.04.2012 (3 экз.), 29.09.2012, 20.04.2013 (4 экз.), 20.09.2013, 10 экз.

(9965) *Aporophyla lutulenta* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 24, 26 и 28.08.2012, 3 экз.

(10013) *Orthosia miniosa* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 2.05.2011, 21.04.2012, 4.05.2013 (3 экз.), 4.05.2013, 6 экз.

(10023) *Anorthoa munda* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 29.04.2012, 1 экз.

(10036) *Egira conspicillaris* (Linnaeus, 1758). 21.05.2014, 1 экз.

(10102) *Lacanobia splendens* (Hübner, [1808]). 6.06.2014, 29.05.2015, 2 экз.

(10119) *Hyssia cavernosa* (Eversmann, 1842). 18.07.2011, 20.09.2011, 29.07.2013, 3 экз.

(10136) *Sideridis turbida* (Esper, 1790). 26.05.2015, 1 экз. 8,5 км ЮВ г. Южа, окраина соснового бора на песчаной почве, 26.05.2015, 1 экз.

(10231) *Mythimna vitellina* (Hübner, 1808). 18.09.2014, 1 экз.

(10348) *Euxoa ochrogaster* (Guenée, 1852). 4.08.2010, 1 экз.

(10369) *Agrotis cinerea* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 8,5 км ЮВ г. Южа, окраина соснового бора на песчаной почве, 26.05.2015, 3 экз.

(10405) *Diarsia florida* (F. Schmidt, 1859). 15.07.2009, 1 экз.

(19420) *Netrocerocora quadrangula* (Eversmann, 1844). 26.06.2015, 1 экз.

(10443) *Rhyacia simulans* (Hufnagel, 1766). 3.07.2013, 1 экз.

Примечания к ранее опубликованному базовому списку с дополнениями:

(8915). *Abrostola tripartita* (Hufnagel, 1766). (=triplasia auct.). Ранее он приводился нами как *Abrostola triplasia* (L.)

(8916). *Abrostola triplasia* (Linnaeus, 1758). Ранее он приводился нами как *Abrostola trigemina* (Wern.), т.е. информация по этим видам должна поменяться местами. Это связано с разночтением в диагностической литературе, которую мы использовали при определении по гениталиям. Здесь представления о паре близких видов приведены в соответствие с современными общепринятыми.

(9312). *Amphipyra pyramidea* (Linnaeus, 1758). Нами приводился ранее для области, но в то время в зарубежной мировой литературе считалось возможным пользоваться для различения *A. pyramidea* и *A. berbera* некоторыми внешними

признаками, которые многим казались надежными. Как мы впоследствии выяснили на отдельных экземплярах, эти отличия недостоверны. Для достоверности обязательно нужно генитализировать самца. Коллекция С.А. Котова позволила опреде-

лить с исследованием гениталий наличие в области *Amphipyra pyramidea* (4.08.2012, 15.09.2014, 11.10.2014, 3 экз.). Так что мы на современном уровне подтверждаем указание вида для области. Второй вид пока здесь не обнаружен.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ  
[REFERENCES]

Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России / под ред. С.Ю. Синева. СПб.; М., 2008. 424 с. [Katalog Cheshuekrylykh (Lepidoptera) Rossii / pod red. S.Yu. Sinyova. SPb.–M., 2008. 424 p.].

Свиридов А.В., Тихомиров А.М. Совки (Lepidoptera: Noctuidae) Ивановской области. Russian Entomological Journal. 2000. Vol.9. N 4. P. 366–374 [Sviridov A.V., Tikhomirov A.M. Sovki (Lepidoptera: Noctuidae) Ivanovskoy Oblasti // Russian Entomological Journal. 2000. Vol. 9. N 4. P. 366–374].

Свиридов А.В., Тихомиров А.М. Ивановская область (с. 446) // Свиридов А.В. Виды совок (Lepidoptera: Noctuidae), новые для различных регионов России. Вып. 1 // Русский энтомологический журнал. 2002. Т. 11. Вып. 4. P. 445–450 [Sviridov A.V., Tikhomirov A.M. Sovki (Lepidoptera: Noctuidae) Ivanovskoy Oblasti (p. 446) // Sviridov A.V. Vidy sovok (Lepidoptera: Noctuidae), novye dlya razlichnykh regionov Rossii. 1. Russian Entomological Journal. 2002. Vol. 11. N 4. P. 445–450].

Поступила в редакцию / Received 05.02.2015

Принята к публикации / Accepted 17.03.2015

NOCTUID MOTHS (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE), NEW  
FOR IVANOVO AREA. NOCTUID MOTHS (LEPIDOPTERA) NEW  
FOR DIFFERENT REGIONS OF THE RUSSIAN FEDERATION, 4

A.V. Sviridov<sup>1</sup>, S.A. Kotov<sup>2</sup>

There have been presented identification results of a collection of Mr. S.A. Kotov from Ivanovo area. We supplement a base Noctuids list with 30 species, new for territory. Now the List contents 294 species. Identification of the three species is modernized. We describe the new method of selective series of sibling-species specimens identification for faunistic purposes.

**Key words:** order Lepidoptera, noctuid moths, Noctuidae, Ivanovo Area, species new for territories, fauna of Russia.

<sup>1</sup>Sviridov Andrej Valentinovich, senior scientist, Honoured Scientist of Lomonossov-MSU, Scientific-research Zoological Museum of MSU, Dr (biology) (sviridov@zmmu.msu.ru); <sup>2</sup>Kotov Sergej Alexandrovich, magister, Ivanovo Chemical-technological University (euphorbiae@mail.ru).

УДК 595.763

## ФАУНА ЗЛАТОК (COLEOPTERA, BUPRESTIDAE) ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ

Д.В. Власов, Н.Б. Никитский

Результаты изучения фауны златок (Coleoptera, Buprestidae) Ярославской обл. На основании исследования более 680 экземпляров, собранных с 1877 по 2015 г. выявлены 30 видов, 6 из которых указываются впервые (*Dicerca aenea*, *Agrilus cuprescens*, *A. ribesi*, *A. suvorovi*, *A. sinuatus*, *Trachys fragariae*). Современная фауна насчитывает 28 видов, еще два – *Dicerca aenea* и *Buprestis octoguttata* известны только по сборам вековой давности. Из ранних работ известны еще пять видов, два из которых – *Dicerca berolinensis* и *Trachys pumila* исключаются из фауны Ярославской обл. из-за неправильной идентификации материала, послужившего для указания. Два вида (*Agrilus ribesi*, *A. angustulus*) впервые указываются из сопредельной Костромской обл.

**Ключевые слова:** златки, Buprestidae, Ярославская область.

Златки (Buprestidae) – одно из крупных (до 15 тыс. видов в мировой фауне) и экономически значимых семейств жесткокрылых. Многие представители известны как вредители лесных культур, а также плодовых деревьев и кустарников. В то же время численность некоторых видов во многих регионах сокращается в результате антропогенной трансформации или вырубки старовозрастных лесов.

### История изучения

Первые сведения по златкам, обитающим в окрестностях Ярославля, с указанием семи видов, опубликованы в работе М.К. Белля (1868). В последующих фаунистических работах (Кокуев, 1880; Яковлев, 1902; Геммельман, 1927; Кокучев, 1879) перечень представителей семейства, собранных на территории современной Ярославской обл., был доведен до 24 видов. С начала 1990-х гг. начался новый этап изучения фауны жесткокрылых региона. В результате этих исследований были опубликованы сведения о находках еще 4 видов златок (Власов, 1995; 2010; Орлова-Беньковская, 2013а), два из которых являются недавними вселенцами.

### Места проведения работ, материалы и методы

Ярославская обл., расположенная в центре Восточно-Европейской равнины между 56°32' и 58°55' с.ш. и между 37°21' и 41°12' в.д., занимает часть бассейна Верхней Волги и ее притоков (Дитмар, Дегтеревский, 1959). Ее протяженность с севера

на юг – 275 км, с запада на восток в самом широком месте (у параллели 58°20') достигает 220 км, а у параллели 56°40' – 65 км. Площадь в административных границах составляет 36 177 км<sup>2</sup>. Поверхность региона представляет собой волнистую равнину с возвышенными грядами и замкнутыми понижениями, сформировавшуюся в приледниковой полосе Валдайского оледенения. Территория области расположена в лесной зоне (Богачёв и др., 1959). Северные районы относятся к подзоне южной тайги с преобладанием хвойных пород, южные – к широколиственно-хвойноподтаежной подзоне с преобладанием лиственных пород. Многовековое хозяйственное освоение территории привело к уменьшению лесопокрытой площади за счет появления агроценозов, дорог и населенных пунктов и замене коренных ельников на мелколиственные леса (Колбовский, 1993).

Основной материал был собран Д.В. Власовым в местах стационарных наблюдений и при кратковременных выездах во всех административных районах Ярославской обл. с 1988 по 2015 г. Для поимки имаго использовались стандартные и общепринятые подходы и методы изучения ксилофильных жуков с преобладанием ручного сбора со стволов деревьев, бревен и пней, часть экземпляров выкошена с древесной, кустарниковой и травянистой растительности, для изучения биологических особенностей отдельных видов производился поиск преимагинальных стадий с последующим выведением. Также изучен и при необходимости переопределен материал по златкам, находящийся

в коллекциях жесткокрылых: Зоологического музея Ярославского государственного университета им. П.Г. Демидова, Переславль-Залесского музея-заповедника (сборы С.С. Геммельмана), Ярославского музея-заповедника (коллекция Ярославского естественно-исторического общества); Н.А. Бондаря (г. Ярославль), А.Е. Жохова (пос. Борок) и В.Д. Титова (г. Ростов-Ярославский).

Предварительное определение материала проведено Д.В. Власовым, проверка определения, а также идентификация представителей рода *Agriilus* осуществлена Н.Б. Никитским. В общей сложности исследовано более 680 экземпляров, из которых около 480 находятся в коллекции одного из авторов.

### **Аннотированный список видов сем. *Buprestidae* Ярославской области**

В списке номенклатура принимается преимущественно по Catalogue of Palaearctic Coleoptera (Catalogue..., 2006), таксоны расположены в алфавитном порядке. Для каждого вида (за исключением массовых) приведены данные этикеток всех изученных экземпляров и особенности экологии. Для находок до 1918 г. даты указаны по старому стилю, названия и расположение населенных пунктов откорректированы в соответствии с современным административным делением Ярославской обл. В работе приняты следующие сокращения: дер. – деревня, ДГПБЗ – Дарвинский государственный природный биосферный заповедник, ЗИН – Зоологический институт Российской Академии наук (Санкт-Петербург), ЗММУ – Зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова, ЗМЯрГУ – Зоологический музей Ярославского государственного университета им. П.Г. Демидова, КБ – коллекция Н.А. Бондаря, КВ – коллекция Д.В. Власова, КЖ – коллекция А.Е. Жохова, КТ – коллекция В.Д. Титова, НП – национальный парк, обл. – область, окр. – окрестности, ПМЗ – Переславль-Залесский музей-заповедник, пос. – поселок, р-н – муниципальный район, с. – село, СЖР – Северный жилой район г. Ярославля, ст. – станция, экз. – экземпляр(ы), ЯЕИО – Ярославское естественно-историческое общество, ЯИУЗ – ясеневая изумрудная узкотелая златка, ЯрГУ – Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова. Звездочкой (\*) отмечены виды, впервые указываемые для Ярославской обл., в квадратные скобки заключены названия видов, ошибочно приведенных для изучаемого региона.

#### ***Buprestidae* Leach, 1815**

Подсем. *Chrysochroinae* Laporte, 1835

Триба *Chalcophorini* Laporte, 1835

*Chalcophora* Dejean, 1833

*Chalcophora mariana* (Linnaeus, 1758).

(Kokujew, 1879; Кокуев, 1880; Яковлев, 1902; Геммельман, 1927).

**Места сборов:** Любимский р-н: дер. Осиновец 12.VIII.1913 (1 экз., ЯЕИО); Некрасовский р-н: с. Диево-Городище 11.VII.1998 (1 экз., КВ); Переславский р-н: пос. Купанское 13.VIII.1925 (1 экз., ПМЗ), 1.VII.1990 (1 экз., КВ), НП Плещеево озеро, урочище Симак 27.VI.1990 (1 экз., КВ), 15.VII.1990 (1 экз., ЗМЯрГУ).

В изучаемом регионе вид приурочен к высокобонитетным соснякам. Заселяет погибшие сосны, предпочитая пни и валежные деревья. Развитие личинок растянуто и зависит от степени разложения древесины, обычно длится два-три года. В крупных бревнах может развиваться несколько поколений жуков. Вид внесен в Красную книгу Ярославской обл. (Власов, 2004а; 2015а) со статусом «сокращающийся в численности». Находки жуков в последние годы нам не известны, во время мониторинговых обследований ООПТ были обнаружены только обработанные деревья с характерными летними отверстиями (2013 г. – НП Плещеево озеро, урочище Симак; 2014 г. – Гаврилов-Ямский зоологический заказник в окр. дер. Милочево).

Триба *Dicercini* Gistel, 1848

*Dicerca* Eschscholtz, 1829

\* *Dicerca aenea* (Linnaeus, 1761).

**Места сборов:** Гаврилов-Ямский р-н: с. Щёково без даты (1 экз., ЯЕИО).

Исследованный экземпляр собран на рубеже XIX–XX веков (не позднее 1913 г.). Сведения о современном распространении вида на территории Ярославской обл. отсутствуют. Для сопредельной Московской обл. также известны только старые указания (Никитский и др., 1996). Заселяет отмирающие и погибшие деревья различных видов топей (включая осину) и ив.

*Dicerca alni* (Fischer von Waldheim, 1823).

(Яковлев, 1902).

**Места сборов:** Рыбинский р-н: ст. Лом 22.V.2006 (1 экз., КВ), 3.VI.2007 (1 экз., КВ); Даниловский р-н: дер. Андроновно 12.VII.2006 (1 экз., ЗМЯрГУ); Тутаевский р-н: дер. Миланино 22–25.VI.2001 (серия экз., КВ; КТ); Угличский р-н: биостанция ЯрГУ Улейма 3.VII.1990 (1 экз., ЗМЯрГУ), 25.VI.1993 (1 экз., КВ), 11.VII.1993 (1 экз., КВ), 10.VI.1998 (1 экз., КВ); Ярославский р-н: с. Бердицыно, гнилая ольха 6.VI.1909 (1 экз., ЯЕИО), дер. Котельницы 10.V.1974 (1 экз., КЖ), 6.VI.1976 (1 экз., КЖ), дер. Вакарево 16.VI.2001 (2 экз., КВ), дер. Белкино 6.VI.2007 (1 экз., ЗМЯрГУ), пос. Дубки 20.VI.2010 (1 экз., КВ), 24.VI.2010



(2 экз., КВ); Переславский р-н: дер. Веськово 7.VI.2013 (1 экз., КВ).

Широко распространенный, но спорадически встречающийся вид, связанный преимущественно с прогреваемыми сероольшаниками. Основное кормовое дерево – ольха серая, экземпляры собраны нами также в древесине ольхи черной и на стволе вяза гладкого. Может развиваться на березе, орешнике, липе (Алексеев, 1958). Личинка питается под корой, затем уходит в толщу древесины, в некоторых случаях достигая сердцевины стволиков. Окукливание происходит в конце весны, от поверхности ствола колыбельку отделяет 3–5-сантиметровый и меньше слой древесины. Жуки летают в июне–июле, ведут скрытный образ жизни, встречаясь на пнях и усыхающих стволах кормовых деревьев.

*Dicerca berolinensis* (Herbst, 1779)].

(Kokujew, 1879; Кокуев, 1880; Яковлев, 1902).

Западноевропейский вид, отсутствующий на территории РФ (Catalogue..., 2006). Вслед за Рихтером (1952), мы считаем, что указания вида для Ярославской обл., основанные на единственном экземпляре, собранном Н.П. Сабанеевым, недопустимы. Это подтверждается тем, что данный вид никем впоследствии в коллекции Яковлева, хранящейся ныне в ЗИНе, обнаружен не был.

*Dicerca furcata* (Thunberg, 1787) (= *acuminata* (Pallas, 1782)).

(Белль, 1868; Кокуев, 1880; Яковлев, 1902).

**Места сборов:** Даниловский р-н: ст. Соть 7.VI.1984 (1 экз., КВ); Угличский р-н: биостанция ЯрГУ Улейма 29.VI.1993 (1 экз., КВ); Ярославский р-н: дер. Вакарево 18.VI.2003 (1 экз., КВ), 5.VI.2005 (1 экз., КВ), дер. Ляпино 22.V–3.VI.2007 (серия экз., ЗМЯрГУ; КТ); Гаврилов-Ямский р-н: с. Щёкотово без даты (1 экз., ЯЕИО); Ярославская губерния, без даты (3 экз., ЯЕИО).

Локальный вид, большинство мест обитания приурочено к ослабленным березнякам на разработанных торфяниках. Заселяет отмирающие березы, обработанные заболонниками или обломанные ветром, развитие продолжается в течение трех–семи лет в зависимости от влажности древесины. Жуки летают со второй половины мая до июля, ведут скрытный образ жизни, встречаясь на пнях и усыхающих березах.

Триба Poecilonotini Jakobson, 1913

*Poecilonota* Eschscholtz, 1829

*Poecilonota variolosa* (Paykull, 1799).

(Яковлев, 1902; Геммельман, 1927).

**Места сборов:** Рыбинский р-н: дер. Костино, осина 12.VII.2014 (1 экз., КТ); Тутаевский р-н: ст. Чёбаково, осина 3.VII.2011 (1 экз., КВ); Боль-

шесельский р-н: дер. Половинкино, без даты (1 экз., ЯЕИО); Ярославль: «Ярославль», без даты (1 экз., ЯЕИО), «Ярославль Ямской лес», без даты (2 экз., ЯЕИО); Переславский р-н: урочище Крест 3.VIII.1925 (1 экз., ПМЗ).

Локальный вид, встречающийся по хорошо прогреваемым опушкам и изреженным лесам, где заселяет ослабленные средневозрастные или старые осины. Личинки прокладывают в толще коры плоские извилистые ходы, плотно забитые буровой мукой и часто не задевающие заболонь. Развитие продолжается два года. Молодые жуки про- ходят дополнительное питание на листьях осины.

Подсем. Buprestinae Leach, 1815

Триба Anthaxiini Gory et Laporte, 1837

*Anthaxia* Eschscholtz, 1829

*Anthaxia quadripunctata* (Linnaeus, 1758).

(Белль, 1868; Кокуев, 1880; Яковлев, 1902; Геммельман, 1927).

**Места сборов:** Пошехонский р-н: с. Сохоть; Брейтовский р-н: дер. Сущёво; Некоузский р-н: ст. Шестихино; Рыбинский р-н: ст. Лом; Даниловский р-н: дер. Богатиново, с. Середка; Тутаевский р-н: с. Артемьево, деревни Миланино и Ченцы, г. Тутаев, ст. Чёбаково; Угличский р-н: г. Углич, биостанция ЯрГУ Улейма; Большесельский р-н: с. Большое Село; Ярославль: северная санитарно-промышленная зона, Павловский парк, Карачиха, центр, парк в пойме р. Которосль, частный сектор на правом берегу р. Которосль, Верхний остров, Тверицкий бор, Новосёлки; Ярославский р-н: с. Игрищи, ст. Молот, деревни Ляпино, Вакарево, Белкино, Заборное, поселки Карабиха и Красные Ткачи; Некрасовский р-н: села Диево-Городище и Черная Заводь; Ростовский р-н: станции Меленки и Итларь, дер. Бахматово, г. Ростов, с. Караш; Переславский р-н: дер. Говырино, НП Плещеево озеро, урочища Княжево и Кухмарь, г. Переславль-Залесский: дендрарий.

Широко распространенный по хвойным лесам области вид. Развивается под корой и в верхних слоях древесины погибающих хвойных (ель обыкновенная, ель колючая, сосна, можжевельник) деревьев, занимая освещенную сторону ствола. Жуки проходят дополнительное питание на цветущих растениях, предпочитая цветки с желтым венчиком (лютики, одуванчик и др.). Вид встречается во многих районах г. Ярославля, где развивается на отмирающих елях в лесополосах вдоль ж/д и на ветвях колючих елей, растущих в парках. Часть находок жуков в городе связана также с завозом зараженной неокоренной древесины.



Триба *Buprestini* Leach, 1815

*Buprestis* Linnaeus, 1758

*Buprestis (Ancylocheira) haemorrhoidalis* Herbst, 1780.

(Яковлев, 1902; Геммельман, 1927).

**Места сборов:** Первомайский р-н: ст. Скалино; Некоузский р-н: пос. Борок (Академический); Даниловский р-н: с. Жеденово; Мышкинский р-н: дер. Охотино; Тутаевский р-н: с. Павловское, пос. Никульское; Большесельский р-н: дер. Половинкино; Угличский р-н: биостанция ЯрГУ Улейма; Ярославль: «Ярославль, школа садоводства VII.1913» (1 экз., ЯЕИО), «Ярославль, лагеря 12.VII.1913» (1 экз., ЯЕИО); Ярославский р-н: деревни Котельницы, Вакарево, Боровое, Белкино, пос. Красные Ткачи, Гаврилов-Ямский р-н: г. Гаврилов-Ям; Борисоглебский р-н: деревни Красново и Туксаново; Ростовский р-н: ст. Итларь; Переславский р-н: НП Плещеево озеро, урочища Кухмарь и Симак.

Широко распространенный и местами массовый вид, связанный с изреженными и прогреваемыми хвойными лесами. Личинки заселяют отмирающие и погибшие ели и сосны. Также нами отмечено развитие в нижних венцах старых (сорокалетних и более) хозяйственных построек, где обнаруживались все стадии развития (ДГПБЗ (вологдская часть), кордон Горлово). Жуки встречаются со второй половины июня на сваленных кормовых деревьях, лежащих на освещенных солнцем и хорошо прогреваемых местах.

*Buprestis (Ancylocheira) rustica* Linnaeus, 1758.

(Белль, 1868; Кокуев, 1880; Яковлев, 1902; Геммельман, 1927).

**Места сборов:** Первомайский р-н: с. Мартыново без даты (1 экз., ЯЕИО); Даниловский уезд 4.VII.1899 (1 экз., ЯЕИО); Угличский р-н: биостанция ЯрГУ Улейма 19.VII.1993 (1 экз., КВ), 9.VI.1998 (1 экз., КВ), 10.VII.2005 (1 экз., КВ), 21.VII.2005 (2 экз., КВ), VII.2006 (1 экз., ЗМЯрГУ); Ярославль, без даты (1 экз., ЯЕИО); Ярославский р-н: с. Бердицыно 26.VI.1906 (1 экз., ЯЕИО), окр. Ярославля 27.V.1907 (1 экз., ЯЕИО).

Локальный и редкий вид, преимущественно приуроченный к ленточным соснякам по берегам Волги и ее притоков. Личинки заселяют стволы отмирающих крупномерных деревьев, развитие обычно длится два года, жуки активны в июне–июле.

*Buprestis (Buprestis) octoguttata* Linnaeus, 1758.

(Kokujew, 1879; Кокуев, 1880; Яковлев, 1902).

**Места сборов:** «Ross. bog. Jaroslavl» [Ярославский р-н: окр. Ярославля] без даты (серия экз., ЯЕИО), «Ярославль» без даты (1 экз., ЯЕИО), «окр. Ярославля» без даты (1 экз., ЯЕИО).

Крайне редкий вид, который собирался лишь однажды: «Яр[ославль], 16–29.VI.1877 г., на побегах молодых сосен за Волгой, обильно» (Яковлев, 1902). Позднее ни разу на территории области не регистрировался. В сопредельных областях: Костромской (Гуссаковский, 1926) и Владимирской (Эстерберг, 1929) известны находки, датированные 1920-ми годами. В Московской обл. вид также долгие годы «отсутствовал», но в 2000 г. был обнаружен в значительном количестве на востоке области (Никитский, Семенов, 2001). Заселяет стволы или поверхностные корни отмирающих или погибших сосен, также часто развивается в основании стволов молодых ослабленных деревьев (Рихтер, 1952), вызывая их гибель.

Триба *Chrysobothriini* Gory & Laporte, 1837

*Chrysobothris* Eschscholtz, 1829

*Chrysobothris affinis* (Fabricius, 1794).

(Власов, 1995).

**Места сборов:** Угличский р-н: биостанция ЯрГУ Улейма 10-12.VII.1990 (2 экз., КВ), 17.VII.2014 (1 экз., ЗМЯрГУ); Ростовский район: ст. Меленки, береза 25.VI.2006 (1 экз., КТ); Переславский р-н: дер. Вельсково 8.VII.1927 (1 экз., ПМЗ).

Вид распространен на территории Ярославской обл. очень локально, единичные экземпляры попадают на прогреваемых опушках старых березняков. Может развиваться практически на всех лиственных породах, как местных, так и интродуцированных (Bilý, 2002). В степной зоне считается серьезным вредителем полес (Маслов и др., 1973). Вид занесен в Красную книгу Ярославской обл. (Власов, 2004б; 2015б), как редкий вид, находящийся на границе ареала.

*Chrysobothris chrysostigma* (Linnaeus, 1758).

(Kokujew, 1879; Кокуев, 1880; Яковлев, 1902; Геммельман, 1927).

**Места сборов:** Брейтовский р-н: окр. пос. Брейтово, под корой ели 28.V.2004 (останки 1 экз.); Угличский р-н: биостанция ЯрГУ Улейма 19.VII.1990 (2 экз., КВ), 12.VII.1991 (1 экз., КВ), VII.1992 (1 экз., ЗМЯрГУ), 10.VII.1996 (1 экз., КВ), 16.VI.2013 (1 экз., ЗМЯрГУ); Переславский р-н: НП Плещеево озеро, урочище Кухмарь 5.VI.2002 (1 экз., КВ), НП Плещеево озеро, устье р. Куротень 24.VI.2013 (останки 1 экз.).

Локальный вид, связанный в распространении со старовозрастными хвойными лесами. Личинки развиваются в течение двух лет под корой толстых (более полуметра диаметром) стволов ветровальных или срубленных елей и сосен, лежащих на открытых прогреваемых местах.

Триба *Melanophilini* Bedel, 1921

*Melanophila* Eschscholtz, 1829

*Melanophila acuminata* (DeGeer, 1774) (= *appendiculata* (Fabricius, 1792)).

(Белль, 1868; Кокуев, 1880; Яковлев, 1902; Геммельман, 1927).

**Места сборов:** Тутаевский р-н: г. Тутаев 17.VI.2001 (1 экз., КВ); Угличский р-н: биостанция ЯрГУ Улейма, ствол сосны в горящем костре 11.VI.2000 (4 экз., КВ); Ярославль: без даты (2 экз., ЯЕИО); Ярославский р-н: окр. Ярославля 8.VII.1915 (2 экз., ЯЕИО), окр. дер. Вакарево, дрова у горящего костра 16.VI.2001 (1 экз., КВ), на стволе обгоревшей березы 18.VI.2003 (1 экз., КВ); Некрасовский р-н: с. Диево-Городище, дрова у горящего костра 5–6.VII.2003 (2 экз., КВ); Ростовский р-н: VI.1904 (1 экз., ЯЕИО), ст. Меленки, обгоревшая осина и спиленная сосна 25–26.V.2012 (2 экз., КТ), окр. г. Ростов, обгоревшие стволы березы 2.VI.2002 (серия экз., КТ); Переславский р-н: НП Плещеево озеро, урочище Кухмарь 5.VII.2002, дрова у горящего костра (1 экз., КВ).

Локальный и скрытный вид, обычно встречается на горельниках, где заселяет обожженные деревья, как хвойные, так и лиственные. Также привлекается на горящий костер, т. к. улавливает инфракрасное излучение (Прохоров, 2010).

*Phaenops* Dejean, 1833

*Phaenops cyanea* (Fabricius, 1775).

(Кокүев, 1879; Кокуев, 1880; Яковлев, 1902; Геммельман, 1927).

**Места сборов:** Брейтовский р-н: с. Прозорово; Некоузский р-н: пос. Борок (Академический); Мышкинский р-н: деревни Коровино и Костюрино; Угличский р-н: биостанция ЯрГУ Улейма; Ярославль: парк в пойме р. Которосль; Ярославский р-н: деревни Ляпино и Вакарево, пос. Красные Ткачи; Борисоглебский р-н: пос. Борисоглебский; Ростовский р-н: ст. Меленки, дер. Теханово; Переславский р-н: пос. Купанское, НП Плещеево озеро, урочище Кухмарь.

Широко распространенный по территории области вид, приуроченный к соснякам различного возраста. Личинки развиваются в течение года под корой ослабленных в результате пожара или различных механических повреждений деревьев. Также заселяются ветровальные сосны, часто не полностью утратившие корневую систему.

Подсем. *Argilinae* Laporte, 1835

Триба *Argilini* Laporte, 1835

*Agrilus* Curtis, 1825

\* *Agrilus (Agrilus) cuprescens* (Ménétriés, 1832).

**Места сборов:** Ярославский р-н: окр. дер. Ляпино, опушка леса, кошение по шиповнику 10.VI.2012

(8 экз., ЗМЯрГУ; КВ); Гаврилов-Ямский р-н: дер. Ханькино, коренной берег р. Которосль, кошение по шиповнику 14.VII.2014 (1 экз., КВ).

Локальный вид, связанный в развитии с различными видами шиповников. Возможно, шире, чем известно, распространен по территории Ярославской обл. Наиболее вероятными местообитаниями являются коренные берега рек, склоны которых покрыты зарослями шиповника. Развитие происходит в течение одного года под корой и в древесине побегов. Личинки делают поперечные кольцевые ходы (витки) вокруг ветви, над которыми образуется грушевидное или шарообразное утолщение.

\* *Agrilus (Agrilus) ribesi* Shaefer, 1946.

**Места сборов:** Рыбинский р-н: дер. Почесновики, смородина 19.VII.1983 (1 экз., КТ); Угличский р-н: биостанция ЯрГУ Улейма, кошение по красной смородине 11.VI.2012 (3 экз., КВ); Ярославский р-н: дер. Ляпино, кошение по кустарниковым зарослям 7.VI.2000 (2 экз., КВ); Борисоглебский р-н: дер. Красново, кошение по черной смородине 20.VI.1999 (2 экз., КВ; КТ); Ростовский р-н: окр. г. Ростов, кошение по черной смородине 16.VI.2007 (1 экз., КТ), 24.VI.2007 (1 экз., КТ); Переславский р-н: г. Переславль-Залесский: дендрарий, кошение по черной смородине 24.VI.2013 (1 экз., КВ).

**Костромская обл.:** г. Волгореченск, черная смородина 24.VI.2001 (1 экз., КТ), 6.VII.2002 (1 экз., КТ), 30.VI.2013 (1 экз., КТ). Впервые указывается для Костромской обл.

Локальный вид, развивающийся на диких и культурных формах черной и красной смородины. Заселяются двух–трех-летние побеги, отмирающие к концу развития личинок, которые сначала делают спиральные ходы под корой, а затем протачивают побег вдоль сердцевинки. При массовом размножении вид наносит серьезный вред промышленным посадкам черной смородины.

\* *Agrilus (Agrilus) suvorovi* Obenberger, 1935 (= *populneus* Schaefer, 1946).

**Места сборов:** Ярославль: Парково, обочина дороги, под корой срубленной осины 18.V.2003 (3 экз., КВ), выведение из куколок 25.V.2003 (материал взят 18.V.2003) (2 экз., КВ), там же, погибшие 18.VI.2003 (6 экз., КВ).

Распространение и биологические особенности вида в лесной зоне европейской части РФ практически не изучены. Так, вид не обнаружен в Московской обл. В лесостепной зоне Украины жуки встречаются в июне–июле, заселяют ветки или стволы молодых деревьев различных тополей, включая осину, интродуцированные североамериканские виды и гибриды (Прохоров, 2010).

***Agrilus (Agrilus) viridis*** (Linnaeus, 1758).

(Белль, 1868; Кокуев, 1880; Яковлев, 1902; Геммельман, 1927).

**Места сборов:** Пошехонский р-н: урочище Лисино; Брейтовский р-н: с. Прозорово; Некоузский р-н: пос. Борок (Академический); Рыбинский р-н: дер. Соловьевское; Даниловский р-н: с. Григорково; Тутаевский р-н: дер. Миланино, с. Артемьево; Угличский р-н: биостанция ЯрГУ Улейма; Ярославль: северная санитарно-промышленная зона, парк в пойме р. Которосль; Ярославский р-н: ст. Молот, деревни Ляпино, Вакарево, поселки Дубки и Красные Ткачи; Некрасовский р-н: с. Диево-Городище; Борисоглебский р-н: пос. Борисоглебский, дер. Стёпаново; Ростовский р-н: ст. Меленки, дер. Бахматово, пос. Заречный; Переславский р-н: пос. Купанское, г. Переславль-Залесский, с. Гагаринская Новосёлка.

Широко распространенный и местами массовый вид. Жуки встречаются с начала июня по первую декаду сентября, преимущественно выкашиваются с кустарниковых и древесных ив, также регулярно отмечались при яйцекладке на стволах серой ольхи. Многоядный вид, заселяющий разнообразные листовенные породы. В Ярославской обл. достоверно развивается на различных ивах, берегах и серой ольхе (собирались жуки в колыбельках или преимагинальные стадии с последующими выведением имаго).

***Agrilus (Anambus) biguttatus*** (Fabricius, 1777).

(Геммельман, 1927).

Нами вид не собирался. Был указан по двум экземплярам, которые в коллекции С.С. Геммельмана (ПМЗ) до настоящего времени не сохранились. В Московской обл. вид нередок в дубравах, где развивается под толстой корой отмирающих дубов (Никитский и др., 1996).

***Agrilus (Convexagrilus) convexicollis*** Redtenbacher, 1849.

(Власов, 2010; Орлова-Беньковская, 2013б).

**Места сборов:** Ярославль: парк в пойме р. Которосль 9–10.VI.2007 (2 экз., ЗММУ; КВ), центр (сквер у кинотеатра «Родина»), водяные побеги ясеня пенсильванского 18.VI–5.VII.2014 (серия экз., ЗМЯрГУ; КВ; КТ), 9–10.VI.2015 (серия экз., ЗМЯрГУ; КВ), 1.VII.2015 (2 экз., КВ), СЖР (ул. Панина), поросль ясеня обыкновенного 11.VI.2015 (1 экз., КВ); Ростовский р-н: окр. г. Ростов, поросль ясеня 2.VI.2007 (3 экз., КТ), 16.VI.2007 (2 экз., КВ), 24.VI.2007 (1 экз., КТ).

Южный вид, который в центре Европейской России начал расселяться в начале XXI века: в 2007 г. впервые был собран в Ярославской обл. (Власов, 2010), а в 2008 – в Московской (Никитский, 2009).

Считается (Orlova-Bienkowskaja, Volkovitsh, 2015), что во вторичном ареале сопутствует серьезному вредителю ясеня – *Agrilus planipennis* (ЯИУЗ). Однако первые находки вида в центре Ярославля и окр. Ростова-Ярославского были сделаны на молодом подрасте ясеней в отсутствие ЯИУЗ. Правда, в последующие годы находки жуков в этих местобитаниях повторить не удалось. В 2013 г. вид повторно был обнаружен в центре Ярославля (Орлова-Беньковская, 2013б), где появился небольшой очаг ЯИУЗ (Орлова-Беньковская, 2013а). К настоящему времени *A. convexicollis* в массе стал распространяться за пределы очага ЯИУЗ, развиваясь на ветвях ясеней, стволы которых заселяются *Hylesinus varius*.

***Agrilus (Dentagrilus) cyanescens*** Ratzeburg, 1837 (= *caeruleus* (Rossi, 1792) nec (Thunberg, 1789)).

(Яковлев, 1902 – *coeruleus*; Геммельман, 1927 – *coeruleus*).

**Места сборов:** Ростовский р-н: г. Ростов 7.VI.2003 (1 экз., КТ); Переславский р-н: НП Плещеево озеро, урочище Кухмарь 22.V.1921 (1 экз., ПМЗ).

Очень редкий и локальный вид. Личинки развиваются в побегах различных видов жимолости и жостера слабительного (Bílý, 2002), который на территории Ярославской обл. не растет.

***Agrilus (Quercuagrilus) angustulus*** (Illiger, 1803).

(Геммельман, 1927; Власов, 1999).

**Места сборов:** Тутаевский р-н: ст. Чёбаково, подрост дуба 3.VII.2011 (2 экз., КВ); Ярославский р-н: дер. Вакарево, дуб 9.VI.1991 (1 экз., КВ), валожный дуб 27.V.1995 (1 экз., КВ), листья черемухи 1.VI.1996 (1 экз., КВ), дер. Филимоново, дуб 10.VIII.1997 (2 экз., КВ); Ростовский р-н: дер. Бородино, подрост дуба 31.V.2015 (1 экз., КТ).

**Костромская обл.:** Нерехтский р-н: с. Выголово, дуб 14.VI.2005 (1 экз., КВ). Впервые указывается для Костромской обл.

Локальный вид, преимущественно встречается в пойменных дубравах долины р. Волги и ее притоков. Личинки развиваются под корой усыхающих ветвей старовозрастных дубов или на подросте. Жуки встречаются единичными экземплярами с конца мая до первой декады августа.

**? *Agrilus (Quercuagrilus) olivicolor*** Kiesenwetter, 1857.

(Яковлев, 1902).

Нами вид не обнаружен. Указывался по одному экземпляру, собранному А.И. Яковлевым и определенному Э. Рейтером (который в коллекции Яковлева обнаружить не удалось) но, возможно экземпляр относится к близкому виду *Agrilus*



*kaluganus* Obenberger, 1940 (описанному значительно позже 1902 г.), известному из Московской обл. (Никитский, 2003), который некоторыми авторами рассматривается как подвид или синоним *A. olivicolor*.

***Agrilus (Quercuagrilus) sulcicollis*** Lacordaire, 1835.

(Геммельман, 1927 – как *elongatus* Hbst; Власов, 1999).

**Места сборов:** Ярославский р-н: дер. Вакарево, на листьях и ветвях дуба 3.VI.1990 (3 экз., КВ), валежный дуб 27.V.1995 (1 экз., КВ), выведение из личинок в коре валежного дуба 18.IV–13.V.1999 (3 экз., КВ), выведение из коры дуба 1–26.V.2003 (серия экз., КВ), листья вяза и валежный дуб 18.VI.2003 (2 экз., КВ), валежный дуб 21.VI.2009 (серия экз., КВ), валежный дуб 6.VI.2010 (серия экз., ЗМЯрГУ; КВ; КТ), дер. Андреевская 4.VII.2003 (1 экз., КВ); Переславский р-н: НП Плещеево озеро, роща у дер. Криушкино 1.VI.2013 (2 экз., КВ), 6.VI.2013 (1 экз., КВ).

Локальный вид, приуроченный к пойменным дубравам долины р. Волга и нагорным дубравам юга области. Личинки развиваются в течение одного теплого сезона в толще коры погибших дубов вместе с личинками *Saperda scalaris* (L.) и *Scolytus intricatus* (Ratz.). Окукливание происходит после перезимовки – с конца апреля по май. Жуки встречаются на листьях дубов и стволах погибших деревьев с конца мая по первую декаду июля–августа.

***Agrilus (Robertius) betuleti*** (Ratzeburg, 1837).

(Геммельман, 1927).

Нами вид не обнаружен. Был указан по одному экземпляру, который в коллекции С.С. Геммельмана (ПМЗ) до настоящего времени не сохранился. В Московской обл. встречается редко (Никитский и др., 1996). Заселяет ветки и стволы ослабленных деревьев березы в изреженных насаждениях.

***Agrilus (Robertius) pratensis*** (Ratzeburg, 1837 (= *roberti* Chevrolat, 1838)).

(Геммельман, 1927; Власов, 1999).

**Места сборов:** Тутаевский р-н: ст. Чёбаково, валежная осина 3.VII.2011 (2 экз., КВ); Угличский р-н: биостанция ЯрГУ Улейма 17–21.VII.1990 (2 экз., КВ), кошение по ивам 12.VI.2011 (2 экз., КВ), 19–21.VI.2012 (2 экз., ЗМЯрГУ); Ярославский р-н: ст. Молот, кошение по ивам и осинам 16.VI.2011 (2 экз., КВ), 27.VI.2011 (2 экз., КВ), 3.VII.2011 (2 экз., КВ), 28.V.2012 (4 экз., КВ); Борисоглебский р-н: дер. Крас-ново 19.VI.2014 (2 экз., КТ); Ростовский р-н: ст. Меленки, осина 25.VI.2006 (1 экз., КТ), окр. г. Ростов, поросль осины 2–16.VI.2007 (серия экз., КВ; КТ), пос. Петровское 12.VI.2015

(1 экз., КВ); Переславский р-н: дер. Вельково 20.V.1920 (1 экз., ПМЗ).

Локальный вид, приуроченный к опушкам, вырубкам, а также зарастающим полям. По нашим наблюдениям существуют две формы вида, отличающиеся окраской и размерами. Мелкие стройные жуки «классической» расцветки (с синими надкрыльями и золотисто-красной переднеспинкой) развиваются на тонких отмирающих стволиках и корневой поросли осин и ив, а на стволах старых ветровальных или срубленных осин ловятся более коренастые, почти однотонные экземпляры (надкрылья синие, переднеспинка – черно-зеленая). Обе формы встречаются в одних и тех же местообитаниях (например, на биостанции ЯрГУ), но вторая – более редка.

***Agrilus (Robertius) subauratus*** (Gebler, 1833).

(Белль, 1868; Кокуев, 1880; Яковлев, 1902).

**Места сборов:** Угличский р-н: биостанция ЯрГУ Улейма 21.VI.2003 (2 экз., КВ), 19–21.VI.2012 (5 экз., ЗМЯрГУ); Ярославский р-н: окр. дер. Вакарево, кошение по осине 7.VI.2015 (1 экз., КВ); Ростовский р-н: дер. Бахматово, кошение по осине 9.VI.2013 (1 экз., КВ).

Локальный вид, собирается преимущественно кошением по молодым осинам на вырубках или лесных опушках. Развивается на ослабленных осинах и древовидных ивах, которые заселяются с вершины. Личинка вдоль хода выгрызает «вентиляционные ответвления», которые помогают поддерживать оптимальную влажность внутри (Bilý, 2002). Они выглядят на заселенной ветке как темные, влажные пятна, по наличию которых можно выявлять зараженные деревья (Прохоров, 2010).

\* ***Agrilus (Sinuatagrilus) sinuatus*** (Olivier, 1790).

**Места сборов:** Угличский р-н: биостанция ЯрГУ Улейма 22.VI.2007 (серия экз., ЗМЯрГУ; КВ; КТ), 12.VI.2011 (серия экз., ЗМЯрГУ; КВ; КТ), 9.VII.2012 (2 экз., КВ), 21–22.VI.2015 (5 экз., КВ).

Исключительно локальный вид, известный из единственного местообитания, где собран на зарастающей вырубке кошением по подросту рябины, объединенному лосями. В Московской обл. вид также обнаружен сравнительно недавно (Никитский, 2005), возможно является инвайдером, формирующим в центре европейской части РФ вторичный ареал. На юге считается вредителем различных плодовых (яблоня, груша, слива, боярышник, рябина и др.).

***Agrilus (Uragrilus) ater*** (Linnaeus, 1758).

(Власов, 1995).

**Места сборов:** Тутаевский р-н: ст. Чёбаково, лёт у осиновых «остолопов» 3.VII.2011 (серия

экз., ЗМЯрГУ; КВ; КТ); Угличский р-н: биостанция ЯрГУ Улейма 12.VII.1990 (2 экз., КВ), 17.VII.1990 (1 экз., КВ); г. Ярославль: парк в пойме р. Которосль, погибший в стволе тополя 29.VI.2002 (1 экз., КВ).

Локальный вид, связанный с перестойными осинниками. В лесах жуки развиваются на старых осинах, заселяя участки стволов с толстой корой. В Ярославле погибший жук и вылетные отверстия вида обнаружены на стволах погибших гибридных канадских тополей (*Populus x canadensis* Moench).

*Agrilus (subgenus incertae sedis, spec. gr. cyaneoniger) planipennis* Fairmaire, 1888

(Орлова-Беньковская, 2013а; Orlova-Bienkowskaja, 2014).

**Места сборов:** Ярославль: центр (сквер у кинотеатра «Родина») 21–22.VI.2014 (6 экз., из них 3 – погибшие, ЗМЯрГУ; КВ; КТ), 1.VII.2014 (1 экз., КВ), 9–10.VI.2015 (серия экз., ЗМЯрГУ; КВ; КТ).

Восточноазиатский вид, завезенный в 1990-е годы в Москву (Ижевский, Мозолевская, 2008) и сформировавший в Европейской России обширный вторичный ареал. Впервые в Ярославле вид был обнаружен при массовом обследовании городов центральной России (Орлова-Беньковская, 2013а). Один экземпляр был собран в центре города 30.VI.2013 (Orlova-Bienkowskaja, 2014). После получения от М.Я. Орловой-Беньковской информации о точном месте поимки, в 2014–2015 гг. было проведено неоднократное обследование ясеневых насаждений в очаге распространения *A. planipennis* и на прилегающих улицах и скверах. Площадь, где отмечены ясени с вылетными отверстиями златок, составляет около двух гектаров (включая автомобильные дороги, тротуары и постройки). В результате обследования выявлено, что дальнейшего распространения *A. planipennis* в Ярославле не наблюдается, что может быть связано с жесткими конкурентными взаимоотношениями с короедами *Hylesinus varius* в результате плотного заселения ими стволов ясеней.

Триба *Coraebini* Bedel, 1921

*Coraebus* Gory & Laporte, 1839

*Coraebus elatus* (Fabricius, 1787) (= *sinuatus* (Panzer, 1796) [HN])

(Яковлев, 1902; Геммельман, 1927 – *sinuatus* Creutz.).

**Места сборов:** Ярославль: за Волгой, без даты (серия экз., ЯЕИО); Ярославский р-н: с. Бердицыно, без даты (серия экз., ЯЕИО); Некрасовский р-н: пос. Строитель, берег р. Солоницы, кошение 13.VII.2010 (1 экз., КТ), кошение по суходолу 30.VII–6.VIII.2014 (серия экз., ЗМЯрГУ; КВ; КТ);

Гаврилов-Ямский р-н: дер. Ханькино, коренной берег р. Которосль, кошение 14.VII.2014 (1 экз., КВ); Ростовский р-н: с. Пречистое 1.VII.2014 (серия экз., КБ).

Локальный вид, приуроченный к прогреваемым коренным берегам рек. Личинки развиваются в корневищах и основаниях стеблей лапчаток и зеленой клубники.

Триба *Trachysini* Laporte, 1835

*Habroloma* C.G. Thomson, 1864

*Habroloma nanum* (Paykull, 1799)

(Геммельман, 1927).

**Места сборов:** Переславский р-н: НП Плещеево озеро, урочище Кухмарь, заболоченный берег оз. Плещеево, кошение по болотной герани 1.VI.2013 (1 экз., КВ), кошение по болотной герани 6.VI.2013 (серия экз., КВ), НП Плещеево озеро, окр. дер. Вельково, заболоченный берег оз. Плещеево, кошение по болотной герани 7.VI.2013 (серия экз., КВ).

Вид достоверно известен только с заболоченных берегов оз. Плещеево. Личинки минируют листья гераней, преимущественно герани кроваво-красной (Прохоров, 2010), однако в изучаемом регионе вид предпочитает герань болотную. Возможно, шире распространен по Ярославской обл., так, наиболее вероятным местом обитания являются болотистые берега оз. Неро.

*Trachys* Fabricius, 1801

\* *Trachys fragariae* Brisout de Barneville, 1874

**Места сборов:** Угличский р-н: биостанция ЯрГУ Улейма, кошение по лугу 5.VI.1997 (1 экз., КВ).

На территории Ярославской обл. исключительно редкий вид. В Московской обл. распространен гораздо шире, приурочен к припекаемым солнцем лесным опушкам, сухим речным берегам и каменистым пустошам (Никитский и др., 2013). Личинки минируют листья низко растущих розоцветных – различных лапчаток и земляник.

*Trachys minuta* (Linnaeus, 1758).

(Белль, 1868; Кокуев, 1880; Яковлев, 1902; Геммельман, 1927).

**Места сборов:** Первомайский р-н: дер. Турьбарово, с. Коза; Любимский р-н: пос. Шарна; Брейтовский р-н: ДГПБЗ, кордон Бор-Тимонино, пос. Брейтово, сёла Прозорово и Покровское на Сити; Некоузский р-н: пос. Борок (Академический), дер. Заручье, ст. Шестихино; Рыбинский р-н: пос. Каменники; Даниловский р-н: дер. Богатиново; Тутаевский р-н: с. Артемьево, деревни Миланино, Ченцы и Снегирёвка, ст. Чёбаково, пос. Никульское; Угличский р-н: деревни Спирцово и Высоково, биостанция ЯрГУ Улейма;



Большесельский р-н: дер. Половинкино, Варегово болото; Ярославль: северная санитарно-промышленная зона, Иваново, парк в пойме р. Которосль, Яковлевский бор; Ярославский р-н: станции Уткино и Молот, села Игрищи и Бердицыно, поселки Михайловское, Дубки и Красные Ткачи, деревни Ляпино, Вакарево, Андреевская; Некрасовский р-н: села Диево-Городище и Ульково; Гаврилов-Ямский р-н: дер. Степанцево; Борисоглебский р-н: пос. Борисоглебский; деревни Борушка и Стёпаново; Ростовский р-н: станции Меленки и Итларь, дер. Бахматово, г. Ростов, пос. Петровск; Переславский р-н: НП Плещеево озеро – урочища Кухмарь и Симак, окр. дер. Криушкино, г. Переславль-Залесский: дендрарий, с. Новоалексеевка.

Широко распространенный и массовый вид. Личинки минируют листовые пластинки лиственных деревьев (вязов, ив, кленов, лещины, лип (Bílý, 2002)). В Ярославской обл. развитие наблюдалось только на различных видах ив. Жуки встречаются с мая до сентября, так как у вида развивается несколько поколений в году.

[*Trachys pumila* (Illiger, 1803)]

(Яковлев, 1902; Геммельман, 1927).

Средиземноморский вид, известный из Португалии, Испании, Греции, Израиля, Ливана, Турции и Сирии. С территории Ярославской обл. указан по единичным экземплярам, один из которых может находиться в коллекции ЗИНа. Ранее многими отечественными специалистами смешивался с *Trachys fragariae*, к которому и должны относиться все старые указания для европейской части РФ.

## Заключение

В результате исследования коллекционного материала с территории Ярославской обл. нами выявлено 30 видов златок, из которых шесть указывается впервые (*Dicerca aenea*, *Agrilus cuprescens*, *A. ribesi*, *A. suvorovi*, *A. sinuatus*, *Trachys «fragariae»*). Два вида (*Dicerca aenea* и *Buprestis octoguttata*) известны только по экземплярам, собранным более ста лет назад и возможно исчезли с изучаемой территории. Еще пять видов, известных по старым указаниям, пока не обнаружены. Два из них (*A. betuleti*, *A. biguttatus*) достоверно встречаются в сопредельной Московской обл. и должны обитать в регионе, также возможно встречается и *A. olivicolor*. Два вида (*Dicerca berolinensis* и *Trachys pumila*) исключаются из фауны Ярославской обл. в связи с некорректным определением экземпляров, послуживших для указания.

Авторы искренне признательны Н.Б. Мирошниченко (ПМЗ, г. Переславль-Залесский), А.А. Русинову (ЯрГУ, г. Ярославль) и Н.В. Урявиной (ЯМЗ, г. Ярославль) за возможность работы с материалом по Buprestidae, хранящимся в вышеуказанных учреждениях; Н.А. Бондарю (г. Ярославль), А.Е. Жохову (Ярославская обл., пос. Борок) и В.Д. Титову (г. Ростов-Ярославский), предоставившим на обработку свои сборы златок, а также М.Г. Волковичу (ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург) за помощь с литературой, М.Я. Орловой-Беньковской (ИПЭЭ РАН, Москва) за информацию о расположении «ярославского» очага *Agrilus planipennis* и V. Kubán (Moravské zemské museum, Brno, Czech Republic) за помощь в разрешении сложных таксономических вопросов среди видов рода *Trachys*.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

### [REFERENCES]

- Алексеев А.В. Златки Орехово-Зуевского района Московской области (Coleoptera, Buprestidae) // Орехово-Зуевский педагогический институт. Ученые записки кафедры ботаники и зоологии. Т. 11. Вып. 3. М., 1958. С. 183–191 [Alexeev A.V. Zlatki Orekhovo-Zuevskogo rajona Moskovskoj oblasti (Coleoptera, Buprestidae) // Orekhovo-Zuevskij pedagogicheskij institut. Uchenye zapiski kafedry botaniki i zoologii. T. 11. Vyp. 3. M., 1958. S. 183–191].
- Белль М.К. Каталог насекомых, найденных в окрестностях Ярославля // Тр. Ярославского губернского статистического комитета. Ярославль, 1868. Вып. 4. С. 383–393 [Bell M.K. Katalog nasekomykh, najdenykh v okrestnostyakh Yaroslavl'ya // Tr. Yaroslavskogo gubernskogo statisticheskogo komiteta. Yaroslavl', 1868. Vyp. 4. S. 383–393].
- Богачёв В.К., Шаханин Н.И., Шаханина О.Д. Флора и растительность // Природа и хозяйство Ярославской области. Ч. 1. Природа. Ярославль, 1959. С. 284–327 [Bogachev V.K., Shakhanin N.I., Shakhanina O.D. Flora i rastitel'nost' // Priroda i khozyajstvo Yaroslavskoj oblasti. Ch. 1. Priroda. Yaroslavl', 1959. S. 284–327].
- Власов Д.В. К фауне жесткокрылых Ярославской области. Сообщение первое: виды, регистрируемые впервые. Ярославль, 1995. 8 с. (Деп. в ВИНТИ № 1050 – В95) [Vlasov D.V. K faune zhestkokrylykh Yaroslavskoj oblasti. Soobshchenie pervoe: vidy, registriruemye v pervye. Yaroslavl', 1995. 8 s. (Dep. v VINITI № 1050–V95)].
- Власов Д.В. Новые и малоизвестные ксилофильные жесткокрылые Ярославской области. Ярославль, 1999. 22 с. (Деп. в ВИНТИ № 3920–В99) [Vlasov D.V. Novye i maloizvestnye ksilofil'nye zhestkokrylye Yaroslavskoj oblasti. Yaroslavl', 1999. 22 s. (Dep. v VINITI № 3920–V99)].
- Власов Д.В. Златка большая сосновая // Красная книга Ярославской области. Ярославль, 2004а. С. 239 [Vlasov D.V. Zlatka bol'shaya sosnovaya //

- Krasnaya kniga Yaroslavskoj oblasti. Yaroslavl', 2004a. S. 239].
- Власов Д.В. Златка бронзовая дубовая // Красная книга Ярославской области. Ярославль, 2004б. С. 239–240 [Vlasov D.V. Zlatka bronzovaya dubovaya // Krasnaya kniga Yaroslavskoj oblasti. Yaroslavl', 2004b. S. 239–240].
- Власов Д.В. Ксилофильные жесткокрылые – вредители искусственных насаждений г. Ярославля // Экология и культура: от прошлого к будущему. Мат-лы IV Межрег. науч.-практ. конф. Ярославль, 2010. С. 156–162 [Vlasov D.V. Ksilofil'nye zhestkokrylye – vrediteli iskusstvennykh nasazhdenij g. Yaroslavl'ya // Ekologiya i kul'tura. Mat-ly IV Mezhreg. nauch.-pract. conf. Yaroslavl', 2010. S. 156–162].
- Власов Д.В. Златка большая сосновая // Красная книга Ярославской области. Ярославль, 2015а. С. 250–251 [Vlasov D.V. Zlatka bol'shaya sosnovaya // Krasnaya kniga Yaroslavskoj oblasti. Yaroslavl', 2015a. S. 250–251].
- Власов Д.В. Златка бронзовая дубовая // Красная книга Ярославской области. Ярославль, 2015б. С. 251 [Vlasov D.V. Zlatka bronzovaya dubovaya // Krasnaya kniga Yaroslavskoj oblasti. Yaroslavl', 2015b. S. 251].
- Геммельман С.С. Список жуков (Coleoptera) Переяславского уезда Влад.[имирской] губ.[ернии] // Тр. Переяславль-Залеского историко-художественного и краеведческого музея. Переяславль, 1927. Т. 4. С. 43–87 [Gemmelman S.S. Spisok zhukov (Coleoptera) Pereslavskogo uezda Vlad. [imirskoj] gub.[ernii] // Tr. Pereslavl'-Zalesskogo istoriko-khudozhestvennogo i kraevedcheskogo muzeya. Pereslavl', 1927. T. 4. S. 43–87].
- Гуссаковский В.В. Список жуков (Coleoptera) окрестностей г. Костромы // Тр. Костромского научного общества по изучению местного края. Вып. 37. Кострома, 1926. С. 21–75 [Gussakovskij V.V. Spisok zhukov (Coleoptera) okrestnostej g. Kostromy // Tr. Kostromskogo nauchnogo obshchestva po izucheniyu mestnogo kraja. Vyp. 37. Kostroma, 1926. S. 21–75].
- Дитмар А.Б., Дегтеревский В.К. Очерк истории географического изучения Ярославского края // Природа и хозяйство Ярославской области. Ч. 1. Природа. Ярославль, 1959. С. 5–37 [Ditmar A.B., Degterevskij V.K., Ocherk istorii geograficheskogo izucheniya Yaroslavskogo kraja // Priroda i khozyajstvo Yaroslavskoj oblasti. Ch. 1. Priroda. Yaroslavl', 1959. S. 5–37].
- Ижевский С.С., Мозолева Е.Г. Изумрудная узкотелая златка (*Agrilus planipennis* Fairmaire) на московских ясенях // Российский Журнал Биологических Инвазий, 2008. № 1. С. 20–25 [Izhevskij S.S., Mozolevskaya E.G. Izumrudnaya uzkotelaya zlatka (*Agrilus planipennis* Fairmaire) na moskovskikh yaseniyakh // Rossijskij Zhurnal Biologicheskikh Invasij, 2008. № 1. S. 20–25].
- Кокуев Н.Р. Список жуков Ярославской губернии // Тр. Общества для исследования Ярославской губернии в естественно-историческом отношении. М., 1880. Вып. 1. С. 97–141 [Kokuev N.R. Spisok zhukov Yaroslavskoj gubernii // Tr. Obshchestva dlya issledovaniya Yaroslavskoj gubernii v estestvenno-istoricheskom otnoshenii. M., 1880. Vyp. 1. S. 97–141].
- Колбовский Е.Ю. История и экология ландшафтов Ярославского Поволжья. Ярославль, 1993. 113 с. [Kolbovskij E.Yu. Istoriya i ekologiya landshaftov Yaroslavskogo Povolzh'ya. Yaroslavl', 1993. 113 s.].
- Маслов А.Д., Кутеев Ф.С., Прибылова М.В. Стволовые вредители леса. М., 1973. 144 с. [Maslov A.D., Kuteev F.S., Pribylova M.V. Stvolovye vrediteli lesa. M., 1973. 144 s.].
- Никитский Н.Б. О некоторых жесткокрылых (Coleoptera) Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108. Вып. 4. С. 31–36 [Nikitsky N.B. O nekotorykh zhestkokrylykh (Coleoptera) Moskovskoj oblasti // Byul. MOIP. Otd. biol. 2003. T. 108. Vyp. 4. S. 31–36].
- Никитский Н.Б. Дополнение к фауне жесткокрылых насекомых (Coleoptera) Московской области (с заметками о некоторых новых находках жуков на территории бывшего СССР и на Кавказе) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. Вып. 1. С. 21–27 [Nikitsky N.B. Dopolnenie k faune zhestkokrylykh nasekomykh (Coleoptera) Moskovskoj oblasti (s zametkami o nekotorykh novykh nakhodkakh zhukov na territorii byvshogo SSSR i na Kavkaze // Byul. MOIP. Otd. biol. 2005. T. 110. Vyp. 1. S. 21–27].
- Никитский Н.Б. Новые и интересные находки ксилофильных и некоторых других видов жесткокрылых насекомых (Coleoptera) в Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114. Вып. 5. С. 49–57 [Nikitsky N.B. Novye i interesnye nakhodki xylofilnykh i nekotorykh drugikh vidov zhestkokrylykh nasekomykh (Coleoptera) v Moskovskoj oblasti // Byul. MOIP. Otd. biol. 2009. T. 114. Vyp. 5. S. 49–57].
- Никитский Н.Б., Осипов И.Н., Чемерис М.В., Семенов В.Б., Гусаков А.А. Жесткокрылые – ксилобионты, мицетобионты и пластинчатоусые Приокско-террасного биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области) // Сб. тр. Зоол. Музея МГУ. Т. 36. М., 1996. 197 с. [Nikitsky N.B., Osipov I.N., Chemeris M.V., Semenov V.B., Gusakov A.A. Zhestkokrylye – xylobionty, mycetobionty i plastinchatousye Prioksko-terrasnogo biosfernogo zapovednika (s obzorom fauny etikh grupp Moskovskoj oblasti) // Sb. tr. Zool. Muzeja MGU. T. 36. M., 1996. 197 s.].
- Никитский Н.Б., Петров П.Н., Прокин А.А. Новые и некоторые другие интересные для Московской области (Россия) виды жесткокрылых насекомых (Coleoptera) // Кавказский энтомологический бюллетень. 2013. Т. 9. Вып. 2. С. 223–241 [Nikitsky N.B., Petrov P.N., Prokin A.A. Novye i nekotorye drugie interesnye dlya Moskovskoj oblasti (Rossiya) vidy zhestkokrylykh nasekomykh (Coleoptera) // Kavkazskij entomologicheskij byulleten'. 2013. T. 9. Vyp. 2. S. 223–241].
- Никитский Н.Б., Семенов В.Б. К познанию жесткокрылых насекомых (Coleoptera) Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 4. С. 38–49 [Nikitsky N.B., Semenov V.B. K poznaniyu zhestkokrylykh nasekomykh (Coleoptera) Moskovskoj oblasti // Byul. MOIP. Otd. biol. 2001. T. 106. Vyp. 4. S. 38–49].
- Орлова-Беньковская М.Я. Ясенева изумрудная узкотелая златка (*Agrilus planipennis*) расселилась по девяти областям европейской России: от Ярославля до Воронежа // VII Чтения памяти О.А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России. Мат-лы Междунар. конф. Санкт-Петербург, 2013а. С. 65–66 [Orlova-Bienkowskaja M.J., Yasenevaya izumrudnaya uzkotelaya zlatka (*Agrilus planipennis*) rasselilas' po devyati oblastyam Evropejskoj Rossii: ot Yaroslavl'ya do Voronezha // VII Chteniya pamyati O.A. Kataeva. Vrediteli i bolezni drevesnykh rastenij Rossii. Mat-ly Mezhdunar. conf. Sankt-Peterburg, 2013a. S. 65–66].

- Орлова-Беньковская М.Я. *Tetrops starkii* (Coleoptera: Cerambycidae) и *Agrilus convexicollis* (Coleoptera: Buprestidae) – вредители ясеня, сопутствующие ясеновой изумрудной златке // VII Чтения памяти О.А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России. Мат-лы Междунар. конф. Санкт-Петербург, 2013б. С. 67–68 [Orlova-Bienkowskaja M.J., *Tetrops starkii* (Coleoptera: Cerambycidae) i *Agrilus convexicollis* (Coleoptera: Buprestidae) – vrediteli yasenuya, soputstvuyuzhchie yasenevoj izumrudnoj zlatke // VII Chteniya pamyati O.A. Kataeva. Vrediteli i bolezni drevesnykh rastenij Rossii. Mat-ly Mezhdunar. konf. Sankt-Peterburg, 2013b. S. 67–68].
- Прохоров А.В. Аннотированный список жуков-златок (Coleoptera: Buprestidae) лесостепной и степной зон Украины // Українська ентомофауністика. 2010. Т. 1. № 4. С. 1–72 [Prokhorov A.V. Annotirovannyj spisok zhukov-zlatok (Coleoptera: Buprestidae) lesostepnoj i stepnoj zon Ukrainy // Ukrainka entomofaunistyka. 2010. T. 1. No. 4. S. 1–72].
- Рихтер А.А. Златки (Buprestidae). Часть 4 // Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 13. Вып. 4. М.–Л., 1952. 234 с. [Richter A.A. Zlatki (Buprestidae). Chast' 4 // Fauna SSSR. Zhestkokrylye. T. 13. Вып. 4. М.–Л., 1952. 234 с.].
- Эстерберг Л.К. Материалы к познанию фауны Coleoptera Владимирской губернии // Естественно-исторический сборник. Тр. Владимирского губернского научного общества по изучению местного края. Владимир, 1929. С. 42–51 [Esterberg L.K. Materialy k poznaniyu fauny Coleoptera Vladimirskoj gubernii // Estestvenno-istoricheskij sbornik. Tr. Vladimirskogo obshchestva po izucheniyu mestnogo kraja. Vladimir, 1929. S. 42–51].
- Яковлев А.И. Список жуков (Coleoptera) Ярославской губернии // Тр. Ярославского естественно-исторического общества. Ярославль, 1902. Т. 1. С. 88–186 [Yakovlev A.I. Spisok zhukov (Coleoptera) Yaroslavskoj gubernii // Tr. Yaroslavskogo estestvenno-istoricheskogo obshchestva. Yaroslavl', 1902. T. 1. S. 88–186].
- Билý С. Summary of the bionomy of the Buprestid beetles of Central Europe (Coleoptera, Buprestidae) // Acta entomologica Musei Nationalis Pragae. Suppl. 12. 2002. P. 1–104
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera Vol. 3 (Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea) / Löbl I., Smetana A. ed. Stenstrup, 2006. 690 p.
- Кокужев Н. Erster Nachtrag zum «Verzeichniss der bis jetzt in der Umgegend von Yaroslavl aufgefundenen Käfer des Herrn M. von Bell» // Bulletin de la Société impériale des naturalistes de Moscou. Moscou, 1879. T. LIV, № 2. P. 218–233
- Orlova-Bienkowskaja M.J., Ashes in Europe are in danger: the invasive range of *Agrilus planipennis* in European Russia is expanding // Biological Invasions, 2014. Vol. 16. Issue 7. P. 1345–1349.
- Orlova-Bienkowskaja M.J., Volkovitsh M.G. Range expansion of *Agrilus convexicollis* in European Russia expedited by the invasion of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae) // Biological Invasions, 2015. Vol. 17. Issue 2. P. 537–544.

Поступила в редакцию / Received 01.02.2015  
Принята к публикации / Accepted 17.03.2015

## THE FAUNA OF JEWEL BEETLES (COLEOPTERA, BUPRESTIDAE) OF YAROSLAVL OBLAST'

D.V. Vlasov<sup>1</sup>, N.B. Nikitsky<sup>2</sup>

The paper present the fauna of jewel beetles (Coleoptera, Buprestidae) of Yaroslavl region. Revealed 30 species, 6 of them are recorded in the study area for the first time (*Dicerca aenea*, *Agrilus cuprescens*, *A. ribesi*, *A. suvorovi*, *A. sinuatus*, *Trachys fragariae*), based on a study of more than 680 exemplars of the family collected from 1877 to 2015. The modern fauna includes 28 species, and two – *Dicerca aenea* и *Buprestis octoguttata* are known only from specimens collected more than a century ago. Five species known from the earliest works, two of which – *Dicerca berlinensis* и *Trachys pumila* excluded from the fauna of the Yaroslavl region due to misidentification of the material. Species *Agrilus ribesi* et *A. angustulus* are recorded in the Kostroma region for the first time.

**Key words:** jewel beetles, Buprestidae, Yaroslavl region.

<sup>1</sup>Vlasov Dmitry Viktorovich, Natural history department of the Yaroslavl State Historical and Architectural Museum-Reserve (mitrich-koroed@mail.ru); <sup>2</sup>Nikitsky Nikolay Borisovich, Zoological Museum of Moscow Lomonosov State University (NNikitsky@mail.ru)



УДК 581.5

## ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ АЛЬПИЙСКОЙ ПУСТОШИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА ПРИ ДОЛГОВРЕМЕННОМ ВНЕСЕНИИ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

М.Х. Эльканова<sup>1</sup>, А.А. Ахметжанова<sup>2</sup>, Т.Г. Елумеева<sup>3</sup>, В.Г. Онипченко<sup>4</sup>

Структура надземной фитомассы альпийской лишайниковой пустоши (Тебердинский заповедник, Северо-Западный Кавказ) изучена на площадках с долговременным (1999–2008 гг.) экспериментом по внесению дополнительных элементов минерального питания. Эксперимент был заложен в шести вариантах: контроль, известкование, внесение азота (N), внесение фосфора (P), одновременное внесение азота и фосфора (NP), снятие водного стресса при недостаточном количестве осадков. Укосы фитомассы были собраны в конце июля – августе 2008 г. Общий запас надземной фитомассы через десять лет эксперимента значимо увеличился только в ответ на совместное внесение азота и фосфора. Доля сосудистых растений увеличилась в 2 раза в варианте NP и в 1,4 раза при внесении фосфора. Лишайники практически исчезли в вариантах N и NP. Мертмасса значимо увеличилась в вариантах NP и N. Изменение структуры фитоценоза альпийской пустоши происходило при участии имевшихся до эксперимента видов сосудистых растений за счет изменения роли отдельных компонентов сообщества; интродукции новых видов не отмечено.

**Ключевые слова:** альпийские экосистемы, азот, фосфор, известкование, полив.

Альпийские растительные сообщества развиваются в условиях заторможенного биологического круговорота, их продукция часто лимитирована недостатком элементов минерального питания, особенно доступных форм азота (Haag, 1974; Shaver et al., 2001; Körner, 2003; van Wijk et al., 2003; Soudzilovskaia et al., 2005; LeBauer, Treseder, 2008). Продукция высокогорных экосистем часто сильно связана с мощностью снежного покрова. Снежный покров, с одной стороны, может существенно сокращать длительность вегетационного периода, что ведет к снижению продукции, а с другой – препятствовать зимнему промерзанию почвы (при глубине более 50–60 см) и способствовать протеканию деструкционных процессов в почве, что увеличивает содержание доступных для растений элементов минерального питания и продукцию растительного сообщества (Brooks et al., 1997).

Альпийские лишайниковые пустоши – самые низкопродуктивные сомкнутые сообщества альпийского пояса Кавказа (Онипченко, 1985, 1990). Низкая продукция связана с их приуроченностью к обдуваемым бесснежным или ма-

лоснежным участкам гребней и склонов, где наблюдается глубокое промерзание почвы, что тормозит минерализацию органического вещества и поступление в почву элементов минерального питания. Поэтому особый интерес представляет изучение изменения состава и структуры этого сообщества при экспериментальном увеличении богатства почвы.

К сожалению, большинство экспериментальных работ по обогащению почвы элементами минерального питания (ЭМП) в высокогорьях имеет небольшую продолжительность (Klanderud, 2008; Fremstad et al., 2005; Onipchenko et al., 2012), хотя реакция растений в первые и последующие годы может существенно отличаться в связи с постепенным изменением конкурентных отношений, медленным заносом диаспор новых видов и выпадением видов исходного сообщества (Tilman, 1988). Суммируя имеющиеся результаты исследований по внесению минеральных соединений азота в разных горных и тундровых экосистемах, можно отметить три типа долговременных реакций основных функциональных групп растений.

<sup>1</sup>Эльканова Мадина Хусеевна – сопр. Первого Санкт-Петербургского государственного медицинского университета им. акад. И.П. Павлова (elkanova\_madina@mail.ru); сотрудники Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра геоботаники: <sup>2</sup>Ахметжанова Асем Алиякпаровна – ст. науч. сотр., канд. биол. наук (assemok@mail.ru); <sup>3</sup>Елумеева Татьяна Георгиевна – доцент, канд. биол. наук (elumeeva@yandex.ru); <sup>4</sup>Онипченко Владимир Гертрудович – зав. кафедрой, профессор, докт. биол. наук (vonipchenko@mail.ru).

1. Увеличение доли злаков и осок в наземной фитомассе при снижении участия вечнозеленых кустарничков, мхов и лишайников (Jonasson, 1992; Dähler, 1992; Press et al., 1998; Gerdol et al., 2000; Graglia et al., 2001; van Wijk et al., 2003; Bret-Harte et al., 2004; Fremstad et al., 2005).

2. Увеличение участия более высокорослых листопадных кустарничков и кустарников за счет снижения доли других групп (Shaver et al., 2001; Tilman, 1988; van Wijk et al., 2003).

3. Усиление роли доминирующих видов разнотравья (Ахметжанова, Онипченко, 2005; Onipchenko et al., 2012).

В отличие от азота, роль других элементов минерального питания мало исследована. Фосфор часто является лимитирующим фактором продукции в древних (не подвергшихся оледенению) ландшафтах и в тропических областях, а также в ряде болотных сообществ (Raaijmakers, Lambers, 1996; Venterink et al., 2003; Gough, Hobbie, 2003; Gusewell, 2004; Lambers et al., 2008). В некоторых сообществах продукция увеличивается при внесении соединений кальция, усиливающих процессы минерализации органического вещества (de Graaf et al., 1998; Hobbie, Gough, 2004). В редких для альпийских сообществ случаях изучено влияние полива на продукцию высокогорных сообществ (Bowman et al., 1995; Soudzilovskaia et al., 2005).

Цель настоящей работы – исследование изменения наземной биомассы растений альпийской пустоши после 10 лет внесения элементов минерального питания и сравнение этих изменений с краткосрочной (4–5 лет) реакцией.

Учет биомассы позволяет более точно оценить, во-первых, реакцию отдельных видов сосудистых растений, а во-вторых, изменение структуры сообщества в целом, включая лишайники и ветошь в фитомассе. Изменение биомассы растений может быть сопряжено или не сопряжено с изменением массы отдельных побегов, во втором случае должна меняться их численность. В настоящей работе поставлена также задача проведения оценки изменения массы отдельных побегов доминирующих видов растений при увеличении доступности почвенных ресурсов.

### Объект исследования

Альпийские пустоши – сообщества с доминированием нетравянистых психрофитов: лишайников и кустарничков (Шифферс, 1953; 1960). Пустоши занимают положительные формы мезорельефа, обдуваемые малоснежные склоны и гребни. Детальное описание этих сообществ пред-

ставлено в ряде публикаций (Гришина и др., 1986; Onipchenko, 1994a).

### Методика работы

В течение 1999–2008 гг. мы проводили эксперимент по снятию ресурсного лимитирования в сообществе альпийской лишайниковой пустоши на территории Тебердинского государственного биосферного заповедника на высоте 2800 м над ур. моря. Он включал шесть вариантов: контроль, известкование (Са, для погашения гидролитической кислотности верхних горизонтов почвы), внесение азота (N, 90 кг/га в форме мочевины), внесение фосфора (P, двойной суперфосфат 60 кг/га), одновременное внесение азота и фосфора (NP), снятие водного стресса при недостаточном количестве осадков (H<sub>2</sub>O). Детально схема эксперимента и методика его постановки описаны ранее (Судзиловская, Онипченко, 2003). Все элементы минерального питания (ЭМП), кроме кальция, вносили ежегодно. Известкование проводили раз в три года.

В конце июля – начале августа 2008 г. на подплощадках размером 25×25 см срезали ножницами на уровне почвы наземные части растений. В каждом из шести вариантов было взято по 16 укосов; их сразу разбирали по видам сосудистых растений, при этом ветошь прошлых лет, лишайники и мхи составляли три отдельные дополнительные фракции. После разбора укосы высушивали на воздухе, затем в сушильном шкафу (90°C, 10 ч) и взвешивали. Вегетативные побеги осок *Carex sempervirens* и *C. umbrosa* (номенклатура сосудистых растений дана по В.Г. Онипченко и др., 2011) визуально трудно различимы, поэтому они были проанализированы как единая группа *Carex* spp. Ввиду того что мохообразные обнаружены в ничтожных количествах и только в нескольких укосах, мы не включаем их в обработку данных как отдельную группу.

### Статистическая обработка

Статистическая обработка была выполнена в программах Statistica 6.0 и в статистической среде R (R Development Core Team, 2011). Для оценки влияния варианта эксперимента на фитомассу различных фракций (как отдельных видов, так и функциональных групп) мы использовали параметрический однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) для переменных с нормальным распределением и непараметрический дисперсионный анализ (Kruskal-Wallis ANOVA) для переменных с распределением, отличающимся от нормального. В качестве независимого фактора рассматривался



вариант эксперимента. Перед началом статистической обработки было проверено соответствие данных нормальному распределению с помощью теста Колмогорова–Смирнова.

Параметрический дисперсионный анализ был проведен для следующих переменных: фитомасса (общая масса ветоши и биомассы), мортмасса, кустарнички (единственный вид *Vaccinium vitis-idaea*), разнотравье (травянистые двудольные без бобовых, трансформировано по основанию натурального логарифма), суммарная масса сосудистых растений (трансформировано по основанию натурального логарифма). Для выявления того, какие именно варианты различаются между собой, проводили апостериорный тест наименьшего значимого среднего (Fisher LSD-test).

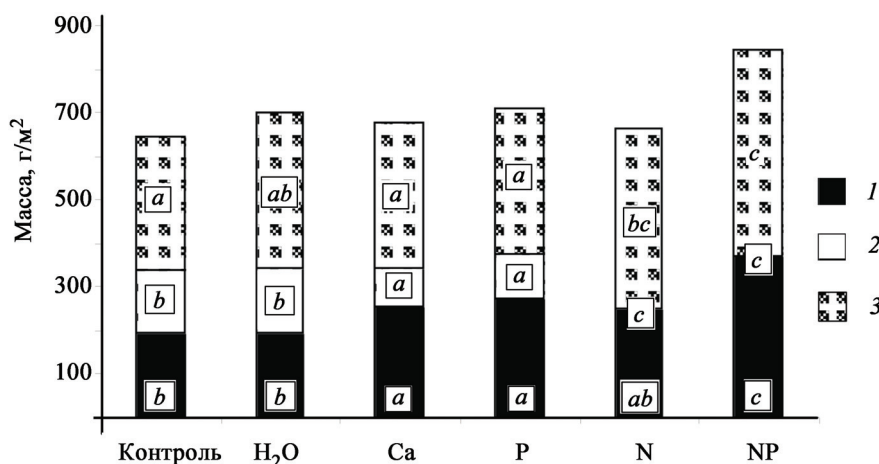
Для переменных, распределение которых даже после трансформации не соответствовало нормальному (лишайники, мохообразные, злаки, осоки (включая и вид из семейства ситниковых *Luzula spicata*, образующий весьма незначительную биомассу), бобовые, а также отдельные виды сосудистых растений), использовали непараметрический дисперсионный анализ и последующее сравнение вариантов с помощью критерия Тьюки–Крамера–Немени (Tukey–Kramer–Nemenyi test with Tukey-Dist approximation for independent samples; Pohler, 2014). Статистические методы анализа массы отдельных побегов описаны ранее (Судзиловская и др., 2006).

### Результаты

Общий запас надземной фитомассы в результате экспериментальных воздействий значимо

увеличился по сравнению с контролем только в варианте NP ( $p = 0,012$ ). В вариантах N и NP произошло существенное перераспределение массы между сосудистыми растениями, лишайниками и ветошью (рисунок). Доля сосудистых растений увеличилась в вариантах NP и P в 2 и 1,4 раза соответственно. Лишайники практически исчезли в варианте N, а в варианте NP полностью отсутствовали. Интересно отметить, что суммарная надземная биомасса (сосудистые растения и лишайники) практически не менялась во всех вариантах, кроме варианта с внесением азота (в случае внесения Ca, P, NP биомасса сосудистых растений увеличивалась при схожем снижении биомассы лишайников). Лишь в том случае, когда вносили только азот, увеличение участия сосудистых растений не компенсировало практического выпадения лишайников (рисунок). Мортмасса значимо увеличилась в вариантах NP и N в 1,5 и 1,3 раза соответственно. При известковании возросла масса сосудистых растений и уменьшилась масса лишайников, в то время как полив не вызвал значимых изменений в структуре фитомассы.

Если рассматривать изменения надземной биомассы только сосудистых растений, можно отметить следующие закономерности. В варианте с поливом биомасса практически не изменилась, в вариантах Ca, P и N она значимо возросла (примерно на 35% по сравнению с контролем). Наибольшее увеличение отмечено в варианте NP (превосходит контроль примерно вдвое, табл. 1). В первые годы эксперимента лишь в вариантах N и NP биомасса была значимо выше контрольной (примерно в 1,7 и 2,6 раз соответственно,



Структура фитомассы альпийской лишайниковой пустоши при внесении дополнительных элементов минерального питания: 1 – сосудистые растения, 2 – лишайники, 3 – мортмасса. Значимые отличия массы отдельных компонентов помечены неперекрывающимися латинскими буквами. Варианты эксперимента: контроль, H<sub>2</sub>O – полив, Ca – известкование, P – внесение фосфора, N – внесение азота, NP – совместное внесение азота и фосфора

Т а б л и ц а 1

**Биомасса отдельных групп растений в различных вариантах эксперимента  
(среднее и его ошибка, г/м<sup>2</sup>; n = 16)**

Группа растений	Тест	Вариант эксперимента					
		Контроль	H <sub>2</sub> O	Ca	P	N	NP
Кустарнички	I	53±7 <sup>ab</sup>	71±13 <sup>ab</sup>	89±19 <sup>b</sup>	141±14 <sup>c</sup>	50±9 <sup>a</sup>	80±18 <sup>ab</sup>
Злаки	II	30±4 <sup>ac</sup>	28±3 <sup>c</sup>	39±5 <sup>a</sup>	43±6 <sup>a</sup>	18±3 <sup>c</sup>	83±10 <sup>b</sup>
Осоки	II	13±2 <sup>a</sup>	15±4 <sup>a</sup>	19±3 <sup>a</sup>	10±2 <sup>a</sup>	72±12 <sup>b</sup>	78±15 <sup>b</sup>
Бобовые	II	18±5 <sup>a</sup>	14±6 <sup>a</sup>	30±8 <sup>a</sup>	6±2 <sup>a</sup>	54±18 <sup>a</sup>	13±7 <sup>a</sup>
Разнотравье	I <sub>(ln)</sub>	79±7 <sup>a</sup>	66±7 <sup>a</sup>	81±8 <sup>a</sup>	75±6 <sup>a</sup>	56±12 <sup>b</sup>	117±24 <sup>a</sup>
Сосудистые растения в целом	I <sub>(ln)</sub>	193±10 <sup>b</sup>	194±13 <sup>b</sup>	257±22 <sup>a</sup>	274±16 <sup>a</sup>	249±22 <sup>ab</sup>	371±36 <sup>c</sup>

П р и м е ч а н и я. Величины, значительно различающиеся между вариантами, отмечены непересекающимися буквами (a, b, c). Варианты эксперимента: H<sub>2</sub>O – полив, Ca – известкование, P – внесение фосфора, N – внесение азота, NP – совместное внесение азота и фосфора. Тест: I – результаты апостериорного теста наименьшего значимого среднего (Fisher LSD-test), II – результаты непараметрического апостериорного теста Тьюки–Крамера–Неменьи (Tukey–Kramer–Nemenyi test), ln – данные были трансформированы по основанию натурального логарифма.

Soudzilovskaia et al., 2005). Таким образом, контрастность реакции этого показателя на внесение ЭМП на 10-й год эксперимента несколько снизилась, что связано, в первую очередь, с увеличением надземной биомассы сосудистых растений на контрольных площадках.

В результате внесения ЭМП произошли значительные изменения в участии отдельных групп сосудистых растений (табл. 1). В варианте NP отмечено относительно равномерное увеличение массы всех групп сосудистых растений, только бобовые снизили свое участие с 9,5 до 3,6%. Масса злаков и осок увеличилась в этом варианте соответственно в 2,8 и 6 раз по сравнению с контролем.

В варианте N вдвое уменьшилась доля злаков (с 15,3 до 7,1%) и разнотравья (с 41 до 22%), но более чем в пять раз увеличилось участие осок (с 6,7 до 29%), а бобовые увеличили участие в три раза (с 9,5 до 21,7%), хотя из-за неравномерного распределения их побегов по площадкам это различие было статистически незначимым. В варианте P участие в биомассе разнотравья снизилось с 41 до 27%, осок – с 6,7 до 3,5%, а бобовых – с 9,5 до 2,2%, однако по абсолютной массе различия между контролем и этими вариантами было незначимым, при этом значимо возросло (с 27,5 до 51,4%) участие в биомассе кустарничков. Полив и известкование не вызвали значимых изменений в надземной биомассе основных групп сосудистых растений.

Положительная реакция отдельных видов растений на внесение ЭМП может быть обусловлена

как ростом численности побегов (Судзиловская, Онопченко, 2003), так и возрастанием средней массы побега (табл. 2). Значимое увеличение массы побегов, совпадающее с изменением общей биомассы, отмечено в варианте N у *Carex* spp. и *Trifolium polyphyllum*, в варианте P – у *Campanula collina* и *Vaccinium vitis-idaea*, в варианте NP – у *Pedicularis comosa*. Для других видов изменение биомассы в большей степени объясняется изменением численности побегов.

*Festuca ovina* реагировала на совместное внесение N и P увеличением массы в 3,5 раза, на внесение P – увеличением в 1,9 раза, в то время как при внесении азота ее биомасса снизилась более чем в два раза. Масса осок *Carex* spp. увеличилась в варианте с внесением азота более чем в 5 раз (с 12,9 до 70,6 г/м<sup>2</sup>), что превысило этот показатель на площадках варианта NP. При внесении фосфора масса осок незначимо уменьшилась.

При увеличении доступности N существенное увеличение надземной биомассы по сравнению с контролем отмечено у *Trifolium polyphyllum* (контроль – 8,4 г/м<sup>2</sup>, N – 50,5 г/м<sup>2</sup>), однако оно оказалось незначимым в связи с неравномерностью распределения побегов этого вида по площадкам. У некоторых видов отмечено значимое снижение биомассы в этом варианте: *Antennaria dioica* (контроль – 15,4 г/м<sup>2</sup>, N – 0,4 г/м<sup>2</sup>), *Ranunculus oreophilus* (контроль – 4,5 г/м<sup>2</sup>, N – 0,7 г/м<sup>2</sup>).

В варианте P значимое увеличение биомассы по сравнению с контролем показали *Campanula collina* (контроль – 0,9 г/м<sup>2</sup>, P – 4,3 г/м<sup>2</sup>), *Euphrasia*

Т а б л и ц а 2

Средняя масса часто встречающихся видов

Вид	Вариант опыта	Биомасса, г/м <sup>2</sup> (n = 16), среднее значение±ошибка		Масса побега, мг (2008 г.)	
		2003 г.	2008 г.	среднее значение±ошибка	K
<i>Alchemilla caucasica</i>	контроль	8±3	10,5±3,6	177±20	8
	H <sub>2</sub> O	<b>0,8±0,4</b>	3,2±1,8	<b>110±19</b>	4
	Ca	<b>5±2</b>	5,8±2,5	131±19	5
	P	<b>2,7±1,2</b>	1,6±1,2	84±49	4
	N	2,3±1,2	2,0±1,4	151±27	3
	NP	<b>62±16</b>	51±20	134±18	9
<i>Anemone speciosa</i>	контроль	3,7±0,7	9,7±2,3	281±58	14
	H <sub>2</sub> O	2,6±0,7	10±2,9	264±38	15
	Ca	6,2±1,7	11,6±1,8	267±34	15
	P	5,4±1,4	13,1±2,6	224±32	14
	N	6,1±1,4	7,6±2,8	288±66	12
	NP	7,2±2,4	11,1±3,6	335±85	10
<i>Antennaria dioica</i>	контроль	6±2,0	15,4±4,3	59±4,6	14
	H <sub>2</sub> O	8,1±1,7	13,6±2,3	48±4,8	14
	Ca	4,7±1,3	5,3±1,3	47±6,7	12
	P	13,4±5,0	22,8±5,5	<b>45±2,2</b>	15
	N	8,4±4,2	<b>0,4±0,2</b>	<b>23±4,4</b>	6
	NP	7,1±2,4	<b>0,9±0,8</b>	39±23	2
<i>Campanula collina</i>	контроль	1,5±0,9	0,9±0,5	19,7±1,2	4
	H <sub>2</sub> O	0,4±0,3	0,7±0,3	32,5±5,0	5
	Ca	<b>2,9±0,8</b>	3,6±1,0	<b>40,4±6,7</b>	10
	P	<b>3,5±1,2</b>	4,3±0,9	<b>45,2±10,5</b>	12
	N	0,9±0,5	2,8±1,0	<b>41,1±6,0</b>	7
	NP	2,7±1,2	0,1±0,1	15,5	1
<i>Campanula tridentata</i>	контроль	7,4±1,9	4,9±1,4	73±11	14
	H <sub>2</sub> O	3,9±1,6	3,5±0,7	48±10	16
	Ca	10,2±2,0	5,9±1,4	63±8	14
	P	8,7±1,5	3,3±1,2	81±9	12
	N	6,3±2,1	1,9±1,0	61±9	8
	NP	4,3±1,3	<b>1,4±0,8</b>	75±2	3
<i>Carex</i> spp.	контроль	14±1,6	12,9±2,2	37±4	14
	H <sub>2</sub> O	12,5±2,2	14,6±3,9	36±3	14
	Ca	<b>22,5±3,1</b>	17,5±2,8	43±5	16
	P	7,9±1,3	9,2±1,6	28±3	16
	N	<b>83±12</b>	<b>71±11</b>	<b>64±3</b>	16
	NP	<b>48±13</b>	<b>67±13</b>	49±6	15

Продолжение табл. 2

Вид	Вариант опыта	Биомасса, г/м <sup>2</sup> (n = 16), среднее значение±ошибка		Масса побега, мг (2008 г.)	
		2003 г.	2008 г.	среднее значение±ошибка	K
<i>Carum caucasicum</i>	контроль	8,2±1,3	4,2±1,3	95±14	12
	H <sub>2</sub> O	6,6±1,1	6,1±1,6	118±34	13
	Ca	8,1±1,7	7,4±2,2	136±21	11
	P	<b>3,8±0,8</b>	0,5±0,2	59±12	8
	N	7,7±2,3	3,2±1,0	112±19	12
	NP	22,2±5,7	2,7±1,5	160±30	6
<i>Euphrasia ossica</i>	контроль	0,2±0,1	2,0±0,5	2,8 ±0 0,4	16
	H <sub>2</sub> O	<b>2±0,4</b>	1,3±0,3	1,9±0,5	16
	Ca	<b>0,4±0,2</b>	3,0±0,8	2,6±0,3	15
	P	0,2±0,1	<b>6,8±1,0</b>	2,1±0,1	16
	N	0,1±0,1	1,8±0,4	3,1±0,7	11
	NP	<b>0,9±0,4</b>	2,2±0,7	<b>14,7±5,0</b>	10
<i>Festuca ovina</i>	контроль	20,3±2,5	22±2,8	11±0,7	16
	H <sub>2</sub> O	21,9±2,2	20,3±1,8	10,0±0,4	16
	Ca	<b>29,2±2,6</b>	26,7±3,1	11±0,6	16
	P	<b>47±4,7</b>	41,2±5,7	10±0,5	16
	N	15±2,0	9,3±1,5	12,3±1,5	16
	NP	<b>76±10</b>	<b>78±10</b>	12,0±0,7	16
<i>Helictotrichon versicolor</i>	контроль	5,9±1,2	7,5±1,5	33,1±2,0	15
	H <sub>2</sub> O	3,6±0,6	7,8±1,5	31,8±5,7	14
	Ca	6,6±1,5	12,4±3,0	27,6 ±2,3	15
	P	4,3±2,0	1,7±0,4	28,5 ±3,4	14
	N	8±2,5	8,2±2,5	27,0±3,8	10
	NP	8,2±2,7	5,1±2,4	35,7±3,1	7
<i>Pedicularis comosa</i>	контроль	0,3±0,2	2,2±1,2	129±10	7
	H <sub>2</sub> O	0,9±0,4	2,2±1,0	<b>82±16</b>	8
	Ca	<b>1,4±0,4</b>	1,8±0,7	114±21	7
	P	0,2±0,1	0,8±0,3	84±26	7
	N	<b>3,2±1,2</b>	2,6±1,5	159±37	6
	NP	<b>9,1±3,4</b>	6,7±2,5	<b>244 ±50</b>	9
<i>Ranunculus oreophilus</i>	контроль	1,1±0,4	4,5±1,1	98±13	14
	H <sub>2</sub> O	1,4±0,4	5,7±1,4	104±13	13
	Ca	1,7±0,6	5,8±1,5	110±20	11
	P	2,2±0,6	7,4±1,9	121±23	14
	N	1,4±0,3	<b>0,7±0,4</b>	83±51	5
	NP	3,6±2,0	5,9±2,2	160±31	10

Окончание табл. 2

Вид	Вариант опыта	Биомасса, г/м <sup>2</sup> (n = 16), среднее значение±ошибка		Масса побега, мг (2008 г.)	
		2003 г.	2008 г.	среднее значение±ошибка	K
<i>Trifolium polyphyllum</i>	контроль	9,4±2,7	8,4±2,5	54±3	8
	H <sub>2</sub> O	6,2±4,0	5,0±1,8	55±4	7
	Ca	9,1±3,8	19,1±5,2	59±6	10
	P	16,2±3,6	3,5±1,2	<b>39±4</b>	8
	N	<b>27,7±9,8</b>	51±17	<b>72±5</b>	8
	NP	9,2±4,5	12,4±6,7	62±11	6
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	контроль	22±4,7	53±7	21,5±1,0	16
	H <sub>2</sub> O	29±5,7	71±13	23,8±0,8	15
	Ca	30±7,5	89±19	23,0±0,7	16
	P	<b>11±2,7</b>	<b>141±14</b>	<b>27,6±0,8</b>	16
	N	22±4,6	50±10	<b>27,5±2,1</b>	15
	NP	24±5,0	80±18	20,3±1,2	16

Примечания. Жирным шрифтом выделены значения биомассы для вариантов, где среднее значение биомассы значимо ( $p < 0,05$ ) отличалось от контроля по результатам LSD-теста (для *Vaccinium vitis-idaea*) или критерия Тьюки–Крамера–Неменьи (для всех остальных видов). Пограничные случаи тенденции изменений, выявленные на уровне значимости  $0,05 < \alpha < 0,1$ , выделены курсивом. Значимые отличия массы побега от контроля ( $\alpha < 0,05$ ) выделены жирным шрифтом. K – число наблюдений (площадок), во время которых оценивали массу побега. Данные за 2003 г. приведены по работе Н.А. Судзиловской и др. (2006).

*ossica* (контроль – 2,0 г/м<sup>2</sup>, P – 6,8 г/м<sup>2</sup>) и *Vaccinium vitis-idaea* (контроль – 53 г/м<sup>2</sup>, P – 141 г/м<sup>2</sup>), уменьшение биомассы (незначимое) отмечено у *Helictotrichon versicolor* (контроль – 7,5 г/м<sup>2</sup>, P – 1,7 г/м<sup>2</sup>) и *Carum caucasicum* (контроль – 4,2 г/м<sup>2</sup>, P – 0,5 г/м<sup>2</sup>).

В варианте NP существенно (хотя и статистически незначимо) увеличилась биомасса *Alchemilla caucasica* (контроль – 10,5 г/м<sup>2</sup>, P – 51 г/м<sup>2</sup>), а уменьшилась биомасса *Antennaria dioica* (контроль – 15,4 г/м<sup>2</sup>, NP – 0,9 г/м<sup>2</sup>) и *Campanula tridentata* (контроль – 4,9 г/м<sup>2</sup>, NP – 1,4 г/м<sup>2</sup>).

В варианте с известкованием *Antennaria dioica* незначимо снизила биомассу (5,3 г/м<sup>2</sup>) по сравнению с контролем (15,4 г/м<sup>2</sup>).

### Обсуждение

Первые результаты рассматриваемого эксперимента после 4–5-летнего внесения ЭМП были проанализированы в работе Н.А. Судзиловской и др. (2006). Наши данные за десятилетний период подтвердили основные тенденции, выявленные ранее, и позволили увидеть ряд новых закономерностей. Так, в первые годы внесения ЭМП надземная фитомасса не различалась по вариантам эксперимента, но через 10 лет она была значимо выше в варианте NP по сравнению с остальными.

Такое увеличение произошло на фоне полного выпадения кустистых лишайников (в контроле лишайники продолжали составлять значительную долю надземной фитомассы) за счет увеличения как биомассы, так и мортмассы сосудистых растений. Необходимо отметить, что надземная биомасса на контрольных площадках значимо возросла с 2003 по 2008 г. (в среднем с 125 до 193 г/м<sup>2</sup>,  $p < 0,01$ ), прежде всего за счет увеличения участия *Vaccinium vitis-idaea* (табл. 2). Кроме того, по сравнению с 2003 г. в контроле *Anemone speciosa* увеличила биомассу в 2,6 раза, *Euphrasia ossica* – в 10 раз, *Ranunculus oreophilus* – в 4 раза, а *Carum caucasicum* уменьшил участие почти в 2 раза. Таким образом, вызванные внесением ЭМП изменения структуры сообществ необходимо рассматривать на фоне сукцессионных изменений, происходящих в изучаемых сообществах (Elumeeva et al., 2013). Также следует учитывать неравномерное распределение биомассы по площадкам у растений с клональным ростом (*Antennaria dioica*, *Trifolium polyphyllum* и др.).

В первые годы наблюдений (Судзиловская и др., 2006) злаки также значимо увеличили массу в варианте NP, отмечалась тенденция к увеличению их роли в варианте P, сохранившаяся и через 10 лет после внесения ЭМП. Нами показано значимое (в



1,7 раза) снижение биомассы злаков при внесении только азота, не отмеченное в первые годы эксперимента. Снижение участия этой группы обусловлено падением биомассы одного из доминантов *Festuca ovina* на фоне почти не изменяющегося участия другого злака *Helictotrichon versicolor*. Эта закономерность особенно интересна тем, что во многих случаях в тундровых и высокогорных сообществах участие злаков возрастает при внесении только азотных удобрений (Gough et al., 2002; Fremstad et al., 2005; Calvo et al., 2005; Onipchenko et al., 2012).

Осоки значительно увеличили свое участие в вариантах с внесением азота (NP и N). В первые годы аналогичное увеличение отмечено только в варианте N (Onipchenko et al., 2012), а в варианте NP прослеживалось как тенденция. Эти данные подтверждают результаты многих исследований (Haag, 1974; Fremstad et al., 2005; Sebastia, 2007; Bassin et al., 2007, 2012; Blanke et al., 2012), показавших положительный отклик осоковых на внесение именно азотных удобрений. Эта реакция может быть обусловлена относительно меньшей потребностью осоковых в фосфоре в связи с его эффективной реутилизацией из отмирающих листьев (Gusewell, 2004).

В большинстве экспериментов на лугах бобовые растения снижают свое участие при внесении азотных удобрений и повышают при внесении фосфорных. Это связано с потерей на богатых азотом почвах конкурентного преимущества, обусловленного симбиотической азотфиксацией, и усилением его при относительно недостатке азота (Работнов, 1973; Bowman et al., 1993; Theodose, Bowman, 1997; Welker et al., 2001). В нашем случае мы имеем противоположные результаты: бобовые существенно (втрое), хотя статистически незначимо, увеличили свое участие в варианте N по сравнению с контролем и так же снизили его в варианте P. Эта специфическая реакция связана с биологическими особенностями *Trifolium polyphyllum*, составляющего обычно более 50% биомассы всех бобовых. Растения этого вида практически не имеют нормальных клубеньков и не фиксируют азот в наших условиях (Макаров и др., 2011; Onipchenko, 1994b). Отзывчивость *Trifolium polyphyllum* может быть связана с исходно невысокой концентрацией азота в листьях ( $3,0 \pm 0,1\%$  сухой массы) и их значительной ассимиляционной способностью в связи с высокой удельной листовой поверхностью ( $192 \text{ см}^2/\text{г}$ ) (Шидаков, Онипченко, 2007).

Кустарнички на изучаемых участках были представлены единственным видом – брусникой (*Vaccinium vitis-idaea*). Растения этого вида увеличили свою биомассу во всех вариантах эксперимента в 2008 г. более чем вдвое по сравнению с 2002–2003 гг. Особенно сильное увеличение (почти в 13 раз!) отмечено в варианте с внесением фосфора. Здесь биомасса брусники значительно отличалась и от контроля 2008 г. Масса отдельного побега также значительно превышала таковую в контроле (табл. 2). Таким образом, наши данные не подтверждают мнение R. Gerdol (2004) о том, что *Vaccinium vitis-idaea* преимущественно лимитирована азотом, а не фосфором. По данным M. Jonsson и D.A. Wardle (2008), этот вид имел более низкие концентрации как азота, так и фосфора в опадающих листьях по сравнению с другими арктическими кустарничками ( $0,53 \pm 0,2\%$  и  $0,049 \pm 0,002\%$  соответственно). В работе M.S. Haugwitz и A. Michelsen (2011) показано увеличение участия брусники при внесении беномила, подавляющего развитие микоризных грибов, играющих важную роль в обеспечении фосфором многих видов растений. Этот факт хорошо согласуется с нашими данными об увеличении участия брусники в варианте P. С другой стороны, при долговременном (8 лет) внесении фосфорных удобрений в арктической тундре Аляски участие *Vaccinium vitis-idaea* значимо не изменилось, но ее ранг повысился с 3 (контроль) до 2 в варианте P (Gough et al., 2002). Таким образом, участие брусники, по крайней мере, в некоторых случаях может быть лимитировано доступностью почвенного фосфора.

Полупаразитные растения положительно реагировали на обогащение почвы ЭМП: *Pedicularis comosa* увеличил биомассу в варианте NP (примерно втрое по сравнению с контролем, хотя и незначимо статистически), для *Euphrasia ossica* аналогичное увеличение отмечено в варианте P. Видимо, увеличение участия полупаразитов при увеличении поступления почвенных ресурсов связано как со способностью самостоятельно поглощать их из почвы, так и с увеличением поглощения ресурсов растениями-хозяевами. Одни из предпочитаемых хозяев для *Euphrasia* – злаки, особенно *Festuca ovina* (Seel, Press 1994), участие которых возрастает именно в варианте P.

Реакция других видов разнотравья на внесение ЭМП была разнообразной. При увеличении общей надземной продукции в варианте NP преимущественно за счет осок и злаков растения с приземным расположением листьев существен-

но снизили свое участие. Такое снижение отмечено для *Antennaria dioica* (более чем в 16 раз) и у *Campanula tridentata* (в 3 раза по сравнению с контролем). С другой стороны, в этом же варианте *Alchemilla caucasica* увеличила надземную биомассу примерно в 5 раз. На лугах с доминированием этого вида в альпийском поясе Армении также было показано увеличение его надземной биомассы при внесении азотно-фосфорных удобрений (Шур, 1953).

Среди экспериментальных воздействий на почвенные ресурсы относительно редко применяют полив и снижение гидролитической кислотности при известковании, поэтому рассмотрим изменение фитоценоза в ответ на эти воздействия несколько подробнее.

Дополнительный полив при выпадении осадков менее 3 мм/день не вызвал значимых изменений в структуре фитомассы по сравнению с контролем. Ни один из изученных видов существенно не изменил свою биомассу в этом варианте. В первые годы эксперимента было отмечено десятикратное увеличение участия однолетнего полупаразита *Euphrasia ossica* (Судзиловская и др., 2006), которое, однако, не сохранилось в дальнейшем. Это может быть связано с отсутствием засух в последние годы наблюдений. Полив не влиял на биомассу растений в аркто-альпийских сообществах Канады (Mitchell et al., 2009) и на альпийских лугах в Колорадо (Welker et al., 2001), но изменял участие кустарничков в средиземноморском климате в Апеннинах (Италия, Vrancaleoni et al., 2007).

Почвы альпийских лишайниковых пустошей имеют слабокислую реакцию: по данным Л.А. Гришиной и др. (1993), для дернового горизонта  $pH_{\text{водн}}$  и  $pH_{\text{сол}}$  составляют 5,6 и 4,0 соответственно. Внесение извести, проведенное нами в целях снижения гидролитической кислотности, не вызвало значимого изменения участия отдельных групп растений, но увеличило общую надземную

Сбор и обработка полевого материала осуществлены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 14-04-00214), оформление результатов и написание текста – при поддержке Российского научного фонда (проект 14-50-00029).

массу сосудистых растений. Возможно, это связано с усилением процессов минерализации органических веществ в почве, стимулированным повышением ее pH. Тенденция к увеличению биомассы в этом варианте отмечена у *Vaccinium vitis-idaea*. Этот вид тяготеет к сильнокислым почвам (Landolt et al., 2010), поэтому реакция растений многих видов на изменение экологических условий в долговременном эксперименте вряд ли может быть предсказана лишь на основании данных о предпочтительных местообитаниях в природе.

### Заключение

Общий запас надземной фитомассы через 10 лет внесения ЭМП и полива значимо увеличился только в варианте с совместным внесением азота и фосфора. Доля сосудистых растений увеличилась в 2 раза в варианте NP и в 1,4 раза при внесении фосфора. Лишайники практически исчезли в вариантах N и NP. Мертвая масса значимо увеличилась в вариантах NP и N в 1,5 и 1,3 раза. Изменение структуры фитоценоза альпийской пустоши происходило при участии имевшихся до эксперимента видов сосудистых растений за счет изменения роли отдельных компонентов сообщества; внедрения новых видов не отмечено.

В варианте NP произошло относительно равномерное увеличение массы всех групп сосудистых растений. Масса злаков увеличилась в этом варианте в 2,8 раза (в основном, за счет *Festuca ovina*), а осок в 6 раз по сравнению с контролем. В варианте N вдвое уменьшилась доля злаков и разнотравья, но более чем в пять раз возросла роль осок. В варианте P в несколько раз увеличилось участие *Vaccinium vitis-idaea*. Полив и известкование не вызвали значимых изменений в надземной биомассе основных групп сосудистых растений.

Авторы приносят благодарность всем участникам Тебердинской экспедиции, принимавшим участие в сборе полевого материала.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### [REFERENCES]

- Ахметжанова А.А., Онипченко В.Г. Реакция растений альпийского гераниево-копеечникового луга на увеличение доступности почвенных ресурсов: оценка изменения биомассы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. Вып. 1. С. 52–59 [Akhmetzhanova A.A., Onipchenko V.G. Reaktsiya rastenii al'piiskogo geranievo-kopechnikovogo luga na uvelichenie dostupnosti pochvennykh resursov: otsenka izmeneniya biomassy // Byul. MOIP. Otd. biol. 2005. T. 110. Vyp. 1. S. 52–59].
- Гришина Л.А., Онипченко В.Г., Макаров М.И. и др. Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. М., 1986. 88 с. [Grishina L.A., Onipchenko V.G., Makarov M.I. i dr. Sostav i struktura biogeotsenozov al'piiskikh pustoshei. M., 1986. 88 s.].
- Гришина Л.А., Онипченко В.Г., Макаров М.И., Ванясин

- В.А. Изменения свойств горно-луговых альпийских почв Северо-Западного Кавказа в различных экологических условиях // Почвоведение. 1993. № 4. С. 5–13 [Grishina L.A., Onipchenko V.G., Makarov M.I., Vanyasin V.A. Izmeneniya svoistv gorno-lugovykh al'piiskikh pochv severo-zapadnogo Kavkaza v razlichnykh ekologicheskikh usloviyakh // Pochvovedenie. 1993. № 4. S. 5–13].
- Макаров М.И., Малышева Т.И., Ермак А.А., Онипченко В.Г., Меньяло О.В., Степанов А.Л. Симбиотическая азотфиксация в сообществе альпийской лишайниковой пустоши Северо-Западного Кавказа (Тебердинский заповедник) // Почвоведение. 2011. № 12. С. 1504–1512 [Makarov M.I., Malysheva T.I., Ermak A.A., Onipchenko V.G., Menyailo O.V., Stepanov A.L. Simbioticheskaya azotfiksatsiya v soobshchestve al'piiskoi lishainikovoï pustoshi Severo-Zapadnogo Kavkaza (Teberdinskii zapovednik) // Pochvovedenie. 2011. № 12. S. 1504–1512].
- Онипченко В.Г. Структура, фитомасса и продуктивность альпийских лишайниковых пустошей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 1. С. 59–66 [Onipchenko V.G. Struktura, fitomassa i produktivnost' al'piiskikh lishainikovykh pustoshei // Byul. MOIP. Otd. biol. 1985. T. 90. Vyp. 1. S. 59–66].
- Онипченко В.Г. Фитомасса альпийских сообществ Северо-Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 6. С. 52–62 [Onipchenko V.G. Fitomassa al'piiskikh soobshchestv severo-zapadnogo Kavkaza // Byul. MOIP. Otd. biol. 1990. T. 95. Vyp. 6. S. 52–62].
- Онипченко В.Г., Зернов А.С., Воробьева Ф.М. Сосудистые растения Тебердинского заповедника (Флора и фауна заповедников, вып. 99А). М., 2011. 144 с. [Onipchenko V.G., Zernov A.S., Vorob'eva F.M. Sosudistye rasteniya Teberdinskogo zapovednika (Flora i fauna zapovednikov, vyp. 99A). M., 2011. 144 s.].
- Работнов Т.А. Влияние минеральных удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. М., 1973. 178 с. [Rabotnov T.A. Vliyanie mineral'nykh udobrenii na lugovye rasteniya i lugovye fitotsenozy. M., 1973. 178 s.].
- Судзиловская Н.А., Онипченко В.Г. Влияние увеличения доступности почвенных ресурсов на численность побегов растений альпийских пустошей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108. Вып. 5. С. 54–58 [Sudzilovskaya N.A., Onipchenko V.G. Vliyanie uvelicheniya dostupnosti pochvennykh resursov na chislennost' pobegov rastenii al'piiskikh pustoshei // Byul. MOIP. Otd. biol. 2003. T. 108. Vyp. 5. S. 54–58].
- Судзиловская Н.А., Вагин И.А., Онипченко В.Г. Экспериментальное изучение изменения продукции альпийской лишайниковой пустоши при увеличении доступности почвенных ресурсов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006. Т. 111. Вып. 6. С. 41–51 [Sudzilovskaya N.A., Vagin I.A., Onipchenko V.G. Eksperimental'noe izuchenie izmeneniya produktcii al'piiskoi lishainikovoï pustoshi pri uvelichenii dostupnosti pochvennykh resursov // Byul. MOIP. Otd. biol. 2006. T. 111. Vyp. 6. S. 41–51].
- Шудаков И.И., Онипченко В.Г. Сравнение параметров листового аппарата растений альпийского пояса Тебердинского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112. Вып. 4. С. 42–50 [Shidakov I.I., Onipchenko V.G. Sravnenie parametrov listovogo apparata rastenii al'piiskogo poiasa Teberdinskogo zapovednika // Byul. MOIP. Otd. biol. 2007. T. 112. Vyp. 4. S. 42–50].
- Шифферс Е.В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.; Л., 1953. 400 с. [Shiffers E.V. Rastitel'nost' Severnogo Kavkaza i ego prirodnye kormovye ugod'ya. M.; L., 1953. 400 s.].
- Шифферс Е.В. О некоторых разногласиях в типологических схемах и трактовке поясов растительности высокогорий Кавказа // Проблемы ботаники. М.; Л., 1960. Т. 5. С. 127–134 [Shiffers E.V. O nekotorykh raznoglasiyakh v tipologicheskikh skhemakh i traktovke poiasov rastitel'nosti vysokogorii Kavkaza // Problemy botaniki. M.; L., 1960. T. 5. S. 127–134].
- Шур Э.Ф. Динамика накопления травяной массы на альпийском лугу с манжеткой кавказской (*Alchemilla caucasica* Bus.) // Изв. АН АрмССР. Биол. и сельскохозяйственные науки. 1953. Т. 6. № 11. С. 85–90 [Shur E.F. Dinamika nakopleniya travyanoi massy na al'piiskom lugu s manzhetkoi kavkazskoi (*Alchemilla caucasica* Bus.) // Izv. AN ArmSSR. Biol. i sel'skokhozyaistvennye nauki. 1953. T. 6. № 11. S. 85–90].
- Bassin S., Volk M., Suter M., Buchmann N., Fuhrer J. Nitrogen deposition but not ozone affects productivity and community composition of subalpine grassland after 3 yr of treatment // *New Phytologist*. 2007. Vol. 175. N 3. P. 523–534.
- Bassin S., Schallajda J., Vogel A., Suter M. Different types of subalpine grassland respond similarly to elevated deposition in terms of productivity and sedge abundance // *Journal of Vegetation Science*. 2012. Vol. 23. N 6. P. 1024–1034.
- Blanke V., Bassin S., Volk M., Fuhrer J. Nitrogen deposition effects on subalpine grassland: the role of nutrient limitation and changes in mycorrhizal abundance // *Acta Oecologica*. 2012. Vol. 45. P. 57–65.
- Bowman W.D., Theodose T.A., Schardt J.C., Conant R.T. Constraints of nutrient availability on primary production in two alpine tundra communities // *Ecology*. 1993. Vol. 74. N 7. P. 2085–2097.
- Bowman W.D., Theodose T.A., Fisk M.S. Physiological and production responses of plant growth forms to increases in limiting resources in alpine tundra: implications for differential community responses to environmental change // *Oecologia*. 1995. Vol. 101. N 2. P. 217–227.
- Brancaleoni L., Gualmini M., Tomaselli M., Gerdol R. Responses of subalpine dwarf-shrub heath to irrigation and fertilization // *Journal of Vegetation Science*. 2007. Vol. 18. N 3. P. 337–344.
- Bret-Harte M.S., Garcia E.A., Saetre V.M., Whorley J.R., Wagner J.L., Lippert S.C., Chapin F.S. III Plant and soil responses to neighbour removal and fertilization in Alaskan tussock tundra. *Journal of Ecology*. 2004. Vol. 92. N 4. P. 635–647.
- Brooks P.D., Schmidt S.K., Williams M.W. Winter production of CO<sub>2</sub> and N<sub>2</sub>O from alpine tundra: environmental controls and relationship to inter-system C and N fluxes // *Oecologia*. 1997. Vol. 110. N 3. P. 403–413.
- Calvo L., Alonso I., Fernandez A.J., De Luis E. Short-term study of effects of fertilisation and cutting



- treatments on the vegetation dynamics of mountain heathlands in Spain // *Plant Ecology*. 2005. Vol. 179. N 1. P. 181–191.
- Dähler W. Long term influence of fertilization in a Nardetum. Results from the test plots of Dr. W.Ludi on the Schynige Platte // *Vegetatio*. 1992. Vol. 103. N 2. P. 92–25.
- Graaf de M.C.C., Bobbink R., Roelofs J.G.M., Verbeek P.J.M. Differential effects of ammonium and nitrate on three heathland species // *Plant Ecology*. 1998. Vol. 135. N 2. P. 185–196.
- Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Egorov A.V., Khubiev A.B., Tekeev D.K., Soudzilovskaia N.A., Cornelissen J.H.C. Long-term vegetation dynamic in the North-western Caucasus: which communities are more affected by upward shifts of plant species? // *Alpine Botany*. 2013. Vol. 123. N 2. P. 77–85.
- Fremstad E., Paal J., Mols T. Impacts of increased nitrogen supply on Norwegian lichen-rich alpine communities: a 10-year experiment // *Journal of Ecology*. 2005. Vol. 93. N 3. P. 471–481.
- Gerdol R., Brancaloni L., Menghini M., Marchesini R. Response of dwarf shrubs to neighbour removal and nutrient addition and their influence on community structure in a subalpine heath // *Journal of Ecology*. 2000. Vol. 88. N 2. P. 256–266.
- Gerdol R., Anfodillo T., Gualmini M., Cannone N., Bragazza L., Brancaloni L. Biomass distribution of two subalpine dwarf-shrubs in relation to soil moisture and nutrient content // *Journal of Vegetation Science*. 2004. Vol. 15. N 4. P. 457–464.
- Gough L., Hobbie S.E. Responses of moist non-acidic arctic tundra to altered environment: productivity, biomass, and species richness // *Oikos*. 2003. Vol. 103. N 1. P. 204–216.
- Gough L., Wookey P.A., Shaver G.R. Dry heath arctic tundra responses to long-term nutrient and light manipulation // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 2002. Vol. 34. N 2. P. 211–218.
- Graglia E., Jonasson S., Michelsen A., Schmidt I.K., Havstrom M., Gustavsson L. Effects of environmental perturbations on abundance of subarctic plants after three, seven and ten years of treatments // *Ecography*. 2001. Vol. 24. N 1. P. 5–12.
- Gusewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance // *New Phytologist*. 2004. Vol. 164. N 2. P. 243–266.
- Haag R.W. Nutrient limitations to plant production in two tundra communities // *Canadian Journal of Botany*. 1974. Vol. 52. N 1. P. 103–116.
- Haugwitz M.S., Michelsen A. Long-term addition of fertilizer, labile carbon, and fungicide alters the biomass of plant functional groups in a subarctic-alpine community // *Plant Ecology*. 2011. Vol. 212. N 4. P. 715–726.
- Hobbie S.E., Gough L. Litter decomposition in moist acidic and non-acidic tundra with different glacial histories // *Oecologia*. 2004. Vol. 140. N 1. P. 113–124.
- Jonasson S. Plant responses to fertilization and species removal in tundra related to community structure and clonality // *Oikos*. 1992. Vol. 63. N 3. P. 420–429.
- Jonsson M., Wardle D.A. Context dependency of litter-mixing effects on decomposition and nutrient release across a long-term chronosequence // *Oikos*. 2008. Vol. 117. N 11. P. 1674–1682.
- Klanderud K. Species-specific responses of an alpine plant community under simulated environmental change // *Journal of Vegetation Science*. 2008. Vol. 19. N 3. P. 363–372.
- Körner C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Berlin, 2003. 349 p.
- Lambers H., Raven J.A., Shaver G.R., Smith S.E. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age // *Trends in Ecology and Evolution*. 2008. Vol. 23. N 2. P. 95–103.
- Landolt E. et al. Flora indicativa. Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen. Bern, 2010. 378 S.
- LeBauer D.S., Treseder K.K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed // *Ecology*. 2008. Vol. 89. N 2. P. 371–379.
- Mitchell M.G.E., Cahill J.F.Jr., Hik D.S. Plant interactions are unimportant in a subarctic-alpine plant community // *Ecology*. 2009. Vol. 90. N 9. P. 2360–2367.
- Onipchenko V.G. The structure and dynamics of alpine plant communities in the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus // *Oecologia Montana*. 1994a. Vol. 3. N 1. P. 40–50.
- Onipchenko V.G. The spatial structure of the alpine lichen heaths (ALH): hypothesis and experiments. Veröff Geobot Inst ETH, Stift Rübel, Zürich, 1994b. H. 115. P. 100–111.
- Onipchenko V.G., Makarov M.I., Akhmetzhanova A.A., Soudzilovskaia N.A., Aibazova F.U., Elkanova M.K., Stogova A.V., Cornelissen J.H.C. Alpine plant functional group responses to fertilizer addition depend on abiotic regime and community composition // *Plant and Soil*. 2012. Vol. 357. N 1–2. P. 103–115.
- Pohler T. The Pairwise Multiple Comparison of Mean Ranks Package (PMCMR). R package, 2014.
- Press M.C., Potter J.A., Burke M.J.W., Callaghan T.V., Lee J.A. Responses of a subarctic dwarf shrub heath community to simulated environmental change // *Journal of Ecology*. 1998. Vol. 86. N 2. P. 315–327.
- R Development Core Team (2011) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Raaimakers D., Lambers H. Response to phosphorus supply of tropical tree seedlings: a comparison between a pioneer species *Tapirira obtusa* and a climax species *Lecythis corugate* // *New Phytologist*. 1996. Vol. 132. N 1. P. 97–102.
- Sebastian M.-T. Plant guilds drive biomass response to global warming and water availability in subalpine grassland // *Journal of Applied Ecology*. 2007. Vol. 44. N 1. P. 158–167.
- Seel W.E., Press M.C. Influence of the host on three subarctic annual facultative root hemiparasites. II. Gas exchange characteristics and resource use efficiency // *New Phytologist*. 1994. Vol. 127. N 1. P. 37–44.
- Shaver G.R., Bret-Harte M.S., Jones M.H., Johnstone J., Gough L., Laundre J., Chapin F.S. III Species composition interacts with fertilizer to control long-term change in tundra productivity // *Ecology*. 2001. Vol. 82. N 11. P. 3163–3181.
- Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., Cornelissen J.H.C., Aerts R. Biomass production, N:P ratio and nutrient limitation in a Caucasian alpine tundra plant community // *Journal of Vegetation Science*. 2005. Vol. 16. N 4. P. 399–406.

- Theodose T.A., Bowman W.D.* The influence of interspecific competition on the distribution of an alpine graminoid: evidence for the importance of plant competition in an extreme environment // *Oikos*. 1997. Vol. 79. N 1. P. 101–114.
- Tilman D.* Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Monographs in population biology (vol. 26). Princeton, 1988. 362 p.
- Wijk van M.T., Clemmensen K.E., Shaver G.R., Williams M., Callaghan T.V., Chapin F.S.III, Cornelissen J.H.C., Gough L., Hobbie S.E., Jonasson S., Lee J.A., Michelsen A., Press M.C., Richardson S.J., Rueth H.* Long-term ecosystem level experiments at Toolik Lake, Alaska, and at Abisko, Northern Sweden: generalizations and differences in ecosystem and plant type responses to global change // *Global Change Biology*. 2003. Vol. 10. N 1. P. 105–123.
- Venterink H.O., Wassen M.J., Verkroost A.W.M., De Ruiter P.C.* Species richness-productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands // *Ecology*. 2003. Vol. 84. N 8. P. 2191–2199.
- Welker J.M., Bowman W.D., Seastedt T.R.* Environmental change and future directions in alpine research // W.D. Bowman, T.R. Seastedt (eds.) *Structure and function of an alpine ecosystem: Niwot Ridge, Colorado*. Oxford, 2001. P. 304–322.

Поступила в редакцию / Received 26.05.2015  
Принята к публикации / Accepted 23.10.2015

## CHANGES OF ABOVEGROUND PHYTOMASS STRUCTURE OF ALPINE LICHEN HEATH OF THE NORTHWESTERN CAUCASUS IN RESPONSE TO LONG-TERM NUTRIENT ADDITION

*M.Kh. Elkanova<sup>1</sup>, A.A. Akhmetzhanova<sup>2</sup>, T.G. Elumeeva<sup>3</sup>, V.G. Onipchenko<sup>4</sup>*

Aboveground phytomass structure of the alpine lichen heath (Teberda reserve, the Northwestern Caucasus) was studied on the plots with the long-term (1999–2008) nutrient addition. Six treatments were established: 1) control, 2) lime addition, 3) nitrogen addition, 4) phosphorous addition, 5) both nitrogen and phosphorous addition, 6) water stress reduction under low precipitation. Phytomass was sampled in late July – August 2008. Total phytomass significantly increased after ten years of treatment only in response to both nitrogen and phosphorous addition. Share of vascular plants doubled at NP treatment and increased by 1.4 times at P treatment. Lichens almost completely disappeared at N and NP treatments. Necromass increased at N and NP treatments. Changes in alpine lichen heath community structure were caused by changes in the role of separate components of community, and were based on species initially growing on the experimental plots; no invasions of new species were observed.

**Key words:** alpine ecosystems, nitrogen, phosphorous, lime, water.

Acknowledgements. Fieldworks and data analysis were supported by Russian Foundation for Basic Research (grant 14-04-00214), the analysis of results and writing of the draft was supported by Russian Science Foundation (grant 14-50-00029).

<sup>1</sup>Elkanova Madina Khuseevna, Pavlov First Saint Petersburg State Medical University (elkanova\_madina@mail.ru); staff members of Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of Geobotany; <sup>2</sup>Akhmetzhanova Asem Aliyakparovna (assemok@mail.ru); <sup>3</sup>Elumeeva Tatiana Georgievna (elumeeva@yandex.ru); <sup>4</sup>Onipchenko Vladimir Gertrudovich (vonipchenko@mail.ru).



УДК 581.55+58.073+574.2+574.472

## ЗУБР И ПОДДЕРЖАНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЛУГОВ (НА ПРИМЕРЕ ЗАПОВЕДНИКА БРЯНСКИЙ ЛЕС)

О.И. Евстигнеев<sup>1</sup>, О.В. Солонина<sup>2</sup>

Проанализированы изменения растительности суходольных лугов заповедника Брянский лес в результате жизнедеятельности зубров (*Bison bonasus* Linnaeus, 1758) после их реинтродукции в 2011 г. Показано, что зубр – это эдификатор, который определяет структуру, динамику и видовой состав сообществ. Зубры создают экологическую и фитоценотическую неоднородность суходольного луга. На месте постоянного выпаса зубров формируются микрогруппировки отавы (*Poa angustifolia*, *Festuca rubra* и *Agrostis gigantea* и др.), на каталках – пионерные группировки растений (*Chenopodium* spp., *Echinochloa crusgalli*, *Filaginella uliginosa*, *Juncus articulatus*, *Polygonum persicaria*, *Conyza canadensis*, *Erodium cicutarium*, *Erysimum cheiranthoides* и др.), а на участках луга, которые не затронуты активной деятельностью копытных, сохраняется высокотравье (*Calamagrostis epigeios*, *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens* и др.) – исходный элемент мозаики. Разнообразие микросайтов обеспечивает совместное существование в сообществе видов, которые различаются по экологии и жизненным формам. Почва под отавой и на каталках из-за меньшей сомкнутости травяного покрова сильнее прогревается и становится суше. В связи с этим на каталках и в отаве в полтора-два раза больше сухолуговых видов, чем в высокотравье. В микрогруппировках высокотравья преимущество получают длиннокорневищные растения, на отаве – дерновинные, а на каталках – стержне- и кистекорневые растения. Каталки, представляющие собой зоогенные нарушения почвенного покрова, поддерживают в составе луга популяции слабоконкурентных малолетников. В результате деятельности зубров видовое разнообразие сосудистых растений в сообществе увеличивается в два-три раза.

**Ключевые слова:** суходольный луг, *Bison bonasus*, микромозаичность, видовое разнообразие.

Выяснение природных механизмов поддержания биологического разнообразия – необходимая основа для разработки методов рационального природопользования. Максимальным видовым разнообразием отличались климаксовые биогеоценозы доагрикультурного времени (Коротков, 1991; Восточноевропейские ..., 1994; Смирнова и др., 2013). Однако в настоящее время из-за многовековой деятельности человека такие сообщества на территории Европы не сохранились (Бобровский, 2010; Восточноевропейские ..., 2004; Евстигнеев, 2009, 2010). По этой причине важная задача экологии – восстановление структуры отдельных сообществ и всего биогеоценотического покрова доагрикультурного облика. Возможный путь такого восстановления – выяснение механизмов поддержания биологического разнообразия в связи с жизнедеятельностью популяций сохранившихся эдификаторов (Евстигнеев, Беляков, 1997; Смирнова, Торопова, 2008; Смирнова и др., 2011). Таким эдификатором в лесной зоне

на протяжении практически всего голоцена был зубр (*Bison bonasus* Linnaeus, 1758) (Калякин, Турбанова, 2004). Этот вид вместе с другими стадными копытными (турами, тарпанами) создавал в лесной зоне полуоткрытые и открытые ландшафты, формировал высокопродуктивные пастбища, удобряя почву, а также обеспечивал устойчивое существование светолюбивой флоры (Смирнова, 2004). В настоящее время популяции зубра малочисленны и находятся под опекой человека. В связи с этим любые эдификаторные (средообразующие) проявления зубра должны быть в центре внимания исследователей.

Цель настоящей работы – анализ изменения растительности суходольных лугов заповедника Брянский лес под влиянием реинтродукции зубров.

### Район, объекты и методы исследования

Территория заповедника Брянский лес в ботанико-географическом плане относится к Полесской

Все сотрудники Государственного природного биосферного заповедника Брянский лес: <sup>1</sup>Евстигнеев Олег Иванович – вед. науч. сотр. (quercus\_eo@mail.ru); <sup>2</sup>Солонина Ольга Викторовна – ст. науч. сотр. (caniformia@mail.ru).

подпровинции Восточно-европейской провинции Европейской широколиственнолесной области (Растительность ..., 1980). С октября 2011 г. заповедник проводит программу по реинтродукции зубра (Ситникова, 2013). К настоящему времени сформирована вольная популяция, состоящая из 24 особей. Животные держатся преимущественно вокруг кордона Пролетарский (квартал 10), где их подкармливают. Часть времени зубры пасутся и отдыхают на ближайшем злаковом лугу, который стал объектом нашего исследования. Доминанты сообщества: *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Poa angustifolia* L., *Agrostis gigantea* Roth. Луг расположен в пределах суглинистой моренно-зандровой местности и занимает площадь 11 га. За четыре года здесь сформировалась мозаичность растительности, обусловленная жизнедеятельностью зубров. Третью часть луга закартировали с помощью GPS-навигатора. На карте отмечали однородные контуры растительности. В каждом варианте контура сделали геоботанические описания в 11-кратной повторности на площадках по 25 м<sup>2</sup>. Всего выполнено 33 описания. На площадках выявляли видовой состав сосудистых растений и определяли участие видов по шкале Ж. Браун-Бланке (Миркин и др., 1989).

Видовое разнообразие микрогруппировок оценивали с помощью следующих показателей: видовое богатство, видовая насыщенность, число видов сосудистых растений разных эколого-ценотических групп и жизненных форм (Оценка ..., 2000). Видовое богатство – число видов в сообществе. Этот показатель определяли, как число видов на 11 площадках, которые относятся к одному контуру растительности. Видовая насыщенность – среднее арифметическое число видов, полученное из 11 описаний. Под эколого-ценотическими группами (ЭЦГ), в соответствии с представлениями А.А. Ниценко (1969), понимали крупные группы экологически близких видов, которые в своем генезисе связаны с разными типами сообществ. Соотношение ЭЦГ определяли по общему списку видов, встреченных на 11 площадках. При этом использовали классификацию ЭЦГ, разработанную для Европейской России (Восточноевропейские ..., 2004), которая доступна на сайте Института математических проблем биологии РАН (<http://www.impb.ru/index.php?id=div/lce/ecg>). Характеристика жизненных форм растений дана по И.Г. Серебрякову (1962). Геоботанические описания обработаны по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (1983) в программе SpEDiv (Смирнов, 2006).

## Обсуждение материалов

Картографирование луга, на котором в течение четырех лет паслись и отдыхали зубры, показало, что в сообществе сформировалась зоогенная мозаичность растительности. На исходном злаковом лугу (микрогруппировки фоновые), который слабо эксплуатировался зубрами, появились участки, где животные интенсивно паслись (микрогруппировки отавы), а также каталки с выбитой растительностью (микрогруппировки каталок). Рассмотрим эти группировки растений.

**Микрогруппировки фоновые** – исходный вариант сообществ, сформированный на месте залежи – пахотной земли, оставленной без обработки (рис. 1). Пашню забросили 27 лет назад, сразу после организации заповедника. К моменту изучения (июнь 2014 г.) фоновые микрогруппировки были олигодоминантными. Судя по встречаемости и баллам покрытия–обилия, максимальное участие принадлежало трем высокотравным и длиннокорневищным травам сухолуговой группы: *Calamagrostis epigeios*, *Bromopsis inermis* и *Elytrigia repens*. Перечисленные виды отличаются высокой вегетативной подвижностью, большой биомассой, а также значительной длительностью

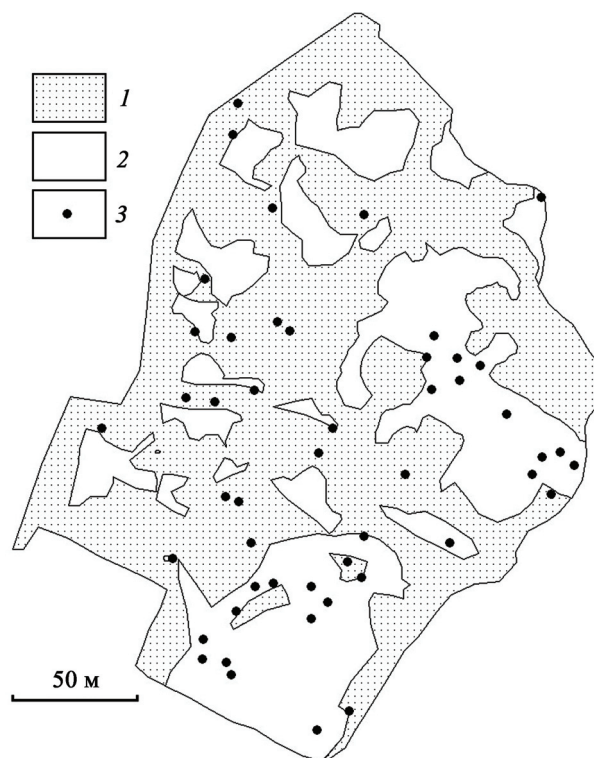


Рис. 1. Фрагмент луга (квартал 10, выдел 40; площадь закартографированной части 3,87 га) с микрогруппировками растений: 1 – фоновые, 2 – отава, 3 – каталки

удержания территории (Зозулин, 1959; Жукова, 1995; Уланова, 1995). Это позволяет им сформировать максимальную сомкнутость в надземном и подземном ярусах. Проективное покрытие в надземной сфере составляет 100%. Ранее показано, что почвенный горизонт группировок с участием этих видов отличается значительной насыщенностью корневищами (Зозулин, 1959; Евстигнеев и др., 1999). Кроме того, жесткие листья и стебли вейника, отмирая осенью, медленно разлагаются и формируют подстилку толщиной до 3 см, которая препятствует появлению проростков (Уланова, 1995). Все это отражается на видовом составе группировок.

Фоновые группировки отличаются минимальными значениями видовой насыщенности и видового богатства: на учетных площадках насчитывается в среднем только 10 видов сосудистых растений, а на всех площадках встречено лишь 32 вида (табл. 1). Это свидетельствует о том, что фоновые группировки, состоящие в основном из

длиннокорневищных растений, характеризуются ценотической замкнутостью и не доступны для внедрения большинства луговых растений. В эколого-ценотическом спектре доминируют сухолуговые растения (табл. 2). Помимо перечисленных выше видов с высоким постоянством встречаются *Achillea millefolium* L., *Convolvulus arvensis* L., *Poa angustifolia* и *Polygonum convolvulus* L. Число влажно-луговых видов в два раза меньше, среди них наибольшая встречаемость характерна для *Agrostis gigantea*, *Galium mollugo* L. и *Rumex acetosa* L. Остальные эколого-ценотические группы представлены единичными видами: особи, которые внедрились в группировки высокотравья, редко доживают до плодоношения или существуют на низком уровне численности и жизнеспособности.

**Микрогруппировки отавы.** За четыре года на части луга зубры сформировали группировки растений, состоящие из отавы. Отава – трава, выросшая в тот же год на месте стравленной. На долю этих микрогруппировок приходится 38%

Т а б л и ц а 1

**Характеристика разнообразия сосудистых растений в микрогруппировках суходольного луга, освоенного зубрами**

Параметры разнообразия	Микрогруппировки растений		
	фоновые	отава	каталки
Среднее покрытие яруса С, %	100	98	10
Число видов на 11 площадках	32	41	67
Диапазон числа видов на 11 площадках	8–11	13–19	19–32
Среднее число видов на 11 площадках ( $M \pm \sigma$ )	10,0 $\pm$ 1,10	16,7 $\pm$ 1,74	24,1 $\pm$ 4,21

О б о з н а ч е н и я:  $M$  – среднее арифметическое,  $\sigma$  – среднее квадратическое отклонение.

Т а б л и ц а 2

**Число видов (и доля в %\*) разных эколого-ценотических групп в микрогруппировках суходольного луга, освоенного зубрами**

Эколого-ценотические группы	Микрогруппировки растений		
	Фоновые	Отава	Каталки
Сухолуговая	16 (50,0)	27 (65,9)	33 (49,2)
Влажно-луговая	7 (21,9)	8 (19,5)	13 (19,4)
Аллювиальная луговая	2 (6,3)	1 (2,4)	7 (10,4)
Неморальная лесная	3 (9,4)	3 (7,4)	4 (6,0)
Черноольховая лесная и опушечная	2 (6,2)	1 (2,4)	5 (7,5)
Адвентивная	2 (6,2)	1 (2,4)	4 (6,0)
Боровая (бореальная опушечная)	–	–	1 (1,5)

\*За 100% принято число видов на 11 площадках (размер каждой площадки 25 м<sup>2</sup>).

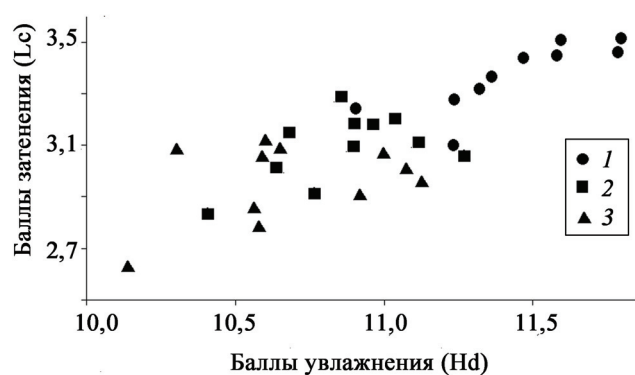


Рис. 2. Распределение в экологическом пространстве геоботанических описаний микрогруппировок суходольного луга: 1 – фоновые, 2 – отава, 3 – каталки

от площади сообщества (рис. 1). Известно, что отава отличается большей сочностью и нежностью, чем жесткие и малопитательные надземные побеги взрослых особей *Calamagrostis epigeios* и других видов высокотравья. Недаром наблюдения показали, что зубры в течение всего сезона предпочитают пастись на отаве, тем самым постоянно поддерживая эти микрогруппировки. Т.А. Работнов (1984) пишет, что при стравливании травы увеличивается доступ солнечных лучей к поверхности почвы. В результате в дневные часы почва становится теплее и суше. Это подтверждает обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам: микрогруппировки отавы отличаются меньшими баллами затенения и влажности почвы (рис. 2).

Экологическое следствие выпаса – увеличение видового богатства и видовой насыщенности в 1,3 и 1,7 раза соответственно (табл. 1). Возрастание сухости почвы приводит к тому, что в группировках отавы доля сухолуговых видов увеличивается с 50 до 66 % (табл. 2). Появляются *Artemisia absinthium* L., *A. campestris* L., *Berteroa incana* (L.) DC., *Clinopodium vulgare* L., *Conium maculatum* L., *Dianthus deltoides* L., *Festuca rubra* L., *Geranium pusillum* L., *Myosotis arvensis* (L.) Hill, *Plantago lanceolata* L., *Potentilla argentea* L., *Turritis glabra* L. и др. Число видов в остальных эколого-ценотических группах уменьшается. В микрогруппировках отавы значительно снижается участие прежних доминантов – длиннокорневищных злаков *Calamagrostis epigeios*, *Bromopsis inermis* и *Elytrigia repens*. Известно, что вейник на песчаных почвах не выносит даже слабого выпаса и быстро сокращает численность (Работнов, 1984; Уланова, 1995), а костер и пырей резко снижают численность и жизненность при более интенсивном выпасе (Егорова, 1980; Виноградова, 1984). При этом в составе отавы возрастает участие дер-

новинно-длиннокорневищных (*Poa angustifolia*, *Festuca rubra*) и рыхлокустовых (*Agrostis gigantea*) злаков. Эти травы при многократном стравливании надземной массы усиливают побегообразование и увеличивают интенсивность вегетативного размножения (Егорова, 1996; Курченко, 2010). Кроме того, они слабее вытаптываются, а также дают густую и мало грубеющую отаву (Виноградова, 1984).

**Микрогруппировки каталок.** Эти микросайты представляют собой участки луга, на которых зубры выбивают землю копытами, а затем катаются на обнаженной почве. Возможные причины такого поведения – стремление животных избавиться от эктопаразитов и кровососущих насекомых, а также ускорить процесс линьки (Caboń-Raczyńska et al., 1987; European ..., 2007). Зубры предпочитают кататься на одних и тех же местах. В результате образуются вытопанные участки, имеющие округлую форму. На изучаемом лугу площадь каталок составляла от 5 до 90 м<sup>2</sup>. К моменту начала исследований на долю каталок приходилось 2% от площади луга (рис. 1). На каталках выше плотность почвы, которая из-за отсутствия сомкнутой растительности лучше прогревается и становится суше. На это указывает обработка геоботанических описаний по шкалам Д.Н. Цыганова (1984): экологический режим каталок характеризуется меньшими баллами влажности почвы и затенения по сравнению с фоновыми микрогруппировками и отавой (рис. 2).

Постоянным использованием каталок зубрами обусловлено формирование пионерных ценотических незамкнутых группировок с покрытием от 5 до 20%. На каталках вследствие уничтожения сомкнутой растительности происходит резкое повышение разнообразия сосудистых растений. По сравнению с высокотравьем видовое богатство увеличивается в 2,1 раза, а видовая насыщенность – в 2,5 раза (табл. 1). Расширяется видовой состав всех эколого-ценотических групп растений (табл. 2). Это происходит в основном за счет слабоконкурентных растений – малолетников (однолетников и двулетников), которые представлены преимущественно стержне- и кистекорневыми растениями. Доля малолетников в микрогруппировках отавы составляет только 20%, в фоновых группировках – 25%, а на каталках – 37%. Быстротечный онтогенез – это адаптивное приспособление к постоянному нарушению почвенного покрова. Кроме того, большое число малолетников в сообществе свидетельствует о слабой конкуренции между растениями. Наиболее активны на каталках аллювиальные виды, среди которых много растений с коротким



циклом воспроизведения: *Chenopodium album* L., *C. polyspermum* L., *C. urticum* L., *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Filaginella uliginosa* (L.) Opiz, *Juncus articulatus* L. и *Polygonum persicaria* L. В составе сухолуговых растений также много однолетников и двулетников: *Amaranthus retroflexus* L., *Coryza canadensis* (L.) Cronq., *Erodium cicutarium* (L.) L'Her., *Erysimum cheiranthoides* L., *Geranium pusillum* L., *Malva pusilla* Smith, *Oenothera biennis* L., *Phalacrolooma annuum* (L.) Dumort., *Polygonum aviculare* L., *P. convolvulus* L., *Setaria pumila* (Poir.) Schult., *S. viridis* (L.) Beauv., *Solanum nigrum* L., *Viola arvensis* Murr. Среди влажно-луговых растений можно заметить такие малолетники как *Stellaria media* (L.) Vill. и *Viola tricolor* L., а среди черноольховых – *Arctium lappa* L. и *Galium aparine* L. На каталках обычными становятся некоторые многолетники из черноольховой группы: *Chelidonium majus* L., *Rumex obtusifolius* L., *Urtica dioica* L. Отсутствие сомкнутого травяного покрова благоприятствует появлению проростков древесных растений: *Rubus idaeus* L., *Malus sylvestris* Mill., *Populus tremula* L., *Quercus robur* L. и др. Вероятно, одна часть вновь появившихся растений могла прорасти из почвенного банка семян (Thompson et al., 1996), а другая – могла быть занесена зубрами из соседних сообществ эпи- и эндозоохорным способами (Евстигнеев и др., 2013).

### Заключение

В статье показано, что зубр – это активная часть биогеоценоза, определяющая структуру, динамику

и видовой состав растительных сообществ. Благодаря деятельности зубров на лугах появляются три типа микросайтов, которые создают экологическую и фитоценотическую неоднородность ценоза. Так, на месте постоянного выпаса зубров формируется отава, на каталках – пионерные группировки растений, а на участках луга, которые не затронуты активной деятельностью копытных, сохраняется высокотравье.

Разнообразие микросайтов обеспечивает совместное существование в сообществе видов, различающихся по экологии и жизненным формам. На каталках и в составе отавы в полтора-два раза больше сухолуговых видов, чем в исходных фоновых группировках. Это связано с тем, что почва под отавой и на каталках из-за меньшей сомкнутости травяного покрова сильнее прогревается и становится суше. В фоновых микрогруппировках высокотравья преимущество получают в основном длиннокорневищные растения, на отаве – дерновинные, а на каталках – стержне- и кистекорневые растения. Каталки, представляющие собой зоогенные нарушения почвенного покрова, поддерживают в составе луга популяции слабоконкурентных малолетников. В результате видовое разнообразие сосудистых растений в сообществе увеличивается в два-три раза. Таким образом, трофическая деятельность зубров, а также создание этими животными нарушений в виде каталок, создают условия для формирования многовидового состава лугов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### [REFERENCES]

- Бобровский М.В. Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. М., 2010. 359 с. [Bobrovskii M.V. Lesnye pochvy Evropeiskoi Rossii: bioticheskie i antropogennye faktory formirovaniya. M., 2010. 359 s.]
- Виноградова Т.А. Определитель луговых злаковых трав Нечерноземной зоны. Л., 1984. 112 с. [Vinoogradova T.A. Opredelitel' lugovykh zlakovykh trav Nечерноземnoi zony. L., 1984. 112 s.]
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. О.В. Смирновой. Кн. 1. М., 2004. 479 с. [Vostochnoevropayskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost' / Pod red. O.V. Smirnovoi. Kn. 1. M., 2004. 479 s.]
- Восточноевропейские широколиственные леса / Под ред. О.В. Смирновой. М., 1994. 364 с. [Vostochnoevropayskie shirokolistvennyye lesa / Pod red. O.V. Smirnovoi. M., 1994. 364 s.]
- Евстигнеев О.И. Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов. Дис. ... докт. биол. наук. Нижний Новгород, 2010. 513 с. [Evstigneev O.I. Mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya lesnykh biogeotsenozov. Dis. ... dokt. biol. nauk. Nizhnii Novgorod, 2010. 513 s.]
- Евстигнеев О.И. Неруссо-Деснянское полесье: история природопользования. Брянск, 2009. 139 с. [Evstigneev O.I. Nerusso-Desnyanskoe poles'e: istoriya prirodopol'zovaniya. Bryansk, 2009. 139 s.]
- Евстигнеев О.И., Беляков К.В. Влияние деятельности бобра на динамику растительности малых рек (на примере заповедника Брянский лес) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 6. С. 34–41 [Evstigneev O.I., Belyakov K.V. Vliyanie deyatelnosti bobra na dinamiku rastitel'nosti malykh rek (na primere zapovednika «Bryanskii les») // Byul. MOIP. Otd. biol. 1997. T. 102. Vyp. 6. S. 34–41.]
- Евстигнеев О.И., Беляков К.В., Романовский А.М. и др. Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского Полесья: механизмы поддержания биологического



- разнообразия. Брянск, 1999. 176 с. [Evstigneev O.I., Belyakov K.V., Romanovskii A.M. i dr. Biogeot-senoticheskii pokrov Nerusso-Desnyanskogo Poles'ya: mekhanizmu podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya. Bryansk, 1999. 176 s.]
- Евстигнеев О.И., Воеводин П.В., Мурашев И.А. Зоохория и дальность разноса семян в хвойно-широколиственных лесах Восточной Европы // Успехи соврем. биол. 2013. Т. 133. № 4. С. 392–400. [Evstigneev O.I., Voevodin P.V., Murashev I.A. Zookhoriya i dal'nost' raznosa semyan v khvoino-shirokolistvennykh lesakh Vostochnoi Evropy // Uspekhi sovrem. biol. 2013. T. 133. № 4. S. 392–400].
- Егорова В.Н. Костер безостый // Биологическая флора Московской области. Вып. 5. М., 1980. С. 58–73 [Egorova V.N. Koster bezostyi // Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti. Vyp. 5. M., 1980. S. 58–73].
- Егорова В.Н. Мятлик луговой // Биологическая флора Московской области. Вып. 12. М., 1996. С. 22–38. [Egorova V.N. Myatlik lugovoi // Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti. Vyp. 12. M., 1996. S. 22–38].
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с. [Zhukova L.A. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rastenii. Ioshkar-Ola, 1995. 224 s.]
- Зозулин Г.М. Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциации плакоров Среднерусской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова // Тр. Центральнoчерноземного гос. заповедника им. проф. В.В. Алехина. Курск, 1959. С. 3–314 [Zozulin G.M. Podzemnye chasti osnovnykh vidov travyanistykh rastenii i assotsiatsii plakorov Srednerusskoi lesostepi v svyazi s voprosami formirovaniya rastitel'nogo pokrova // Tr. Tsentral'nochernozemnogo gos. zapovednika im. prof. V.V. Alekhina. Kursk, 1959. S. 3–314].
- Калякин В.Н., Турубанова С.А. Изменение видового состава и распространения ключевых видов (эдификаторов) мамонтового комплекса Восточной Европы с позднего плейстоцена до позднего голоцена // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 1. М., 2004. С. 96–118 [Kalyakin V.N., Turubanova S.A. Izmenenie vidovogo sostava i rasprostraneniya klyuchevykh vidov (edifikatorov) mamontovogo kompleksa Vostochnoi Evropy s pozdnego pleistotsena do pozdnego golotsena // Vostochnoevropayskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'. Kn. 1. M., 2004. S. 96–118].
- Коротков В.Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биол. науки. 1991. № 8. С. 7–20. [Korotkov V.N. Novaya paradigma v lesnoi ekologii // Biol. nauki. 1991. № 8. S. 7–20].
- Курченко Е.И. Род полевица (*Agrostis* L. сем. Poaceae) России и сопредельных стран. Морфология, систематика и эволюционные отношения. М., 2010. 516 с. [Kurchenko E.I. Rod polevitsa (*Agrostis* L. sem. Poaceae) Rossii i sopredel'nykh stran. Morfologiya, sistematika i evolyutsionnye otnosheniya. M., 2010. 516 s.]
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с. [Mirkin B.M., Rozenberg G.S., Naumova L.G. Slovar' ponyatii i terminov sovremennoi fitotsenologii. M., 1989. 223 s.]
- Нищенко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002–1014 [Nitsenko A.A. Ob izuchenii ekologicheskoi struktury rastitel'nogo pokrova // Bot. zhurn. 1969. T. 54. № 7. S. 1002–1014].
- Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / Под ред. Л.Б. Заугольной. М., 2000. 196 с. [Otsenka i sokhranenie bioraznoobraziya lesnogo pokrova v zapovednikakh Evropeiskoi Rossii / Pod red. L.B. Zaugol'novoi. M., 2000. 196 s.]
- Работнов Т.А. Луговедение. М., 1984. 320 с. [Rabotnov T.A. Lugovedenie. M., 1984. 320 s.]
- Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 431 с. [Rastitel'nost' evropeiskoi chasti SSSR. L., 1980. 431 s.]
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных растений. М., 1962. 378 с. [Serebryakov I.G. Ekologicheskaya morfologiya rastenii. Zhiznennye formy pokrytosemennykh i khvoinykh rastenii. M., 1962. 378 s.]
- Ситникова Е.Ф. Формирование вольной популяции зубра европейского в Брянской области // Перспективы создания вольной популяции зубров в Европейской России. Брянск, 2013. С. 95–104 [Sitnikova E.F. Formirovanie vol'noi populyatsii zubra evropeiskogo v Bryanskoii oblasti // Perspektivy sozdaniya vol'noi populyatsii zubrov v Evropeiskoi Rossii. Bryansk, 2013. S. 95–104].
- Смирнов В.Э. SpeDiv – программа для анализа разнообразия растительности // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Йошкар-Ола, 2006. С. 142–143. [Smirnov V.E. SpeDiv – programma dlya analiza raznoobraziya rastitel'nosti // Printsipy i sposoby sokhraneniya bioraznoobraziya. Ioshkar-Ola, 2006. S. 142–143].
- Смирнова О.В. Реконструкция состава и структуры популяционных мозаик эдификаторов и формирующихся на их основе биогенных мозаик ассектаторов // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 1. М., 2004. С. 27–43. [Smirnova O.V. Rekonstruktsiya sostava i struktury populyatsionnykh mozaik edifikatorov i formiruyushchikhsya na ikh osnove biogennykh mozaik assektatorov // Vostochnoevropayskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'. Kn. 1. M., 2004. S. 27–43].
- Смирнова О.В., Луговая Д.Л., Проказина Т.С. Модельная реконструкция восстановленного лесного покрова таежных лесов // Успехи соврем. биол. 2013. Т. 133. № 2. С. 164–177 [Smirnova O.V., Lugovaya D.L., Prokazina T.S. Model'naya rekonstruktsiya vosstanovlennogo lesnogo pokrova taezhnykh lesov // Uspekhi sovrem. biol. 2013. T. 133. № 2. S. 164–177].
- Смирнова О.В., Торопова Н.А. Сукцессия и климакс как экосистемный процесс // Успехи соврем. биол. 2008. Т. 128. № 2. С. 129–144 [Smirnova O.V., Toro-

- ropova N.A. Suktessiya i klimaks kak ekosistemnyi protsess // Uspekhi sovrem. biol. 2008. T. 128. № 2. S. 129–144].
- Смирнова О.В., Торопова Н.А., Луговая Д.Л., Алейников А.А. Популяционная парадигма в экологии и экосистемные процессы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116. Вып. 4. С. 41–47 [Smirnova O.V., Toropova N.A., Lugovaya D.L., Aleinikov A.A. Populyatsionnaya paradigma v ekologii i ekosistemnye protsessy // Byul. MOIP. Otd. biol. 2011. T. 116. Vyp. 4. S. 41–47].
- Уланова Н.Г. Вейник наземный // Биологическая флора Московской области. Вып. 10. М., 1995. С. 4–19. [Ulanova N.G. Veinik nazemnyi // Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti. Vyp. 10. M., 1995. S. 4–19].
- Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 198 с. [Tsyganov D.N. Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoyno-shirokolistvennykh lesov. M., 1983. 198 s.].
- Caboń-Raczyńska K., Krasieńska M., Krasieński Z.F., Wójcik J.M. Rhythm of daily activity and behavior of European bison in the Białowieża Forest in the period without snow cover // Acta theriol. 1987. Vol. 32. P. 335–372.
- European Bison. The Nature Monograph. Białowieża. 2007. 317 p.
- Thompson K., Bakker J., Bekker R. The soil seed banks of North West Europe. Cambridge, 1996. 288 p.

Поступила в редакцию / Received 05.02.2015

Принята к публикации / Accepted 09.11.2015

## EUROPEAN BISON AND MAINTENANCE OF BIODIVERSITY OF MEADOWS (ON THE EXAMPLE OF NATURE RESERVE BRYANSKY FOREST)

O.I. Evstigneev<sup>1</sup>, O.V. Solonina<sup>2</sup>

Modification of upland meadow vegetation of nature reserve Bryansky forest (Bryansk region, the Russian Federation) as a result of vital activity of European bison (*Bison bonasus* Linnaeus, 1758) after their reintroduction in 2011 have been analyzed. European bison is edicator that defines the structure, dynamics and species composition of plant communities. Bison creates environmental and phytocenotic heterogeneity of upland meadows. Patch of aftergrass with domination of *Poa angustifolia*, *Festuca rubra* and *Agrostis gigantea* are formed in place of permanent grazing of bison. Aggregation of pioneer plants (*Chenopodium* spp., *Echinochloa crusgalli*, *Filaginella uliginosa*, *Juncus articulatus*, *Polygonum persicaria*, *Conyza canadensis*, *Erodium cicutarium*, *Erysimum cheiranthoides* and other) located on willow sites. Domination of tall grasses (*Calamagrostis epigeios*, *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*) of initial meadows is maintained in areas that are not affected by bison. A variety of microsites allows co-existence of species that differ in ecology and life forms in the community. The soil under aftergrass and in willow sites becomes warmer and drier due to less closed ground vegetation. In this regard, number of dry meadow species in aftergrass and willow sites was higher in half-two times than in initial tall grass meadow. Long-rhizomatous plants dominate in initial tall grass meadow, bunchgrass – in aftergrass sites and taproot and brush-root plants – in willow sites. Representing zoogenic soil disturbance willow sites maintain of the populations of largely uncompetitive short-lived plant species in meadows. Species diversity of vascular plants in the community increases two to three times as a result of bison vital activity.

**Key words:** upland meadow, *Bison bonasus*, micromosaic structure, species diversity.

All are scientific researchers of the State Nature Biosphere Reserve Bryansk Forest: <sup>1</sup>Evstigneev Oleg Ivanovich (quercus\_eo@mail.ru); <sup>2</sup>Solonina Olga Victorovna (caniformia@mail.ru).

УДК 633:58.02

## СТАНОВЛЕНИЕ ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЫ КЛЕВЕРА ОТМЕННОГО (*TRIFOLIUM EXIMIUM* СТЕРН. EX DC.) В ОНТОГЕНЕЗЕ

В.А. Калинкина<sup>1</sup>

Изучено становление жизненной формы клевера отменного (*T. eximium*) в естественных условиях обитания. Установлено, что в процессе индивидуального развития уже в виргинильном возрастном состоянии у особей наблюдается развитие гипогеегенных корневищ. Стержнекорневая жизненная форма сменяется длиннокорневищно-стержнекорневой, сохраняющейся на протяжении большей части жизненного цикла *T. eximium*.

**Ключевые слова:** жизненная форма, онтогенез, *Trifolium*, Fabaceae.

Несмотря на кажущуюся всестороннюю изученность представителей рода клевер, до сих пор нет полной информации о тех или иных видах. Род *Trifolium* s.l., насчитывающий порядка 300 видов, имеет сложную внутривидовую структуру из-за высокой степени полиморфизма некоторых из них (Росков, 1990). Преобладающая часть представителей рода распространена на территории северного полушария, однако есть виды, которые встречаются в южном полушарии (в Африке и Южной Америке) (Бобров, 1947; Росков, 1990; Hossain, 1961; Zohary, Heller, 1984).

Для выяснения путей морфологической эволюции рода необходимо знать структуру и процесс становления жизненной формы слагающих его видов. Использование сравнительно-морфологического метода при изучении онтогенеза у близкородственных видов позволяет подойти к решению вопросов филогенетических отношений между растениями разных жизненных форм как внутри их таксономической группы, так и более крупных систематических объединений (Гуленкова, 1968; Серебряков, Серебрякова, 1969, 1972; Серебрякова, 1964).

*T. eximium* (клевер отменный) – многолетнее травянистое растение семейства Бобовые. В литературе освещается, главным образом, систематическое положение вида, которое со времени его описания претерпело незначительные изменения. После выделения вида М. Lajasono (1883a, 1883b), сделав конспективный обзор 211 видов рода *Trifolium* («Clevia Specie *Trifolium*»), вклю-

чил его в подрод *Trifolium* секцию *Lupinaster*. Этой же точки зрения на систематику клевера отменного придерживаются и русские систематики (Бобров, 1945; Павлова, 1989). Позже, делая обработку рода *Trifolium*, американские ботаники М. Zohary и D. Heller (1984) перенесли этот вид из секции *Lupinaster* в секцию *Lotoidea*. Ю.Р. Росков (1990), систематически обработав род в пределах России, счел необходимым выделить ряд секций рода *Trifolium* в ранг родов, относя тем самым изучаемый нами вид *Lupinaster eximius* (Steph. ex Ser.) C. Presl к роду *Lupinaster*. Данные молекулярной генетики (Ellison et al., 2006) показывают, что систематически более правильным будет отнесение вида к секции *Lupinaster* в пределах рода *Trifolium*. Кроме этих сведений, имеется стандартное для флор и определителей описание морфологического строения (Бобров, 1945; Павлова, 1989). Общее название жизненной формы вида приведено в монографии дальневосточных биоморфологов (Безделев, Безделева, 2006). Сведения о жизненной форме вида и путях ее становления в литературе отсутствуют. Изучение процесса формирования жизненной формы клевера отменного связано с общей задачей выявления путей морфологической эволюции в пределах рода *Trifolium*.

Основной ареал *T. eximium* лежит на территории Западной и Восточной Сибири и Средней Азии (Монголия и северо-восточная часть Китая). На территории Дальнего Востока вид встречается в Амурской обл., в бассейне р. Зея (Павлова, 1989), где приурочен к высокогорному и су-

<sup>1</sup>Калинкина Валентина Андреевна – ст. науч. сотр. лаборатории флоры Дальнего Востока Ботанического сада-института Дальневосточного отделения РАН, канд. биол. наук (conf-ll@yandex.ru).

бальпийскому поясам. Произрастает по долинам рек, на щебнистых склонах, россыпях, скалах, в каменистых тундрах, на галечниках, песчаных наносах. Заходит в лесной и горно-степной пояса.

### Материал и методы

Для описания процесса становления жизненной формы клевера отменного нами был использован материал Т.М. Покровской, собранный в августе 1976 г. в естественных условиях произрастания вида на песчаном участке с галькой в пойме р. Зеи и на надпойменной террасе на западном склоне бассейна р. Зеи (Амурская обл.), и переданный в 2009 г. в Ботанический сад-институт ДВО РАН г. Владивосток для изучения и дальнейшего хранения. Кроме того, мы проанализировали гербарные образцы, хранящиеся в региональном гербарии Биолого-почвенного института ДВО РАН (VLA) и Ботаническом институте им. В.Л. Камарова (LE) (сектора Дальний Восток, Сибирь, Китай, Монголия). Выявление морфолого-биологических особенностей и описание жизненной формы проводили по методике И.Г. Серебрякова (1962, 1964), Т.И. Серебряковой (1972) и их учеников (Гатцук, 1974; Савиных, 2000).

В работе использованы следующие ведущие признаки для выделения возрастных состояний: наличие семядольных листьев; тип ассимилирующих листьев; тип нарастания и строение вегетативных и генеративных побегов; структура каудекса; строение и протяженность корневой и побеговой систем. Описание надземной и подземной сфер в каждом периоде проводили на 5–20 экземплярах. Всего было изучено около 100 особей разных возрастных состояний.

### Результаты и их обсуждение

#### Структура побега *T. eximium*

Основной структурно-морфологической единицей побегового тела *T. eximium* является годичный побег, что вообще характерно для травянистых многолетников (Серебряков, 1952). Монокарпические побеги формируются из почек возобновления, заложенных на многолетних побеговых частях растения (главах каудекса или корневище), и состоят из 2–3 укороченных и серии удлиненных междоузлий с листьями разной степени развития. Нижние листья – катафиллы, белые, пленчатые, недоразвитые. Они формируются на подземной части побега, в пазухах этих листьев закладываются почки возобновления (рис. 1). В надземной части побега развиваются зеленые ассимилирующие листья. Монокар-

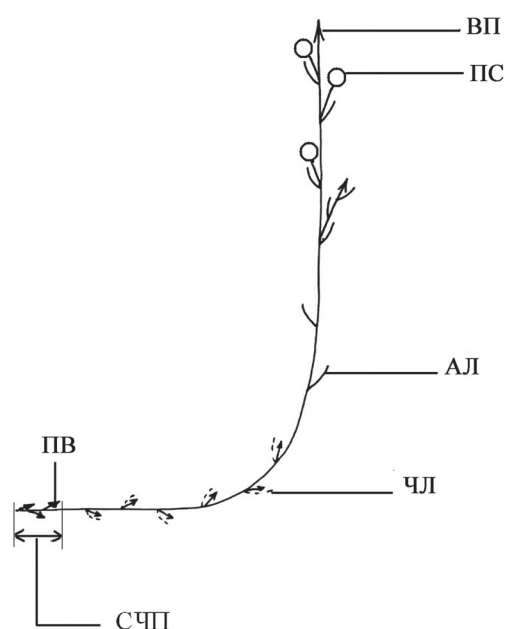


Рис. 1. Схема вегетативно-генеративного монокарпического побега *T. eximium*. Условные обозначения: СЧП – сохраняющаяся часть побега, ПВ – почки возобновления, ЧЛ – чешуевидные листья, АЛ – ассимилирующие листья, ПС – пазушное соцветие, ВП – верхушечная почка

пический побег разветвленный, однако степень его ветвления невысока. Часто боковые побеги не формируются. В случае их развития достигают в длину 2–4 см. Листья ассимилирующего побега тройчатосложные, на опушенных черешках длиной 1–2 см, по краю мелко острозубчатые, жесткие, светло-зеленые, снизу – по средней жилке волосистые, с часто выступающими (особенно по краям) боковыми жилками. Длина листочка 2,0–2,3 см, ширина 4–8 мм. Прилистники продолговато-обратнояцевидные, заостренные, перепончатые (нижние – беловатые или розоватые, верхние – зеленоватые, высоко сросшиеся с черешками). Цветоносы пазушные, значительно короче листочков, опушенные. Соцветия зонтиковидные, рыхлые, состоящие из 1–5 цветков. Прицветники малозаметные, белопленчатые, около 1 мм длиной, сросшиеся между собой. Цветки 1,3–1,5 мм длиной, беловатые или розоватые.

К концу вегетации после плодоношения генеративная часть побега отмирает. Отмирание распространяется на всю зону удлиненных междоузлий. Базальный укороченный участок побега с развитыми почками возобновления сохраняется и входит в структуру многолетней части растения – каудекса. Материнская глава каудекса (стеблекорень), формирующаяся уже в конце первого года жизни, имеет двойное происхождение. Ее



основание сформировано гипокотилем и верхней частью эпикотила, а верхушка – основанием годичного побега (Жмылев и др., 2002) При этом все последующие главы каудекса являются базальными участками годичных побегов с развитыми в их основании почками возобновления. Данный принцип формирования каудекса описывает Е.Л. Нухимовский (1968). Способ нарастания, при котором большая часть побега отмирает, а возобновление происходит в укороченной базальной части побега, можно назвать базисимподиальным (Гатцук, 1967). Главный побег, развитый из зародышевой почечки, дает начало материнскому каудексу. Ежегодно развивающиеся на концах корневищ моноциклические побеги после отмирания формируют главы каудексов, которые мы вслед за М.С. Снаговской (1965) и Т.А. Безделева (1976) называем дочерними (рис. 2). Подобных образований у клевера отменного может быть от одного до десяти в зависимости от возраста и места произрастания особи.

Анализ гербарного материала показал, что в зависимости от времени начала развития почки возобновления у особей имеются два варианта развития побегов.

**Первый вариант.** Весной после таяния снега наблюдается активный рост почек возобнове-

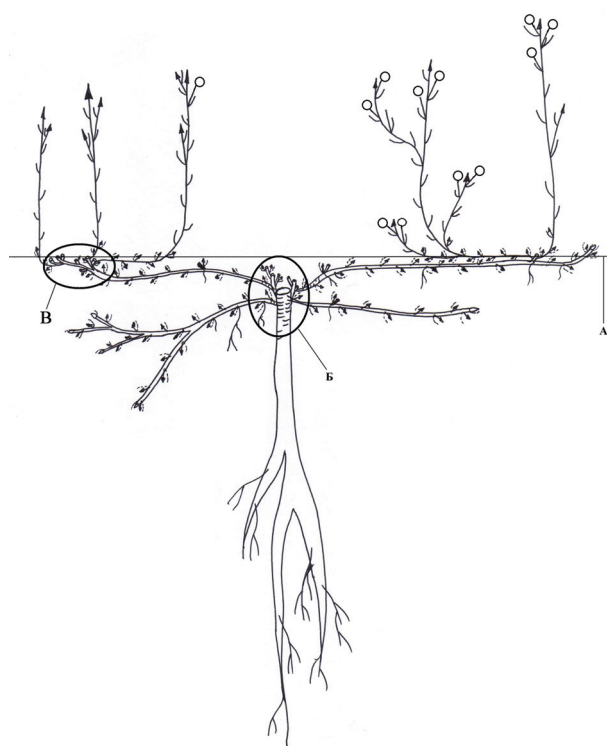


Рис. 2. Особи *T. eximium* во взрослом генеративном возрастном состоянии (G2). Условные обозначения: А – уровень субстрата, Б – материнский каудекс, В – дочерний каудекс

ния, заложенных на главах материнского и дочернего каудексов. В это время основное влияние на продолжительность роста почки под землей оказывает структура субстрата. Систематическое засыпание развивающейся особи песком и мелкой галькой, а также высокий уровень увлажнения и аэрации в течение всего вегетационного сезона способствуют достаточно длительному развитию побега в субстрате. В это время наблюдается так называемый период подземного роста. Подобное явление отмечено в литературе и для других травянистых растений, произрастающих в верхних горных и субальпийских поясах, например для *Trigonella popovii* (Изотова, 1968). Ассимилирующие листья на этом участке побега недоразвиты и представлены в виде белых пленчатых чешуй. Такой тип можно охарактеризовать как анизотропный. Длина плагиотропной подземной части годичного побега составляет половину от общей длины побега, число узлов и длина междоузлий зависят главным образом от экологических условий местообитания особи (таблица).

Подземный участок годичного побега не имеет придаточных корней, и при выходе побега на дневную поверхность в его структуре не выделяется так называемая «дуга» (наиболее окорененное место), которая характерна для стержнекорневой-длиннокорневичной жизненной формы *T. lupinaster* (Калинкина, 2008), а так же для ряда других корневищных видов (Качура, 1975).

В базальной части годичного побега особей *T. eximium* в пазухах чешуевидных листьев закладываются несколько почек, расположенных одиночно (в случае развития 2–3 почек) или серийно (по 3 с двух сторон годичного побега). В их основании иногда развиваются тонкие, нитевидные придаточные корни. В конце вегетационного сезона наблюдается отмирание годичных побегов (как надземной, так и подземной части), сохраняется лишь базальный участок побега, где дальнейшему некрозу тканей препятствует большое число почек возобновления.

**Второй вариант.** В течение нескольких лет некоторые (обычно нижние) почки, заложенные на главах материнского каудекса развиваются в субстрате, в результате формируется гипогейное корневище. В основании почек возобновления, заложенных в пазухах чешуевидных листьев корневища, формируются тонкие нитевидные придаточные корни, которые не только позволяют особи закрепиться в субстрате, но и являются дополнительным аккумулятором питательных веществ. Через несколько лет, выходя на поверхность, верхушечная почка корневища дает ассими-

милирующий побег, базальный участок которого осенью войдет в структуру дочернего каудекса. Мы предполагаем, что развитие почек материнского каудекса в гипогегенное корневище (а не в надземный побег) определяется их более глубоким залеганием в субстрате, а следовательно, несколько запоздалым получением необходимого объема тепла и влаги для начала развития.

### Становление жизненной формы *T. eximium*

**Латентный период.** Плод – боб, ширина и длина которого составляют соответственно 1,6 и 3,5 мм. Семена бобовидные, гладкие, зеленые или коричнево-зеленые (длина семени 3 мм, ширина 2 мм), распространяющиеся автобарохорно.

**Виргинильный период** характеризуется началом развития особи и объединяет возрастные состояния (проросток, ювенильное, имматурное и молодое вегетативное).

Проращение семян *T. eximium* надземное, гипокотиллярное, происходит в июле–августе. Возрастное состояние проросток (*p*) характеризуется развитием у особи овальных, мясистых, зеленых семядолей длиной 2 см, шириной 8 мм. Длина черешка семядольного листа 3,5 см, при этом на расстоянии 0,5–1,0 мм от семядольного узла черешки срастаются между собой. Первый лист сложный однолисточковый, сердцевидной формы, с выемкой на верхушке. Гипокотиль достигает в длину 2,5 см, эпикотиль – 0,7 см. Последующие 2–3 листа тройчатосложные, их листочки плотные, обратнойцевидные, зубчатые по краю, более широкие в верхней трети. После отмирания семядольных листьев особь переходит в ювенильное состояние (*j*).

На стадии формирования первых настоящих листьев наблюдается втягивание главного корня в почву. Следы сокращения главного корня в продольном направлении проявляются в форме многочисленных поперечных кольцеобразных морщинок, покрывающих гипокотиль и корень снаружи. Эта особенность большинства многолетних наземных травянистых растений обеспечивает погружение семядольного узла с почка-

ми возобновления в почву и является одной из адаптационных особенностей трав в умеренном климате. Погружение почек возобновления в субстрат защищает их от поедания животными, а также позволяет растениям пережить низкие температуры в зимний период (Грушвицкий, 1962). А.А. Прокофьев и др. (Прокофьев, Кудряшова, Глазунов, 1954) отмечают, что вследствие контрактильной деятельности корней, растения способны переносить зимние морозы, а также высокие температуры и сухость почвы и воздуха в летнее время.

Второй особенностью данного возрастного состояния является заложение в пазухах семядольных листьев и первого настоящего листа одиночных почек возобновления. Подземная сфера в первый год представлена системой главного корня, развитого из зародышевого корешка, и незначительными боковыми корешками первого порядка.

Весной почки возобновления, заложенные в предыдущем году, трогаются в рост. Смена типа нарастания является признаком перехода особи в имматурное возрастное состояние (*im*). Основное новообразование – каудекс, формирование которого описано выше. В ходе следующих 2–3 лет наблюдается дальнейшее разрастание главного корня как в длину, так и в ширину, а также формирование ассимилирующих боковых побегов. Незначительное ветвление главного побега увеличивает фотосинтетическую активность особи. Анализ развития имматурных особей показал, что более половины длины побега развивается в субстрате.

Маркером перехода особи в виргинильное возрастное состояние (*V*) является первый этап в развитии корневища (рис. 3). Это происходит благодаря тому, что несколько почек возобновления, формируя побег, начинают свое развитие по второму варианту. Происходит также закономерное увеличение размеров главного корня (в среднем до 10–20 см при ширине 2,2–6,0 мм в основании). В течение вегетационного периода у особи формируется в среднем до 10 годичных побегов длиной 6–7 см. С физиологическим

### Морфометрические показатели «подземного участка» годичного побега в зависимости от экологических условий

Параметр	Надпойменная терраса	Песчано-галечниковый участок в пойме реки	Кустарниковые склоны
Число узлов	6–7	8–10	6–7
Длина междоузлий, см	1,5–1,6	(1,5) 2,1–2,2	0,8–1,7

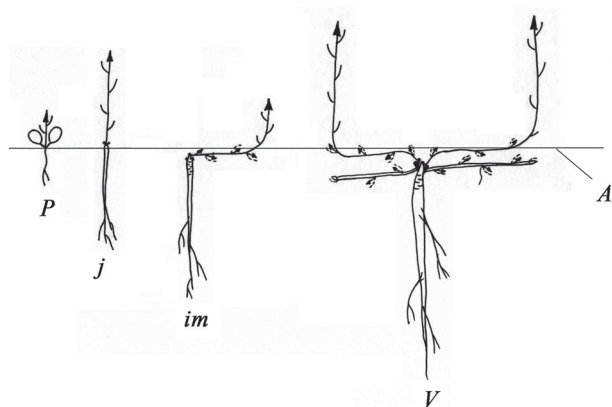


Рис. 3. Виргинильный период развития *T. eximium* (p – проросток, j – ювенильное, im – имматерное, V – виргинильное, А – уровень субстрата)

ростом особи происходит закономерное увеличение ее мощности в использовании среды как источника питания, а следовательно, увеличение интенсивности ее воздействия на среду (Уранов, 1975).

**Генеративный период (G)** характеризуется цветением и плодоношением, активным развитием корневищ и увеличением размеров главного корня. Возраст генеративных особей, начиная с молодого генеративного возрастного состояния (G1), определить можно достаточно условно, так как помимо развивающегося материнского каудекса, наблюдается формирование дочерних.

Взрослые генеративные особи (G2), достигшие пика своего развития (рис. 2), имеют хорошо сформированный главный корень длиной 20–25 см, толщиной в основании до 6 мм. Число боковых корней незначительное (2–3), их длина до 10 см. В этот период максимально развиваются корневища, длина которых может достигать 53 см при толщине 1,8 мм. Длина междоузлий на корневище (1,5) 2,1–2,2 см. Почки возобновления довольно крупные, в их основании развиты тонкие слабо ветвящиеся придаточные корни. Корневища интенсивно ветвятся. Одни, выходя на поверхность, формируют ассимилирующий побег, развитие которого приводит впоследствии к образованию дочернего каудекса, другие продолжают свое развитие под землей. Благодаря ежегодному росту и втягиванию особи в субстрат в основании корневищ, расположенных ближе к материнскому каудексу, видны поперечные борозды.

В этот же период наблюдается увеличение фотосинтетической поверхности листовой пластинки, ее размеры достигают максимальных, свойственных особи в данных условиях оби-

тания. Побег в надземной сфере состоит из 8–9 междоузлий, в подземной сфере их число может достигать 10–12.

В связи с развитием в поземной сфере клевера отменного разветвленного корневища выделение старого генеративного возрастного состояния не представляется возможным. После разрушения структуры главного корня (возрастное состояние G3) у особей наблюдается частичное омоложение образовавшихся «клонов» (возрастное состояние G4). Однако в связи со слабой окорененностью подземной сферы продолжительность их жизни, по нашим данным, небольшая, вегетативного размножения не происходит.

**Сенильные особи (s)** найдены не были.

### Заключение

Исследования показали, что клевер отменный является корневищным геофитом (Raunkier, 1934), почки возобновления которого в неблагоприятный период времени расположены на подземных участках корневища или на главах каудекса. Анализ хода сезонного развития показал, что по срокам вегетации и феноритмотипу вид относится к группе весенне-летне-зеленых растений, вегетирующих в течение безморозного периода года (Борисова, 1972).

Рассмотренные нами морфологические особенности особей *T. eximium*, произрастающих в разных экологических условиях, показали общность их морфологического строения. Основные отличия лежат в области морфометрических параметров «подземного участка» годичного побега. Наблюдается зависимость длины междоузлий от степени увлажнения местообитания особи. В частности, у собранных на кустарниковых склонах особей клевера отменного этот параметр в 1,5–2,0 раза ниже, чем у особей, произрастающих на надпойменной террасе и песчано-галечниковых участках в пойме. Произрастающие на песчано-галечниковых участках в пойме р. Зея и надпойменных террасах особи клевера отменно характеризуются сохранением системы главного корня на большей части своего онтогенеза. Подвижный субстрат способствует развитию гипогеегенных корневищ, благодаря которым происходят захват и закрепление особи, а так же увеличение ее фитогенного поля. Аналогичный путь развития проходят особи этого вида, произрастающие в долинах рек, на каменистых осыпях, и на гольцах в Иркутской обл., Алтайском и Красноярском краях, а также на горных склонах на территории Восточной Азии (Китай). Жизнен-



ную форму клевера отменного в данных условиях мы характеризуем как стержнекорневой длиннокорневищный травянистый поликарпик с удлиненным анизотропным моноциклическим монокарпическим побегом.

На протяжении жизненного цикла *T. eximium* наблюдаются (за счет развития гипогеегенных корневищ) разрастание особи и увеличение ее влияния на окружающую среду. Так же как и другие стержнекорневые длиннокорневищные представители секции *Lupinaster* (*T. lupinaster*, *T. pacificum*), в средневозрастном генеративном состоянии клевер отменный имеет несколько центров закрепления особи: материнский и дочерние каудексы, благодаря которым наиболее полно использует ресурсы среды обитания. В

отличие от вегетативно-подвижных видов этого рода (*T. repens*), виды секции *Lupinaster*, в том числе и клевер отменный, не размножаются вегетативным путем (факультативное размножение возможно, но в настоящее время нет достоверных сведений об этом явлении). Наличие в роде *Trifolium* филогенетически более продвинутых видов (Ellison et. all, 2006), в жизненном цикле которых встречаются периоды вегетативного размножения, свидетельствует о том, что стержнекорневая жизненная форма представителей секции *Lupinaster* могла быть исходной для этих представителей рода.

Автор приносит благодарность Елене Михайловне Борисовой (дочери Т.М. Покровской) за предоставленные гербарные материалы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

## [REFERENCES]

- Безделева Т.А. Морфогенез и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов рода *Corydalis* Vent. Дис. ... канд. биол. наук. М., 1976. 148 с. [Bezdeleva T.A. Morfogenez i evolyutsionnye otnosheniya zhiznennykh form nekotorykh vidov roda *Corydalis* Vent.: Dis. ... kand. biol. nauk. M., 1976. 148 s.]
- Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток, 2006. С. 249 [Bezdelev A.B., Bezdeleva T.A. Zhiznennyye formy semennykh rastenii rossiiskogo Dal'nego Vostoka. Vladivostok, 2006. S. 249].
- Бобров Е.Г. Виды клеверов СССР // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. 1947. Вып. 6. С. 165–331 [Bobrov E.G. Vidy klevorov SSSR // Tr. BIN AN SSSR. Ser. 1. 1947. Vyp. 6. S. 165–331].
- Борисова И.В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Л., 1972. Т. 4. С. 5–95 [Borisova I.V. Sezonnaya dinamika rastitel'nogo soobshchestva // Polevaya geobotanika. L., 1972. T. 4. S. 5–95].
- Гатсук Л.Е. Жизненные формы в роде *Hedysarum* L. и их эволюционные взаимоотношения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. LXXII. Вып. 3. С. 53–56 [Gattsuk L.E. Zhiznennyye formy v rode *Hedysarum* L. i ikh evolyutsionnye vzaimootnosheniya // Byul. MOIP. Otd. biol. 1967. T. LXXII. Vyp. 3. S. 53–56].
- Гатсук Л.Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 3. С. 84–100 [Gattsuk L.E. K metodam opisaniya i opredeleniya zhiznennykh form v sezonnom klimate // Byul. MOIP. Otd. biol. 1974. T. 79. Vyp. 3. S. 84–100.]
- Грушевицкий И.В. «Втягивающие корни» – важная биологическая особенность жень-шеня (*Panax ginseng* С. А. М.) // Бот. журн. 1952. Т. 40. № 5. С. 682–685. [Grushvitskii I.V. «Vtyagivayushchie korni» – vazhnaya biologicheskaya osobennost' zhen'-shenya (*Panax ginseng* С. А. М.) // Bot. zhurn. 1952. T. 40. № 5. S. 682–685].
- Гуленкова М.А. Становление жизненной формы в процессе онтогенеза у чины гороховой (*Lathyrus pasiformis* L.) // Морфология высших растений. М., 1968. С. 128–141. [Gulenkova M.A. Stanovlenie zhiznennoi formy v protsesse ontogeneza u chiny gorokhvoi (*Lathyrus pasiformis* L.) // Morfologiya vysshikh rastenii. M., 1968. S. 128–141].
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие. М., 2002. С. 42, 196 [Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.E., Karpukhina E.A., Balandin S.A. Biomorfologiya rastenii: illyustrirovannyi slovar'. Uchebnoe posobie. M., 2002. S. 42, 196].
- Изотова А.Н. Структурно-морфологические особенности двух представителей секции *Ellipticae* Boiss. рода *Trigonella* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. LXXIII. Вып. 6. 1968. С. 82–96. [Izotova A.N. Strukturno-morfologicheskie osobennosti dvukh predstavitelei sektsii Ellipticae Boiss. roda *Trigonella* L. // Byull. MOIP. Otd. biol. T. LXXIII. Vyp. 6. 1968. S. 82–96].
- Калинкина В.А. Особенности большого жизненного цикла клевера люпиновидного // Вестн. ОГУ. № 6 (88) /июнь 2008. С. 150–155 [Kalinkina V.A. Osobennosti bol'shogo zhiznennogo tsikla klevora lyupinovidnogo // Vestn. OGU. № 6 (88) /iyun' 2008. S. 150–155].
- Качура Н.Н. Эколого-морфологическая характеристика *Senecio cannabifolius* Less. // Бюл. ГБС. 1975. Вып. 97. С. 76–81 [Kachura N.N. Ekologo-morfologicheskaya kharakteristika *Senecio cannabifolius* Less. // Byul. GBS. 1975. Vyp. 97. S. 76–81].
- Нухимовский Е.Л. О термине и понятии «каудекс» Сообщение 1. Обзор значений термина // Вестн. Моск. ун-та. № 5. 1968. С. 36–43 [Nukhimovskii E.L. O termine i ponyatii «kaudeks» Soobshchenie 1. Obzor znachenii termina // Vestn. Mosk. un-ta. № 5. 1968. S. 36–43].
- Павлова Н.С. Сем. Бобовые – Fabaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. 1989. Т. 4. С. 329–330 [Pavlova N.S. Sem. Bobovye – Fabaceae // Sosudistyie rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka. 1989. T. 4. S. 329–330].
- Прокофьев А.А., Кудряшева О.И., Глазунова Е.М. Биологическое значение сократительной деятельности корней // Физиология растений. 1954. Т. 1. № 2. С. 143.



- [*Prokof'ev A.A., Kudryasheva O.I., Glazunova E.M.* Biologicheskoe znachenie sokratitel'noi deyatel'nosti kornei // *Fiziologiya rastenii*. 1954. T. 1. № 2. S. 143].
- Росков Ю.П.* Ревизия рода *Trifolium* L. s. l. во флоре СССР: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1990. 261 с. [*Roskov Yu.P.* Reviziya roda *Trifolium* L. s. l. vo flore SSSR: Dis. ... kand. biol. nauk. L., 1990. 261 s.].
- Савиных Н.П.* Биоморфология вероники сопредельных государств. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2000. 32 с. [*Savinikh N.P.* Biomorfologiya veronik i sopredel'nykh gosudarstv. Avtoref. Dis. ... dokt. biol. nauk. M., 2000. 32 s.].
- Серебряков И.Г.* Морфогенез вегетативных органов высших растений. М., 1952. 319 с. [*Serebryakov I.G.* Morfogenez vegetativnykh organov vysshikh rastenii. M., 1952. 319 s.].
- Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с. [*Serebryakov I.G.* Ekologicheskaya morfologiya rastenii. M., 1962. 378 s.].
- Серебряков И.Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение // *Полевая геоботаника*. Л., 1964. Т. 3. С. 146–205 [*Serebryakov I.G.* Zhiznennye formy vysshikh rastenii i ikh izuchenie // *Polevaya geobotanika*. L., 1964. T. 3. S. 146–205].
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И.* Жизненные формы покрытосеменных и их эволюция в отдельных систематических группах // *Бот. журн.* 1969. Т. 54. № 9. С. 1321–1326 [*Serebryakov I.G., Serebryakova T.I.* Zhiznennye formy pokrytosemenykh i ikh evolyutsiya v otdel'nykh sistematicheskikh gruppakh // *Bot. zhurn.* 1969. T. 54. № 9. S. 1321–1326].
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И.* Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений // *Бот. журн.* 1972. Т. 57. № 5. С. 417–433 [*Serebryakov I.G., Serebryakova T.I.* Nekotorye voprosy evolyutsii zhiznennykh form tsvetkovykh rastenii // *Botan. zhurn.* 1972. T. 57. № 5. S. 417–433].
- Серебрякова Т.И.* Жизненные формы некоторых злаков лесной зоны и возможные пути их эволюции // II Моск. совещ. по филогении растений. 20–25 марта 1964. М., 1964. С. 62–67 [*Serebryakova T.I.* Zhiznennye formy nekotorykh zlakov lesnoi zony i vozmozhnye puti ikh evolyutsii // II Mosk. soveshch. po filogenii rastenii. 20–25 marta 1964. M., 1964. S. 62–67].
- Серебрякова Т.И.* Учение о жизненных формах растений на современном этапе. // М., 1972. Т. 1. С. 84–169 [*Serebryakova T.I.* Uchenie o zhiznennykh formakh rastenii na sovremennom etape. // M., 1972. T. 1. S. 84–169].
- Снаговская М.С.* Возрастное состояние желтой люцерны // Уч. зап. МГПИ им. В.И. Ленина (химия, ботаника, зоология и гистология). 1965. № 212. С. 46–57 [*Snagovskaya M.S.* Vozrastnoe sostoyanie zheltoi lyutserny // *Uch. zap. MGPI im. V. I. Lenina (khimiya, botanika, zoologiya i gistologiya)*. 1965. № 212. S. 46–57].
- Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // *Биол. науки*. 1975. № 2. С. 7–34 [*Uranov A.A.* Vozrastnoi spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov // *Biol. nauki*. 1975. № 2. S. 7–34].
- Hossain M.* A revision of *Trifolium* of Near East // *Notes. Bot. Gard. Edinb.* 1961. N 23. P. 387–481.
- Lajacono M.* Revision dei Trifolgi dell' America Settentionale // *Nuova G. Bot. Ital.* 1883a. Vol. 15. N 3. P. 113–198.
- Lajacono M.* Monografia dei Trifogli de Sicilia. Palermo, 1883b. 172 p.
- Zohary M., Heller D.* The Genus *Trifolium* // *Jerusalem.* 1984. 606 p.
- Ellison N.W., Liston A., Steiner J.J., Williams W.M., Taylor N.L.* Molecular phylogenetics of the clover genus (*Trifolium*–Leguminosae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2006. Vol. 39. P. 688–705.

Поступила в редакцию / Received 22.04.2015

Принята к публикации / Accepted 15.09.2015

## THE MAKING OF A LIFE FORM IN THE ONTOGENESIS OF *TRIFOLIUM EXIMIUM* STEPH. EX DC

*V.A. Kalinkina*

The paper deals with the making of a life form in ontogenesis of *Trifolium eximium* in nature conditions. The author studied development of life form of *T. eximium* which grows in the Amur region (Far East of Russia). The life form is changes in the process of development. In the underground part of the virginal state of *T. eximium* the taproot is replaced to the tap-long–rhizome. This construction is characteristic for all life cycle of this plant.

**Key words:** life form, ontogenesis, *Trifolium*, Fabaceae.

<sup>1</sup>Kalinkina Valentina Andreevna, Botanical Garden-Institute Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Laboratory of Flora of the Far East (conf-1f@yandex.ru).

УДК 581.5

## ВОЗРАСТ ПЕРВОГО ЦВЕТЕНИЯ ТРАВЯНИСТЫХ АЛЬПИЙСКИХ МАЛОЛЕТНИКОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

Е.С. Казанцева<sup>1</sup>, В.Г. Онипченко<sup>2</sup>, А.М. Кипкеев<sup>3</sup>

Возраст первого цветения (ВПЦ) у травянистых растений имеет большое биологическое значение как показатель скорости онтогенеза и может различаться у растений разных эколого-ценотических стратегий. Изучение ВПЦ альпийских малолетников проводили в Карачаево-Черкесской республике на горе Малая Хатипара на высоте 2800 м над ур. моря. По результатам шестилетнего мониторинга было установлено, что особи исследуемых видов зацветали несинхронно в течение нескольких лет, что является признаком поливариантности. Например, ВПЦ для особей *Anthyllis vulneraria* может наступать на 2-й, 3-й и 4-й годы жизни, для особей *Carum meifolium* – на 3-й, 4-й, 5-й и 6-й. Ранее всех (на второй год) зацветают *Anthyllis vulneraria*, *Murbeckiella huetii* и *Trifolium badium*. На третий – *Carum meifolium*, *Draba hispida* и *Sedum tenellum*. Не ранее четвертого зацветает *Eritrichium caucasicum*. Позднее всех (на шестой год жизни) зацветает *Androsace albana*. В результате высокой смертности всходов и ювенильных растений не многие особи доживали до перехода в генеративную стадию. Например, из 146 проростков *Androsace albana* до шестого года жизни дожило 9 растений, из которых только одно растение зацвело. Короткий прегенеративный период *Anthyllis vulneraria*, *Draba hispida*, *Carum meifolium*, *Murbeckiella huetii*, *Sedum tenellum* подтверждает их принадлежность к видам рудеральной стратегии.

**Ключевые слова:** возраст первого цветения, альпийские малолетние виды, малолетники, длительность прегенеративного, пререпродуктивного периода, Северо-Западный Кавказ.

Сохранение видового разнообразия – одна из основных проблем современной экологии. В связи с этим актуально его всестороннее исследование в целях познания механизмов функционирования сообществ и самоподдержания популяций. Рассматриваемые в настоящей работе виды альпийских малолетних растений являются постоянными компонентами высокогорных фитоценозов Кавказа. Малолетние растения или малолетники – понятие, которое обычно используют для обозначения монокарпиков, длительность жизни которых не превышает 1–2 лет, но в более широком смысле к малолетникам относятся монокарпики и поликарпики с продолжительностью онтогенеза 5–15 лет (Жмылев и др., 2005). Длительный жизненный цикл – типичная черта альпийских растений, и известно совсем немного видов, чей полный цикл в условиях высокогорий составлял бы менее 3 лет (Kögner, 2003). В связи с этим изучение возраста первого цветения альпийских

малолетников в естественной среде обитания требует продолжительного мониторинга.

Возраст первого цветения (ВПЦ) у травянистых растений имеет большое биологическое значение как показатель скорости онтогенеза, которая зависит от биологических особенностей вида, его поливариантности, условий среды, межвидовой и внутривидовой конкуренции (Жукова, 1986; Работнов, 1950а; von Arx et al., 2006) и мало зависит от филогенетического положения того или иного таксона (Burns et al., 2010). ВПЦ дифференцирует растения различных популяционных стратегий – он может быть очень небольшой у видов рудеральной стратегии (эксплерентной), в то время как у стресс-толерантов (пациентов) и конкурентов (виолентов) период до первого цветения обычно составляет значительную часть жизненного цикла (Романовский, 1989, 1998; Grime et al., 1988; Grime, Pierce, 2012).

<sup>1</sup>Казанцева Елена Сергеевна – аспирант кафедры геоботаники биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, мл. науч. сотр. отдела флоры Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (biolenok@mail.ru); <sup>2</sup>Онипченко Владимир Гертрудович – зав. кафедрой геоботаники биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук (vonipchenko@mail.ru); <sup>3</sup>Кипкеев Алий Магомедович – аспирант Карачаево-Черкесского государственного университета им. У.Д. Алиева (kipkeev\_alii@mail.ru).

Длительность пререпродуктивного периода малолетних растений в условиях высокогорий мало изучена. Это может быть связано не только с тем, что исследования требуют длительного мониторинга, но и с тем, что доля видов с коротким жизненным циклом в сообществах холодных биомов невелика (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984; Павлов, Онипченко, 1987; Bliss, 1971; Chabot, Billings, 1972; Jackson, Bliss, 1982; Reynolds, 1984). В умеренных и субарктических горах такие виды составляют 1 или 2% от всей локальной альпийской флоры. Сравнительно много однолетников встречается в альпийском поясе горной системы Сьерра-Невада в Калифорнии (Bliss, 1971; Jackson, Bliss 1982) или в субтропических горах с более продолжительным вегетационным сезоном, где однолетники могут составлять до 12% от всех видов (Ram et al., 1988).

Большая часть литературы по изучению ВПЦ посвящена культивированным растениям и некоторым дикорастущим многолетникам (Bender et al., 2000; Inghe, Tamm, 1985; Harper, White, 1974; Rundel, Witters, 1994). Одни из первых экспериментов по установлению ВПЦ многолетних растений в естественной среде обитания были проведены в Финляндии в 1935 г., где показатель длительности пререпродуктивного периода варьировал от 2 лет для *Prunella vulgaris* до 8 лет для *Geum rivale* (Harper, White, 1974). К классическим трудам по изучению ВПЦ относятся работы Т.А. Работнова (1946, 1950а, 1950б), в которых он установил, что для *Anemone fasciculata* на субальпийском лугу ВПЦ составляет 20–30 лет, а для *Libanotis montana* на разнотравно-злаковом лугу – более 5 лет. Мартин Бендер с соавторами (Bender et al., 2000), суммируя данные по изучению 247 многолетников в естественной среде обитания и 1432 культивируемых видов, заключили, что наиболее распространенный ВПЦ для диких и культивируемых растений – второй год жизни. Растения с коротким пререпродуктивным периодом имеют короткую продолжительность жизни, растения с длительным пререпродуктивным периодом имеют более длительный жизненный цикл и продолжительный репродуктивный период (Bender et al., 2000). В научных изданиях «Онтогенетический атлас растений» и «Биологическая флора московской области» дана полная информация о ходе онтогенеза с упоминанием ВПЦ многих растений. Например, длительность пререпродуктивного периода *Carum carvi* составляет от 1 месяца до 2 лет, а при неблагоприятных условиях до 7 лет (Ермакова, 2003). Генератив-

ный период для *Sedum acre* наступает на 2-й или 3-й год жизни (Бабак, 2007).

ВПЦ в онтогенезе высокогорных растений Кавказа в естественных условиях мало изучен. Для трех видов вегетативно неподвижных поликарпиков альпийских пустошей показана следующая длительность пререпродуктивного периода: *Anemone speciosa* 10 лет, *Campanula tridentata* 11 лет, *Carum caucasicum* 9 лет (Онипченко, Комаров, 1997; Sizov et al. 2004; Онипченко, 2004). В долговременном эксперименте с реципрокными пересадками участков дернины ВПЦ для 26 видов, возобновляющихся как вегетативным так и генеративным путем, составлял от 2 лет у *Antennaria dioica* до 14 у *Taraxacum stevenii* (Кипкеев и др., 2014; Kipkeev et al., 2015).

### Методика

Исследования проводили в Карачаево-Черкесской Республике на территории Тебердинского государственного природного биосферного заповедника на горе Малая Хатипара (2800 над ур. моря). В 2009 г. для каждого вида были заложены постоянные площадки, число и размер которых варьировали в зависимости от плотности популяций видов, при этом мы старались охватить не менее 100 особей (Работнов, 1964). Для *Anthyllis vulneraria*, *Androsace albana* и *Eritrichium caucasicum* заложены по 2 трансекты размером 1,25×0,25 м (в каждой по 5 площадок размером 0,25×0,25 м), для *Sedum tenellum* – 2 трансекты размером 1×0,25 м (в каждой по 4 площадки размером 0,25×0,25 м), для *Carum meifolium*, *Draba hispida* – по 4 площадки размером 0,25×0,25 м, для *Minuartia recurva* и *Trifolium badium* – по 6 площадок размером 0,25×0,25 м. В 2011 г. для *Murbeckiella huetti* было заложено 10 площадок размером 0,25×0,25 м.

Для каждого вида площадки закладывали в пределах одного фитоценоза. Так, исследования *Anthyllis vulneraria* проводили на малоподвижной осыпи, *Murbeckiella huetti* – на подвижной осыпи, *Androsace albana* и *Eritrichium caucasicum* – на альпийской лишайниковой пустоши, *Draba hispida* и *Carum meifolium* – на зоогенно нарушенных участках разнотравного гераниево-копеечника альпийского луга, *Minuartia recurva* и *Sedum tenellum* – на зоогенно нарушенных участках пестроовсянищевого луга, *Trifolium badium* – на ненарушенных участках пестроовсянищевого луга.

Все особи изучаемых видов на площадках были закартографированы. Мониторинг проводили каждый год в конце августа в течение 6 лет

(2009–2014). Мониторинг для *Murbeckiella huetti* проводили 4 года (2011–2014). В работе использовалась периодизация онтогенеза, предложенная Т.А. Работновым (1950а) и дополненная А.А. Урановым (1975).

### Результаты

Исследованные особи видов зацветали несинхронно в течение нескольких лет, что является проявлением поливариантности. ВПЦ для особей *Anthyllis vulneraria* может наступать на 2-й, 3-й и 4-й годы жизни, у *Carum meifolium* – на 3-й, 4-й, 5-й и 6-й (таблица). Ранее всех, на второй год, зацветают *Anthyllis vulneraria*, *Murbeckiella huetti* и *Trifolium badium*. На третий – *Carum meifolium*, *Draba hispida* и *Sedum tenellum*. Не ранее четвертого – *Eritrichium caucasicum*. Позднее всех, на шестой год жизни, зацветает *Androsace albana* (одна особь). ВПЦ для *Minuartia recurva* установить не удалось. В результате высокой смертности всходов и ювенильных растений не многие особи доживали до перехода в генеративную стадию. Например, из 146 проростков *Androsace albana* до шестого года жизни дожили 9 растений, из которых только одно растение зацвело (таблица). У *Draba hispida* из 509 проростков до третьего года дожили 64 растения, из которых 17 зацвели. Для некоторых видов, например для *Anthyllis vulneraria*, доля погибших особей была не так высока – из 432 проростков до второго года жизни дожили 210 растений, из которых 20 за-

цвели. К шестому году наблюдений часть особей *Eritrichium caucasicum* еще не зацвела, поэтому средний ВПЦ для этого вида может быть недооценен.

### Обсуждение

Первое цветение *Anthyllis vulneraria*, по результатам наших наблюдений, может произойти на 2-й год жизни (таблица). Растения с жизненным циклом длительностью более 5 лет отмечены не были. Согласно литературным источникам, *Anthyllis vulneraria* – это травянистый дву- или многолетний стержнекорневой моно- или поликарпик (Юзепчук, 1945; Акулова, 1994; Мавевский, 2006; Antonetti et al., 2006). Результаты опытов, проведенных в Пулавском институте (Польша, Kossowski, 1963), показали отчетливую зависимость между сроком посева и дальнейшим развитием особей. При посеве в период с ранней весны до второй декады июля *Anthyllis vulneraria* зацветает на второй год жизни, после чего погибает; при посеве в период с конца июля до первой декады сентября часть особей этого вида зацветает на второй год, а часть особей (значительная) может зацвести на третий год жизни, после чего растения отмирают; при посеве во второй половине сентября и позднее растения в течение второго года жизни кустятся, наращивая вегетативную сферу, на третий год зацветают, а после цветения погибают (Kossowski, 1963). Аналогичные результаты были показаны в экспериментах, прове-

Число особей малолетников Северо-Западного Кавказа, зацветших в разном возрасте

Вид	Возраст первого цветения, год*				
	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й
<i>Androsace albana</i>	0 / 167 / 555	0 / 86 / 401	0 / 61 / 267	0 / 34 / 217	1 / 9 / 146
<i>Anthyllis vulneraria</i>	20 / 210 / 432	63 / 118 / 354	10 / 34 / 256	0 / 2 / 87	0 / 0 / 53
<i>Carum meifolium</i>	0 / 283 / 858	1 / 128 / 723	3 / 63 / 489	2 / 21 / 330	1 / 3 / 130
<i>Draba hispida</i>	0 / 137 / 549	17 / 64 / 509	7 / 57 / 455	4 / 13 / 292	0 / 6 / 104
<i>Eritrichium caucasicum</i>	0 / 313 / 625	0 / 176 / 525	1 / 101 / 329	1 / 50 / 179	1 / 35 / 148
<i>Minuartia recurva</i>	0 / 65 / 223	0 / 26 / 184	0 / 14 / 170	0 / 8 / 133	0 / 0 / 125
<i>Murbeckiella huetti</i>	10 / 130 / 506	11 / 25 / 302	0 / 5 / 33	нет наблюдений	нет наблюдений
<i>Sedum tenellum</i>	0 / 400 / 961	4 / 105 / 894	4 / 25 / 414	1 / 11 / 225	0 / 1 / 174
<i>Trifolium badium</i>	3 / 116 / 436	7 / 52 / 348	5 / 12 / 207	1 / 2 / 98	0 / 0 / 54

\*Первая цифра – общее число особей, достигших генеративной фазы в рассматриваемом возрасте по всем годам наблюдений; вторая цифра – общее число выживших особей одного возраста с зацветшими; третья цифра – исходное число проростков в когорте с зацветшими особями. Для *Murbeckiella huetti* нет наблюдений на 5-й и 6-й год жизни, так как эксперимент проводили с 2011 по 2014 г.



денных в Ленинградской обл., где этот вид развивался по типу двух жизненных форм: двулетника и поликарпического трехлетника (Акулова, 1994). По данным А.А. Стерка (Sterk, 1975), *Anthyllis vulneraria* в естественной среде обитания зацветает на второй год, а продолжительность жизни этого вида составляет пять лет. Наши наблюдения подтверждают эти закономерности. Используя данные по параметрам листового аппарата и метод, предложенный Симоном Пирсом (Шидаков, Онипченко, 2007; Pierce et al., в печати) *Anthyllis vulneraria* относится к R/CR-стратегам. Короткий прегенеративный период этого вида подтверждает его принадлежность к видам рудеральной (R) стратегии.

По нашим наблюдениям, *Anthyllis vulneraria* в условиях альпийского пояса Северо-Западного Кавказа проявляет поливариантность онтогенеза и может зацвести не только на второй год жизни, но и на третий, и на четвертый, что может являться адаптивной чертой данного вида к суровым условиям высокогорий. Известно, что растения под воздействием неблагоприятных условий могут зацвести позднее, оставаясь долгое время вегетативными, и многие однолетние растения, нередко становятся двулетними или даже многолетними (Работнов, 1946, 1949, 1950a; Harper, White, 1974; Körner, 2003; Bender et al., 2000). Например, розеточный вегетативный побег *Leontopodium alpinum* при культивации на низких высотах зацветает на первый год жизни, в благоприятных естественных условиях – на второй, а в условиях альпийских высокогорий – на третий или четвертый годы (Keller, Vittoz, 2015).

*Sedum tenellum* зацветает на третий год жизни, что совпадает с предположением К.А. Шинковской (2007), которая изучала эколого-морфологические особенности данного вида в высокогорьях Тебердинского заповедника. *Sedum tenellum* – эксплерент, характерен для участков мелкомасштабных нарушений гераниево-копеечниковых лугов, возникающих вследствие роющей деятельности кустарниковых полевок и диких кабанов (Onipchenko, Rabotnova, 1994). По данным параметров листового аппарата (Шидаков, Онипченко, 2007; Pierce et al., в печати) *Sedum tenellum* относится к S/SR-стратегам. Небольшой ВПЦ (а три года для условий альпийских высокогорий можно считать небольшим (Онипченко, Комаров, 1997; Кипкеев и др., 2014; Sizov et al. 2004; Onipchenko, 2004)) подтверждает принадлежность *Sedum tenellum* к видам рудеральной (эксплерентной) стратегии.

В работе А.М. Кипкеева с соавторами (2014) минимальный и максимальный ВПЦ для *Eritrichium caucasicum* составлял 3 года и 20 лет, что сопоставимо с нашими результатами (таблица). *Eritrichium caucasicum* – травянистый дву- или малолетний полурозеточный поликарпик (Попов, 1953; Ахметжанова и др., 2009). По данным параметров листового аппарата (Шидаков, Онипченко, 2007) *Eritrichium caucasicum* относится к S/SR-стратегам (Pierce et al., в печати). Несмотря на небольшой ВПЦ *Eritrichium caucasicum* сложно отнести к видам рудеральной стратегии, так как только единичные особи зацветают на 4–6-й годы жизни (таблица), кроме того, этот вид очень медленно восстанавливается после нарушений, его семенная продукция невысока и вегетативное размножение отсутствует (Батчаева, 2005).

*Carum meifolium* – травянистый дву- или малолетний полурозеточный монокарпик с утолщенным корнем (Пояркова, 1950; Ахметжанова и др., 2009). По данным параметров листового аппарата (Шидаков, Онипченко, 2007) *Carum meifolium* относится к SR/CSR-стратегам (Pierce et al., в печати). Минимальный и максимальный ВПЦ для *Carum meifolium*, по наблюдениям А.М. Кипкеева с соавторами (2014), составляет 3 и 5 лет. Согласно результатам наших исследований, ВПЦ *Carum meifolium* составляет от 3 до 6 лет. *Carum meifolium* – монокарпичный вид, следовательно минимальная продолжительность его жизненного цикла в условиях высокогорий Кавказа составляет три года.

*Minuartia recurva* – травянистый многолетний рыхло подушковидный корневищно-стержнекорневой поликарпик (Нахуцришвили, Гамцелидзе, 1984; Шхагапсоев, 1999). Несмотря на маленький семенной банк (Semenova, 2004), этот вид был отнесен к экспелерентам (Onipchenko, Rabotnova, 1994), но по данным параметров листового аппарата (Шидаков, Онипченко, 2007; Pierce et al., в печати) *Minuartia recurva* принадлежит к S-стратегам. ВПЦ для *Minuartia recurva* установить не удалось, все отмеченные молодые особи (проростки и ювенильные растения) в силу погодных условий погибли, не достигнув шестилетнего возраста (таблица). Тем не менее, некоторые крупные генеративные особи неоднократно цвели или вегетировали в течение шести лет. Вероятно, *Minuartia recurva* нецелесообразно относить к малолетникам, так как растения этого вида живут долго и зацветают поздно.

ВПЦ для *Androsace albana*, *Draba hispida*, *Murbeckiella huetii*, *Trifolium badium* был определен впервые.

*Androsace albana* – травянистый двулетний розеточный стержнекорневой монокарпик (Шишкин, Бобров, 1952; Нахуцришвили, Гамцелидзе, 1984; Шагапсов, 1999). Вид включен в «Красную книгу Краснодарского края» (2007) и «Красную книгу Республики Адыгея» (2012). По данным параметров листового аппарата (Шидаков, Онипченко, 2007) *Androsace albana* относится к SR-стратегам (Pierce et al., в печати). В условиях альпийских пустошей Северо-Западного Кавказа этот вид развивается очень медленно, и ВПЦ наступает не ранее шестого года жизни (таблица), после цветения растение погибает. *Androsace albana* тяготеет к сообществам с низкой сомкнутостью трав и кустарничков. Обладает маленькой амплитудой по высоте (Егоров и др., 2012).

*Trifolium badium* – травянистый дву- или многолетний стержнекорневой моно- или поликарпик (Бобров, 1945; Stoklin, Baumler, 1996; Antonetti et al., 2006). По данным параметров листового аппарата (Шидаков, Онипченко, 2007), *Trifolium badium* относится к SR/CSR-стратегам (Pierce et al., в печати). Несмотря на короткий ВПЦ, *Trifolium badium* сложно отнести к видам эксплерентной стратегии, так как он обладает низкой семенной продуктивностью и медленным развитием проростков (Krautzer, Graiss, 2006).

*Draba hispida* – травянистый малолетний розеточный корневищно-стержнекорневой поликарпик (Толмачев, 1939; Ахметжанова и др., 2009). Этот вид имеет короткий прегенеративный период (таблица) и является типичным эксплерентом (Rabotnova, Onipchenko, 1994) или видом рудер-

альной стратегии (Шидаков, Онипченко, 2007; Pierce et al., в печати). Характерен для участков мелкомасштабных нарушений гераниево-копеечниковых лугов, возникающих вследствие роющей деятельности кустарниковых полевков и диких кабанов (Rabotnova, Onipchenko, 1994).

*Murbeckiella huetii* – многолетнее травянистое растение, эксплерентный вид, произрастающий на открытой почве после недавних нарушений растительного покрова. С течением времени при отсутствии новых нарушений замещается более конкурентоспособными видами (Буш, 1939; Ахметжанова и др., 2009; Егоров и др., 2012). В соответствии с параметрами листового аппарата, измеренными нами, *Murbeckiella huetii* относится к S/SR-стратегам (Шидаков, Онипченко, 2007; Pierce et al., в печати). Растения этого вида, зацветая на второй или третий год жизни (таблица), хорошо проявляют свою принадлежность к видам рудеральной стратегии.

### Заключение

Мы установили, что малолетние виды в условиях альпийских высокогорий Северо-Западного Кавказа зацветают не ранее второго года жизни (таблица), обладают значительной поливариатностью онтогенеза, которая проявляется в варьировании ВПЦ. Довольно большая часть особей погибает, не достигнув генеративной стадии. Короткий прегенеративный период *Anthyllis vulneraria*, *Draba hispida*, *Carum meifolium*, *Murbeckiella huetii*, *Sedum tenellum* подтверждает их принадлежность к видам рудеральной стратегии. Минимальный возраст для *Androsace albana* составил 6 лет, для *Carum meifolium* – 3 года.

Полевые работы выполнены при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 11-04-01215, 14-04-00214), обработка материалов и написание статьи осуществлено при финансовой поддержке РНФ (проект 14-50-00029).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Акулова З.В. Онтогенез и некоторые биологические особенности видов рода *Anthyllis* L., выращиваемых в Ленинградской области // Растительные ресурсы. 1994. Т. 30. Вып. 3. С. 25–34 [Akulova Z.V. Ontogenez i nekotorye biologicheskie osobennosti vidov roda *Anthyllis* L., vyrashchivaemykh v Leningradskoi oblasti // Rastitel'nye resursy. 1994. T. 30. Vyp. 3. S. 25–34].
- Ахметжанова А.А., Онипченко В.Г., Семенова Е.В., Елумеева Т.Г., Герасимова М.А. Атлас сосудистых растений альпийского стационара Тебердинского заповедника. М., 2009. 117 с. [Akhetzhanova A.A., Onipchenko V.G., Semenova E.V., Elumeeva T.G., Gerasimova M.A. Atlas sosudistykh rastenii al'piiskogo stationara Teberdinskogo zapovednika. M., 2009. 117 s.].
- Бабак Т.В. Онтогенез очитка едкого (*Sedum acre* L.) // Онтогенетический атлас растений: научное издание. Т. 5. Йошкар-Ола, 2007. 372 с. [Babak T.V. Ontogenez ochitka edkogo (*Sedum acre* L.) // Ontogeneticheskii atlas rastenii: nauchnoe izdanie. T. 5. Ioshkar-Ola, 2007. 372 s.].
- Батчаева О.М. Восстановительная динамика и горизонтальная структура альпийских фитоценозов Северо-Западного Кавказа (на примере Тебердинского заповедника) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь, 2005. 23 с. [Batchaeva O.M. Vosstanovitel'naya dinamika i gorizontaln'naya struktura al'piiskikh fitotsenozov Severo-zapadnogo Kavkaza (na primere Teberdinskogo zapovednika) // Avtoref. dis. .... kand. biol. nauk. Stavropol', 2005. 23 s.].
- Бобров Е.Г. Род *Trifolium* // Флора СССР / Под ред. В.Л.

- Комарова. Т. 11. М.; Л., 1945. 432 с. [Bobrov E.G. Rod *Trifolium* // Flora SSSR / Pod red. V.L. Komarova. Т. 11. М.; Л., 1945. 432 с.].
- Буш Н.А. Сем. Cruciferae // Флора СССР / Под ред. В.Л. Комарова. Т. 8. М.; Л., 1939. 694 с. [Bush N.A. Sem. Cruciferae // Flora SSSR / Pod red. V.L. Komarova. Т. 8. М.; Л., 1939. 694 с.].
- Егоров А.В., Онипченко В.Г., Текеев Д.К. Экологические характеристики высокогорных растений Тебердинского заповедника. Теберда, 2012. 256 с. (Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. Вып. 52). [Egorov A.V., Onipchenko V.G., Tekeev D.K. Ekologicheskie kharakteristiki vysokogornykh rastenii Teberdinskogo zapovednika. Teberda, 2012. 256 s. (Tr. Teberdinskogo gos. biosfernogo zapovednika. Vyp. 52)].
- Ермакова И.М. Тмин обыкновенный // Биологическая флора Московской области / Под ред. В.Н. Павлова. Вып. 15. М., 2003. 224 с. [Ermakova I.M. Tmin obyknovennyi // Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti / Pod red. V.N. Pavlova. Vyp. 15. М., 2003. 224 с.].
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпукхина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие. М., 2005. 256 с. [Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.E., Karpukhina E.A., Balandin S.A. Biomorfologiya rastenii: illyustrirovannyi slovar'. Uchebnoe posobie. М., 2005. 256 с.].
- Жукова Л.А. Поливариантность онтогенеза луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М., 1986. С. 104–114. [Zhukova L.A. Polivariantnost' ontogeneza lugovykh rastenii // Zhiznennye formy v ekologii i sistematike rastenii. М., 1986. S. 104–114].
- Кипкеев А.М., Онипченко В.Г., Текеев Д.К., Эркенова М.А., Салпагарова Ф.С. Возраст первого цветения альпийских многолетников Северо-Западного Кавказа // Журнал общей биологии. 2014. Т. 75. Вып. 4. С. 315–323 [Kipkeev A.M., Onipchenko V.G., Tekeev D.K., Erkenova M.A., Salpagarova F.S. Vozrast pervogo tsveteniya al'piiskikh mnogoletnikov Severo-Zapadnogo Kavkaza // Zhurnal obshchei biologii. 2014. Т. 75. Vyp. 4. S. 315–323].
- Красная книга Краснодарского края. (Растения и грибы) / Отв. ред. С.А. Литвинская. Краснодар, 2007. 640 с. [Krasnaya kniga Krasnodarskogo kraia. (Rasteniya i griby) / Otv. Red. S.A. Litvinskaya. Krasnodar, 2007. 640 с.].
- Красная книга Республики Адыгея: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира. Ч. 1: Растения и грибы / Отв. ред. А.С. Замотайлов. Майкоп, 2012. 340 с. [Krasnaya kniga Respubliki Adygeya: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya ob'ekty zhitvnogo i rastitel'nogo mira. Ch. 1: Rasteniya i griby / Otv. red. A.S. Zamotailov. Maikop, 2012. 340 с.].
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М., 2006. 600 с. [Maevskii P.F. Flora srednei polosu evropeiskoi chasti Rossii. М., 2006. 600 с.].
- Нахуцришвили Г.Ш., Гамцемлидзе З.Г. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий (на примере Центрального Кавказа). Л., 1984. 123 с. [Nakhutsrishvili G.Sh., Gamtsemlidze Z.G. Zhizn' rastenii v ekstremal'nykh usloviyakh vysokogorii (na primere Tsentral'nogo Kavkaza). L., 1984. 123 с.].
- Онипченко В.Г., Комаров А.С. Длительность жизни и динамика популяций растений в высокогорьях: опыт оценки на примере трех альпийских видов Северо-Западного Кавказа // Журн. общ. биол. 1997. Т. 58. Вып. 6. С. 64–75 [Onipchenko V.G., Komarov A.S. Dlitel'nost' zhizni i dinamika populyatsii rastenii v vysokogor'yakh: opyt otsenki na primere trekh al'piiskikh vidov Severo-Zapadnogo Kavkaza // Zhurn. obshch. biol. 1997. Т. 58. Vyp. 6. S. 64–75].
- Павлов В.Н., Онипченко В.Г. Растительность высокогорий // Итоги науки и техники (ВИНИТИ). Ботаника. 1987. Т. 7. С. 3–38. [Pavlov V.N., Onipchenko V.G. Rastitel'nost' vysokogorii // Itogi nauki i tekhniki (VINITI). Botanika. 1987. Т. 7. S. 3–38].
- Попов М.Г. Сем. Boraginaceae // Флора СССР / Под ред. Б.К. Шишкина. Т. 19. М.; Л., 1953. 752 с. [Popov M.G. Sem. Boraginaceae // Flora SSSR / Pod red. B. K. Shishkina. Т. 19. М.; Л., 1953. 752 с.].
- Пояркова А.И. Род *Carum* // Флора СССР / Под ред. Б.К. Шишкина. Т. 16. М.; Л., 1950. 648 с. [Poyarkova A.I. Rod *Carum* // Flora SSSR / Pod red. B.K. Shishkina. Т. 16. М.; Л., 1950. 648 с.].
- Работнов Т.А. Длительность виргинильного периода жизни травянистых многолетников в естественных ценозах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1946. Т. 51. Вып. 2. С. 917. [Rabotnov T.A. Dlitel'nost' virginil'nogo perioda zhizni travyanistykh mnogoletnikov v estestvennykh tsenozakh // Byul. MOIP. Otd. biol. 1946. Т. 51. Vyp. 2. S. 917].
- Работнов Т.А. Основные вопросы и методы изучения жизненного цикла многолетних травянистых растений и состава их популяций // Научно-метод. зап. гл. упр. по заповедникам РСФСР. 1949. Вып. 12. С. 41–48. [Rabotnov T.A. Osnovnye voprosy i metody izucheniya zhiznennogo tsikla mnogoletnikh travyanistykh rastenii i sostava ikh populyatsii // Nauchno-metod. zap. gl. upr. po zapovednikam RSFSR. 1949. Vyp. 12. S. 41–48].
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. М.; Л., 1950а. Вып. 6. Сер. 3. С. 7–204. [Rabotnov T.A. Zhiznennyi tsikl mnogoletnikh travyanistykh rastenii v lugovykh tsenozakh // Tr. BIN AN SSSR. Geobotanika. М.; Л., 1950a. Vyp. 6. Ser. 3. S. 7–204].
- Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяции для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950б. Вып. 1. С. 465–483. [Rabotnov T.A. Voprosy izucheniya sostava populyatsii dlya tselei fitotsenologii // Problemy botaniki. 1950b. Vyp. 1. S. 465–483].
- Работнов Т.А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе // Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л., 1964. С. 132–145. [Rabotnov T.A. Opredelenie voznrastnogo sostava populyatsii vidov v soobshchestve // Polevaya geobotanika. Т. 3. М.; Л., 1964. S. 132–145].
- Романовский Ю.Э. Конкуренция за флуктуирующий ресурс: эволюция и экологические последствия // Журн. общ. биологии. 1989. Т. 50. Вып. 3. С. 304–315. [Romanovskii Yu.E. Konkurentsiya za fluktuiruyushchii resurs: evolyutsiya i ekologicheskie posledstviya // Zhurn. obshch. biologii. 1989. Т. 50. Vyp. 3. S. 304–315].
- Романовский Ю.Э. Стратегии жизненного цикла: синтез эмпирического и теоретического подходов // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59. Вып. 6. С. 565–585. [Romanovskii Yu.E. Strategii zhiznennogo tsikla: sintez empiricheskogo i teoreticheskogo podkhodov // Zhurn. obshch. biol. 1998. Т. 59. Vyp. 6. S. 565–585].
- Толмачев А.И. Род *Draba* // Флора СССР / Под ред.



- В.Л. Комарова. Т. 8. М.; Л., 1939. 694 с. [Tolmachev A.I. Rod *Draba* // Flora SSSR / Pod red. V.L. Komarova. Т. 8. М.; Л., 1939. 694 s.]
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. Вып. 2. С. 7–34. [Uranov A.A. Vozrastnoi spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov // Biol. nauki. 1975. Vyp. 2. S. 7–34.]
- Шидиков И.И., Онипченко В.Г. Сравнение параметров листового аппарата растений альпийского пояса Тебердинского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112. Вып. 4. С. 42–50 [Shidakov I.I., Onipchenko V.G. Svravnenie parametrov listovogo apparata rastenii al'piiskogo poiyasa Teberdinskogo zapovednika // Byul. MOIP. Otd. biol. 2007. T. 112. Vyp. 4. S. 42–50.]
- Шинковская К.А. Эколого-морфологические особенности *Sedum tenellum* Vieb. в высокогорьях Тебердинского заповедника // Состав и структура высокогорных экосистем Тебердинского заповедника. Тр. Тебердинского государственного биосферного заповедника. Вып. 27. М., 2007. С. 131–135 [Shinkovskaya K.A. Ekologo-morfologicheskie osobennosti *Sedum tenellum* Vieb. v vysokogor'yakh Teberdinskogo zapovednika // Sostav i struktura vysokogornykh ekosistem Teberdinskogo zapovednika. Tr. Teberdinskogo gosudarstvennogo biosfernogo zapovednika. Vyp. 27. M., 2007. S. 131–135.]
- Шишкин Б. К., Бобров Е. Г. Род *Androsace* // Флора СССР / Под ред. Б.К. Шишкина и Е.Г. Боброва. Т. 18. М.; Л., 1952. 802 с. [Shishkin B.K., Bobrov E.G. Rod *Androsace* // Flora SSSR / Pod red. B.K. Shishkina i E.G. Bobrova. Т. 18. М.; Л., 1952. 802 s.]
- Шхагапсоев С.Х. Морфоструктура подземных органов растений первично обнаженных склонов Кабардино-Балкарии / Министерство общего и профессионального образования РФ, КБГУ им. Х.М. Бербекова. Нальчик, 1999. 72 с. [Shkhagapsoev S.Kh. Morfostruktura podzemnykh organov rastenii pervichno obnazhennykh sklonov Kabardino-Balkarii / Ministerstvo obshchego i professional'n. obrazovaniya RF, KBGU im. Kh.M. Berbekova. Nal'chik, 1999. 72 s.]
- Юзепчук С.В. Род *Anthyllis* // Флора СССР / Под ред. В.Л. Комарова. Т. 11. М.; Л., 1945. 432 с. [Yuzepchuk S.V. Rod *Anthyllis* // Flora SSSR / Pod red. V.L. Komarova. Т. 11. М.; Л., 1945. 432 s.]
- Antonetti P., Brugel E., Kessler F., Barbe J.-P., Torti M. Atlas de la Flore d'Auvergne / Conservatoire botanique national du Massif central. Chavaniac-Lafayette, 2006. 984 p.
- Bender M.H., Baskin J.M., Baskin C.C. Age of maturity and life span in herbaceous, polycarpic perennials // The Botanical Review. 2000. Vol. 66. N 3. P. 311–349.
- Bliss L.C. Arctic and alpine plant life cycles // Annual Review of Ecology and Systematics. 1971. Vol. 2. P. 405–438.
- Burns J.H., Blomberg S.P., Crone E.E., Ehrlen J., Knight T.M., Pichancourt J.B., Ramula S., Wardle G.M., Buckley Y.M. Empirical tests of life-history evolution theory using phylogenetic analysis of plant demography // Journal of Ecology. 2010. Vol. 98. N 2. P. 334–344.
- Chabot B.F., Billings W.D. Origins and Ecology of the Sierran Alpine Flora and Vegetation // Ecological Monographs. 1972. Vol. 42. P. 163–199.
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. L., 1988. 742 p.
- Grime J.P., Pierce S. The evolutionary strategies that shape ecosystems. Chichester, 2012. 244 p.
- Harper J.L., White J. The demography of plants // Annual Review of Ecology and Systematics. 1974. Vol. 5. P. 419–463.
- Inghe O., Tamm C.O. Survival and flowering of perennial herbs. IV. The behavior of *Hepatica nobilis* and *Sanicula europaea* on permanent plots during 1943–1981 // Oikos. 1985. Vol. 45. N 3. P. 400–420.
- Jackson L.E., Bliss L.C. Distribution of ephemeral herbaceous plants near treeline in the Sierra Nevada, California, USA // Arctic and Alpine Research. 1982. Vol. 14. N 1. P. 33–42.
- Keller R., Vittoz P. Clonal growth and demography of a hemicyptophyte alpine plant: *Leontopodium alpinum* Cassini / Alpine Botany. 2015. Vol. 125. Issue 1. P. 31–40.
- Kipkeev A.M., Onipchenko V.G., Tekeev D.K., Erkenova M.A., Salpagarova F.S. Age of maturity in alpine herbaceous perennials, the North-West Caucasus // Biology Bulletin Reviews. 2015. Vol. 5, N 5. P. 505–511.
- Körner C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Second edition. Berlin, 2003. 350 p.
- Kossowski M. Badania nad wzrostem i rozwojem przelotu – *Anthyllis vulneraria* L. Cz. 1. Wpływ terminu siewu na wzrost i rozwój przelotu // Hodowla roślin aklimatyzacja i nasiennictwo. 1963. Vol. 7. Zeszyt 2. P. 143–173.
- Krautzer B., Graiss W. Seed production and use of subalpine and alpine legumes // COST 852 “Quality Legume-Based Forage Systems for Contrasting Environments”. Raumberg-Gumpenstein, 2006. P. 49.
- Onipchenko V.G. (ed.) Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus. Dordrecht, 2004. 407 p.
- Onipchenko V.G., Rabotnova M.N. Natural “gaps” in alpine meadows and plant population strategies // Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus / Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Stiftung Rübel. Zürich, Heft 115. 1994. P. 83–88.
- Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B.E.L., Kattge J., Diaz S., Kleyer M., Shipley B., Wright S.J., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., van Bodegom P.M., Frenette-Dussault C., Weiher E., Pinho B.X., Cornelissen J.H.C., Buffa G., Nyakunga O.C., Reich P.B., Caccianiga M., Mangili F., Ceriani R.M., Brusa G., Siefert A., Barbosa N. P.U., Chapin III F.S., Cornwell W.K., Fang J., Fernandes G.W., Garnier E., Stradić S.L., Louault F., Medlyn B., Peñuelas J., Melo F.P.L., Slaviero A., Tabarelli M., Tampucci D. A global view and measurement of plant ecological strategies from leaf economics and size traits (в печати).
- Semenova G.V. Soil seed banks // Alpine Ecosystems in the Northwestern Caucasus / Ed. by V.G. Onipchenko. Dordrecht, 2004. P. 194–212.
- Sizov I.E., Mikhailova N.V., Mikhailov A.V., Onipchenko V.G., Komarov A.S. Age structure and adaptation of the populations of three non-clonal alpine perennial plants // Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus / Ed. by V.G. Onipchenko. Dordrecht, 2004. P. 181–194.
- Sterk A.A. Demographic studies of *Anthyllis vulneraria* L. in the Netherlands // Acta Botanica Neerlandica. 1975. Vol. 24. P. 315–337.
- Stoklin J., Baumler E. Seed rain, seedling establishment and



- clonal growth strategies on a glacier foreland // Journal of Vegetation Science. 1996. Vol. 7. N 1. P. 45–56.
- Ram J., Singh S.P., Singh J.S. Community level phenology of grassland above treeline in Central Himalaya // Arctic and Alpine Research. 1988. Vol. 20. P. 325–332.
- Reynolds D.N. Populational dynamics of three annual species of alpine plants in the Rocky Mountains // Oecologia. 1984. Vol. 62. Issue 2. P. 250–255.
- Rundel P.W., Witter M.S. Population dynamics and flowering in a Hawaiian alpine rosette plant, *Argyroxiphium sandwicense* // Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function / Ed. by P.W. Rundel, A.P. Smith, F.C. Meinzer. Great Britain, 1994. P. 295–306.
- von Arx G., Edwards P.J., Diertz H. Evidence for the life history changes in high-altitude populations of three perennial forbs // Ecology. 2006. Vol. 87. N 3. P. 665–674.

Поступила в редакцию / Received 14.04.2015

Принята к публикации / Accepted 21.09.2015

## AGE OF MATURITY OF ALPINE SHORT-LIVED HERBACEOUS PLANTS, NORTH-WEST CAUCASUS, RUSSIA

E.S. Kazantseva<sup>1</sup>, V.G. Onipchenko<sup>2</sup>, A.M. Kipkeev<sup>3</sup>

Age of maturity or pre-reproductive period is an interval between seed germination and first flowering shoots appearance. Short-lived plants germinate and produce seeds within short period of time, less than 1–2 years, but due to severe habit conditions it can be extended over 5–15 years. Our observations were conducted in 2009–2014 in alpine plant communities of Teberda Reserve, the North-West Caucasus, Russia, 2800 m above sea level. We found out that *Anthyllis vulneraria*, *Murbeckiella huetii* and *Trifolium badium* start blossoming not earlier than on the second year of life, *Carum meifolium*, *Draba hispida* and *Sedum tenellum* – the third, *Eritrichium caucasicum* – the fourth, *Androsace albana* – the sixth. Most of species showed ontogenetic multiplicity. For example, some of individuals of *Anthyllis vulneraria* can start the first flowering on the 2, 3 or 4th year of life, *Carum meifolium* – 3, 4, 5 or 6. Seedling death-rate was high and the most of individuals could not reach a maturity age. For instance, from 146 seedlings of *Androsace albana* 9 individuals survived and 1 started the flowering in 6 years after germination. Short pre-reproductive period of *Anthyllis vulneraria*, *Draba hispida*, *Carum meifolium*, *Murbeckiella huetii*, *Sedum tenellum* confirmed their belongings to species of ruderal strategy.

**Key words:** age of maturity, pre-reproductive period, alpine short-lived plants, North-West Caucasus.

**Acknowledgment.** The field work was supported by RFBR (project 11-04-01215, 14-04-00214), long-term data analysis and paper preparation by RNF (project 14-50-00029).

<sup>1</sup>Kazantseva Elena Sergeevna, M.V. Lomonosov Moscow State University, The Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin of the Russian Academy of Sciences (biolenok@mail.ru); <sup>2</sup>Onipchenko Vladimir Gertrudovich, Department of Geobotany, Faculty of Biology, M.V. Lomonosov Moscow State University (vonipchenko@mail.ru); <sup>3</sup>Kipkeev Aliy Magomedovich, Karachay-Circassian State University named after U.D. Alieva (kipkeev\_ali@mail.ru).

УДК 582.28

## НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБАХ (BASIDIOMYCOTA) ОКРЕСТНОСТЕЙ ЗВЕНИГОРОДСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ ИМЕНИ С.Н. СКАДОВСКОГО

А.Г. Ширяев<sup>1</sup>

В окрестностях Звенигородской биологической станции МГУ имени С.Н. Скадовского (Одинцовский р-н, Московская обл.) выявлено 72 вида клавариоидных грибов, среди которых 63 вида впервые приводятся для изучаемого района. Число видов известных для Московской области выросло на 47 и составляет 78 видов. На региональном уровне подобный уровень видового богатства оказывается низким по сравнению с другими хорошо исследованными областями Центральной России расположенными в хвойно-широколиственной растительной подзоне. Четыре вида (*Clavaria zollingeri*, *Ramaria fennica*, *R. rubella*, *Sparassis crispa*) предложены для включения в новое издание Красной книги Московской области.

**Ключевые слова:** биоразнообразие, клавариоидные грибы, Красная книга, Московская область, распространение.

Клавариоидные грибы (Basidiomycota, «Aphyllophorales») – одна из хорошо исследованных групп в таежных районах Евразии (Ширяев, 2014). Клавариоидные (рогатиковые) представляют все три основные функциональные группы грибов (сапротрофы, паразиты, симбионты), образуя микоризу и базидиолишайники, и участвуют в ключевых биосферных процессах (почвообразовании и круговороте основных биогеонозов). Биоразнообразие многих групп грибных организмов хорошо исследовано в Московской обл., тогда как видовое богатство и специфика распределения клавариоидных выявлены недостаточно, несмотря на двухвековую историю изучения группы в регионе.

Первое упоминание о клавариоидных грибах в Московской обл. встречается в работе Г. Мартиуса «Московская флора» (Martius, 1812) описавшего 259 видов грибов, включая один клавариоидный (*Ramaria flava* s.l.) в окрестностях Москвы. В сводке грибов Вейнмана (1836) «Hymeno- et Gasteromycetes hucusque in Imperio Rossico Observatos» упоминается о находке двух видов клавариоидных грибов в окрестностях Москвы. Несколько съедобных видов грибов этой группы можно было купить на местных рынках (Московский..., 1896). Два вида из окрестностей Москвы упоминаются в «Иллюстрированном определителе грибов средней России», составленном Е.П. Шереметевой (Шереметева, 1908).

Паразитические склероциальные тифуловые грибы специально для области рассматриваются в работе А.А. Еленкина (1911). Разнообразие тифуловых грибов в Московской обл. изучала Е.Г. Потатосова (1960). Указание на находки представителей рода *Mucronella* дается в книге Т.Л. Николаевой «Ежовиковые грибы» (1961). В «определителе рогатиковых грибов СССР» Э.Х. Пармасто (1965) содержится информация о находках 26 видов клавариоидных грибов в Московской обл. В дальнейшем в регионе активно проводились исследования низкотемпературных склероциальных тифуловых грибов: Проценко (1967, 1968), Синадский, Ткаченко (1981), Ткаченко (1995), Tkachenko et al. (1997), Hoshino et al. (2001), Ткаченко и др. (2005). Видовой состав клавариоидных грибов в различных биоценозах области специально изучен Т.Н. Барсуковой и Е.А. Дунаевым (Дунаев, Барсукова, 1999; Барсукова, Дунаев, 2001). К началу данного исследования для Московской обл. был известен 31 вид клавариоидных грибов, что немного по сравнению с соседними регионами: например, в Тверской обл. выявлено 70 видов, а в Ярославской – 61 (Ширяев, 2014).

В окрестностях Звенигородской биологической станции МГУ имени С.Н. Скадовского (ЗБС) известно 9 видов (Горленко и др., 1989; Сидорова, Великанов, 1998; Красная книга..., 2008; Ордынец, Волобуев, 2014). На биостанции проводятся

<sup>1</sup>Ширяев Антон Григорьевич – вед. науч. сотр. Института экологии растений и животных УрО РАН, докт. биол. наук, (anton.g.shiryayev@gmail.com).

многoletние исследования различных компонентов биоты, включая грибную составляющую, что делает эту «точку» удобным объектом для мониторинга биоразнообразия и функциональной организации микобиоты в локальном, региональном и континентальном масштабах.

Цель исследования – выявить видовое богатство клавариоидных грибов в окрестностях Звенигородской биологической станции МГУ им. С.Н. Скадовского, а также составить новый список видов грибов Московской обл. Предложить виды-кандидаты для включения в новое издание Красной книги Московской области.

### Материалы и методы

Материал для данной работы собран автором в 2008 (сентябрь), 2010 (июль) и 2014 (октябрь) гг. в окрестностях ЗБС, расположенной в Одинцовском р-не Московской обл. Собранные образцы хранятся в микологическом отделе Гербария института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург (SVER(F)) и в личной коллекции автора. Для составления полного списка видов использованы также литературные данные (литературные ссылки см. выше).

### Результаты и обсуждение

В окрестностях ЗБС выявлено 72 вида клавариоидных грибов (таблица). Из них лишь один вид (*Sparassis crispa*) не найден автором, а приведен по публикации (Горленко и др., 1989). Таким образом, 63 вида впервые указаны для окрестностей биостанции. Виды, ранее известные из окрестностей ЗБС, в таблице отмечены звездочкой (\*), а ранее известные для Московской обл. выделены жирным шрифтом.

Выявленные 72 вида характеризуют исследованную точку (локалитет) как относительно хорошо изученную по сравнению с аналогичными, изученными в соседних таежных регионах (Ширяев, 2012). Выявленный уровень видового богатства на локальном уровне схож с другими изученными точками, расположенными в хвойно-широколиственной полосе центральной части России (Ширяев, 2014).

В окрестностях ЗБС интересны находки видов, экологические оптимумы которых соответствуют неморальным регионам: *Ramaria fennica*, *R. flavicingula*, *R. lutea*, *Ramariopsis crocea*, *R. tenuicula*, но таких видов немного и они встречены единично. Наиболее массовые виды, с высокой численностью, могут быть подразделены на две группы: 1) виды, широко представленные в северотаежных районах (*Clavaria falcata*, *Clavulina cinerea*,

*C. coralloides*, *Clavulinopsis helvola*, *Macrotyphula juncea*, *Pterula gracilis*, *Typhula caricina*, *T. culmigena*, *T. hyalina*, *T. phacorrhiza*, *T. setipes*, *T. uncialis*, *T. variabilis*); 2) типично таежные виды (*Clavariadelphus ligula*, *Lentaria byssiseda*, *Ramaria abietina*, *R. corrugata*, *R. flaccida*, *R. gracilis*). Среди массовых оказывается минимальная доля видов с оптимумом в хвойно-широколиственной подзоне: *Macrotyphula fistulosa*, *Ramariopsis bififormis*. Стоит отметить, что виды с экологическим оптимумом в тундровых и степных экосистемах в окрестностях ЗБС не выявлены. Приведенные примеры свидетельствуют, что на видовом уровне, в комплексе клавариоидных грибов окрестностей ЗБС преобладают таежные таксоны, а также выражены и неморальные.

Кроме видов грибов, выявленных в окрестностях биостанции, в области встречаются и другие: *Clavaria zollingeri* Lév., *Clavariadelphus pistillaris* (L.) Donk, *Clavulinopsis fusiformis* (Sowerby) Corner, *Ramaria apiculata* (Fr.) Donk, *R. formosa* (Pers.) Quél., *Typhula trifolii* Rost. (Барсукова, Дунаев, 2001). Таким образом, согласно списку составленному автором, в настоящий момент для Московской области известны 78 видов клавариоидных грибов, 47 из которых впервые приводятся в данной работе.

Среди родов численно преобладает *Typhula* включающий 24 вида (таблица). Это свойственно многим локальным микокомплексам хвойно-широколиственных лесов, однако, как правило, схожее число видов имеет и род *Ramaria*, но в окрестностях ЗБС пока выявлено лишь 17 видов рамариевых. Вероятно, это свидетельствует о недостаточной исследованности видового состава этого рода, следовательно, в ходе дальнейших работ число видов клавариоидных грибов в окрестностях ЗБС может возрасти. В целом, большое число видов рода *Typhula* свидетельствует о выраженных бореальных чертах в микобиоте. С другой стороны, в районе исследования собрано довольно много (5) видов рода *Ramariopsis*, пик видового богатства которого в Европе приходится на неморальные районы. Таким образом, анализ списка клавариоидных грибов на родовом уровне свидетельствует о преобладании таежных черт, а также значимой роли неморальных.

В Красную книгу Московской области (2008) включен один вид клавариоидных грибов: *Sparassis crispa* – с категорией III, т.е. состояние его популяций на территории области относительно стабильно. Однако в окрестностях биостанции этот вид давно не встречался (личн. сообщ. И.И. Сидоровой, Е.Ю. Ворониной), что

Список видов клавариондных грибов окрестностей Звенигородской биологической станции МГУ

Название вида	Экология (субстраты, местообитания)	Гербарные образцы
* <i>Artomyces pyxidatus</i> (Pers.) Jülich	на валеже лиственных и хвойных	SVER(F) 71650
<i>Clavaria argillacea</i> Fr.	на почве в лесах и на лугах	SVER(F) 71701
<i>C. falcata</i> Pers.	на почве в лесах и на лугах	SVER(F) 71660
<i>C. fragilis</i> Holmsk.	на почве на лугах	SVER(F) 71716
<i>C. greletii</i> Boud.	на почве в лесу	SVER(F) 71693
* <i>Clavariadelphus ligula</i> (Schaeff.) Donk	на хвойной подстилке	SVER(F) 71708
<i>C. truncatus</i> Donk	на почве в еловом лесу	SVER(F) 71732
* <i>Clavulina cinerea</i> (Bull.) J. Schröt.	на почве в лесу и на лугах	SVER(F) 71672
* <i>C. coralloides</i> (L.) J. Schröt.	на почве в лесу и на лугах	SVER(F) 71656
<i>C. rugosa</i> (Bull.) J. Schröt.	на почве в лиственных лесах и на лугах	SVER(F) 71724
<i>Clavulinopsis corniculata</i> (Schaeff.) Corner	на почве среди трав в лесу и на лугах	SVER(F) 71698
<i>C. helvola</i> (Pers.) Corner	среди мхов и трав на лугах и болотах	SVER(F) 71734
<i>C. laeticolor</i> (Berk. et M.A. Curtis) R.H. Petersen	на подстилке и почве на лугах и в лесах	SVER(F) 71681
<i>C. luteoalba</i> (Rea) Corner	на подстилке и почве в хвойных лесах	SVER(F) 71668
<i>Lentaria afflata</i> (Lagger) Corner	на валеже осины	SVER(F) 71654
<i>L. byssiseda</i> Corner	на валеже хвойных и лиственных пород, а также крупных травах ( <i>Heracleum</i> sp.) и мхах покрывающих основание стволов деревьев	SVER(F) 71722
<i>Macrotrophula fistulosa</i> (Holmsk.) R.H. Petersen	на валежных веточках березы погруженных в подстилку	SVER(F) 71745
<i>M. juncea</i> (Alb. et Schwein.) Berthier	на лиственной подстилке	SVER(F) 71703
<i>Mucronella bresadolae</i> (Quél.) Corner	на валеже березы и на отмерших плодовых телах <i>Inonotus obliquus</i>	SVER(F) 71686
<i>M. calva</i> (Alb. et Schwein.) Fr.	на валеже сосны	SVER(F) 71661
<i>Multiclavula mucida</i> (Pers.) R.H. Petersen	на валеже осины	SVER(F) 71692
<i>M. vernalis</i> (Schwein.) R.H. Petersen	на почве у болота	SVER(F) 71741
<i>Pterula gracilis</i> (Desm. et Berk.) Corner	на отмерших листьях и травах	SVER(F) 71651
* <i>P. subulata</i> Fr.	на подстилке в смешанном лесу недалеко от р. Москва	SVER(F) 71699
<i>Ramaria abietina</i> (Pers.) Quél.	на хвойной подстилке	SVER(F) 71733
<i>R. bataillei</i> (Maire) Corner	на почве среди мхов	SVER(F) 71710
<i>R. corrugata</i> (P. Karst.) Schild	на хвойной подстилке	SVER(F) 71684
* <i>R. eumorpha</i> (P. Karst.) Corner	на хвойной и лиственной подстилке	SVER(F) 71665
<i>R. fennica</i> (P. Karst.) Ricken	на почве в смешанном лесу	SVER(F) 71748
<i>R. flaccida</i> (Fr.) Bourdot	на хвойной и лиственной подстилке и валежных ветках	SVER(F) 71706
* <i>R. flavescens</i> (Schaeff.) R.H. Petersen	на почве в смешанном лесу	SVER(F) 71687
<i>R. flavicingula</i> R.H. Petersen	на почве в смешанном лесу недалеко от р. Москва	SVER(F) 71653
<i>R. flavobrunnescens</i> (G.F. Atk.) Corner	на почве в хвойном лесу	SVER(F) 71731
<i>R. gracilis</i> (Pers.) Quél.	на хвойной подстилке	SVER(F) 71749
<i>R. karstenii</i> (Sacc. et P. Syd.) Corner	на почве в еловом лесу	SVER(F) 71677
<i>R. lutea</i> Schild	на почве в смешанном лесу	SVER(F) 71662
<i>R. pallida</i> (Schaeff.) Ricken	на почве в хвойном лесу	SVER(F) 71702
<i>R. rubella</i> (Schaeff.) R.H. Petersen	на валеже ели	SVER(F) 71717
<i>R. stricta</i> (Pers.) Quél.	на валеже березы, также на валежных веточках и подстилке в смешанном лесу	SVER(F) 71742
<i>R. subdecurrens</i> (Coker) Corner	на хвойной подстилке среди мхов	SVER(F) 71673



Окончание таблицы

Название вида	Экология (субстраты, местообитания)	Гербарные образцы
<i>R. suecica</i> (Fr.) Donk	на хвойной подстилке	SVER(F) 71694
<i>Ramariopsis biformis</i> (G.F. Atk.) R.H. Petersen	на почве среди трав	SVER(F) 71659
<i>R. crocea</i> (Pers.) Corner	на почве, берег р. Москва	SVER(F) 71715
<i>R. kunzei</i> (Fr.) Corner	на лиственной подстилке в смешанном лесу	SVER(F) 71740
<i>R. subtilis</i> (Pers.) R.H. Petersen	на почве среди трав	SVER(F) 71700
<i>R. tenuicula</i> (Bourdot et Galzin) R.H. Petersen	на почве среди трав в лиственном лесу	SVER(F) 71691
<i>R. tenuiramosa</i> Corner	на подстилке в смешанном лесу	SVER(F) 71723
* <i>Sparassis crispa</i> (Wulfen) Fr.	у основания живой сосны	Горленко и др., 1989
<i>Typhula abietina</i> (Fuckel) Corner	на валежных веточках и хвое ели	SVER(F) 71746
<i>T. capitata</i> (Pat.) Berthier	на отмерших частях злаков	SVER(F) 71652
<i>T. caricina</i> P. Karst.	на отмерших частях осок	SVER(F) 71685
<i>T. crassipes</i> Fuckel	на отмерших частях трав и на листьях	SVER(F) 71713
<i>T. culmigena</i> (Mont. et Fr.) Berthier	на отмерших травах	SVER(F) 71669
<i>T. erythropus</i> (Pers.) Fr.	На отмерших листьях березы и осины	SVER(F) 71695
<i>T. graminum</i> P. Karst.	на отмерших частях злаков	SVER(F) 71739
<i>T. hyalina</i> (Quél.) Berthier	на отмерших травах и листьях	SVER(F) 71705
<i>T. incarnata</i> Lasch	паразитирует на злаках	SVER(F) 71664
<i>T. ishikariensis</i> S. Imai	паразитирует на злаках	SVER(F) 71690
<i>T. lutescens</i> Boud.	на отмерших травах и листьях	SVER(F) 71721
<i>T. micans</i> (Pers.) Berthier	на отмерших травах и листьях	SVER(F) 71735
<i>T. phacorrhiza</i> (Reichard) Fr.	на отмерших листьях	SVER(F) 71747
<i>T. piceicola</i> Berthier	на отмерших травах	SVER(F) 71683
<i>T. quisquiliaris</i> (Fr.) Henn.	на отмерших частях орляка	SVER(F) 71674
<i>T. sclerotoides</i> (Pers.) Fr.	на отмерших травах	SVER(F) 71657
<i>T. setipes</i> (Grev.) Berthier	на отмерших листьях березы, ивы, клена	SVER(F) 71709
<i>T. spathulata</i> (Corner) Berthier	на отмерших веточках ивы, дуба	SVER(F) 71678
<i>T. subvariabilis</i> Berthier	на отмерших листьях клена, рябины, орешника	SVER(F) 71728
<i>T. thaxteri</i> (Burt) Berthier	на отмерших веточках ивы	SVER(F) 71737
<i>T. todei</i> Fr.	на отмерших частях <i>Athyrium</i> sp.	SVER(F) 71680
<i>T. umbrina</i> Remsberg	на отмерших частях ирисов в пойме р. Москва	SVER(F) 71666
<i>T. uncialis</i> (Grev.) Berthier	на отмерших частях иван-чая и других трав	SVER(F) 71682
<i>T. variabilis</i> Riess	на отмерших травах	SVER(F) 71719

вероятно связано с фрагментацией местообитания. Нами плодовое тело этого вида собрано в окрестностях Коломны (сентябрь, 1998) и повторно в 2001 г., однако позже вид не встречался из-за возросшей антропогенной нагрузки связанной со строительством коттеджного поселка и прокладки автодороги. Анализ этих двух примеров позволяет предположить, что *S. crispa* необходимо включить в новое издание Красной книги региона, но повы-

сить его охранный статус с формулировкой «на грани исчезновения».

Наши данные свидетельствуют, что виды *Clavaria zollingeri*, *Ramaria fennica*, *R. rubella* также необходимо включить в новое издание Красной книги области, так как они встречаются преимущественно в старовозрастных лесах, или в местообитаниях, где давно отсутствует антропогенная деятельность, включая урбанизацию. Например,

*C. zollingeri* и *R. fennica* исчезают не только при росте прямого воздействия человека (уничтожение местообитаний, сбор населением), но также и при росте эвтрофности почвы. Для формирования базидиом *R. rubella* необходимым условием является наличие старовозрастных лесов крупной площади с обязательным высоким уровнем влажности воздуха и субстрата, и уровнем сомкнутости крон порядка 70%. При уничтожении лесов, росте освещенности резко снижается численность вида, вплоть до полного исчезновения. Вероятно, эти четыре вида можно рекомендовать к включению в новое издание Красной книги Московской области.

### Выводы

В окрестностях Звенигородской биологической станции МГУ имени С.Н. Скадовского выявлено 72 вида клавариоидных грибов, из них 63 вида впервые приведены для данного района. Выявленный уровень видового богатства позволяет считать окрестности ЗБС относительно хорошо исследованными по сравнению с аналогичными изученными точками близкой площади. Анализ списка видов на видовом и родовом уровне свидетельствует о преобладании таежных таксонов, а также высокой роли неморальных, тогда как типичные тундровые и степные таксоны не выявле-

ны. Полученные данные при изучении биоразнообразия грибов окрестностей биостанции могут быть использованы в системе мониторинга биоты в локальном, региональном и континентальном масштабах, что актуально для познания структуры микобиоты в свете текущей природно-климатической обстановки, а также прогнозируемого глобального изменения климата.

В настоящий момент в Московской обл. выявлены 78 видов, 47 из которых впервые приведены в данной работе. Список видов, известных для области, оказывается на схожем уровне по сравнению с соседними регионами, расположенными в хвойно-широколиственной подзоне центральной части России.

В действующее издание Красной книги Московской обл. включен один вид клавариоидных грибов (*Sparassis crispa*). Анализ распространения различных видов, а также возможных причин их редкости и уязвимости позволяет предложить четыре вида (*Clavaria zollingeri*, *Ramaria fennica*, *R. rubella*, *Sparassis crispa*) к включению в новое издание Красной книги региона.

Автор глубоко признателен Е.Ю. Ворониной и М.Ю. Дьякову за помощь во время подготовки рукописи, добродушный прием на территории ЗБС и предоставленные образцы грибов.

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-35-60093 мол\_а\_дк.)

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### [REFERENCES]

- Барсукова Т.Н., Дунаев Е.А. Рогатиковые грибы Московской области // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35. Вып. 3. С. 1–5. [Barsukova T.N., Dunaev E.A. Rogatikovye griby Moskovskoi oblasti // Mikologiya i fitopatologiya. 2001. T. 35. Vyp. 3. S. 1–5].
- Горленко М.В., Сидорова И.И., Сидорова Г.И. Макромицеты Звенигородской биологической станции МГУ. М., 1989. 84 с. [Gorlenko M.V., Sidorova I.I., Sidorova G.I. Makromitsety Zvenigorodskoi biologicheskoi stantsii MGU. M., 1989. 84 s.].
- Дунаев Е.А., Барсукова Т.Н. Рогатиковые грибы Подмосковья. М., 1999. 40 с. [Dunaev E.A., Barsukova T.N. Rogatikovye griby Podmoskov'ya. M., 1999. 40 s.].
- Красная книга Московской области (2-е изд., дополненное и переработанное) / Отв. ред. Т.И. Варлыгина и др. М., 2008. [Krasnaya kniga Moskovskoi oblasti (2-e izd., dopolnennoe i pererabotannoe) / Otv. red. T.I. Varlygina i dr. M., 2008].
- Московский грибной рынок. М., 1896. 216 с. [Moskovskii gribnoi ryok. M., 1896. 216 s.].
- Николаева Т.Л. Ежовиковые грибы // Флора споровых растений СССР. VI. М.; Л. 1961. 433 с. [Nikolaeva T.L. Ezhovikovye griby // Flora sporovykh rastenii SSSR. VI. M.; L. 1961. 433 s.].
- Ордынец А.В., Волобуев С.В. Афиллофоровые грибы // Сб. мат.-лов X рабочего совещ. комис. по изуч. макром. и VI микол. школы-конф. «Мицелиальный образ жизни и эколого-трофические группы грибов» / Ред. Е.Ю. Воронина и др. М., 2014. С. 28–37. [Ordynets A.V., Volobuev S.V. Afilloforovye griby // Sb. mat.-lov X rabochego soveshch. komis. po izuch. makrom. i VI mikol. shkoly-konf. «Mitselial'nyi obraz zhizni i ekologo-troficheskie gruppy gribov» / Red. E.Yu. Voronina i dr. M., 2014. S. 28–37].
- Пармасто Э.Х. Определитель рогатиковых грибов СССР. М.; Л., 1965. 165 с. [Parmasto E.Kh. Opredelitel' rogakovyykh gribov SSSR. M.; L., 1965. 165 s.].
- Потатосова Е.Г. Грибы рода *Typhula* в СССР // Бот. журн. 1960. Т. 45, № 4. С. 567–572. [Potatosova E.G. Griby roda *Typhula* v SSSR // Bot. zhurn. 1960. T. 45. № 4. S. 567–572].
- Проценко Е.П. *Typhula borealis* Ekstrand на тюльпанах в СССР // Микология и фитопатология. 1967. Т. 2. Вып. 3.

- С. 107–109 [Protsenko E.P. *Typhula borealis* Ekstrand na tyul'panakh v SSSR // Mikologiya i fitopatologiya. 1967. T. 2. Вып. 3. S. 107–109].
- Проценко Е.П. Новые данные о склеротриальных болезнях тюльпанов // Микология и фитопатология. 1968. Т. 2. Вып. 3. С. 33–36. [Protsenko E.P. Novye dannye o sklerotrialy'nykh boleznnyakh tyul'panov // Mikologiya i fitopatologiya. 1968. T. 2. Вып. 3. S. 33–36].
- Сидорова И.И., Великанов Л.Л. *Pterula multifida* Fr.: Fr. – первая находка в центральной России // Микология и фитопатология. 1998. Т. 32. Вып. 2. С. 62 [Sidorova I.I., Velikanov L.L. *Pterula multifida* Fr.: Fr. – pervaya nakhodka v tsentral'noi Rossii // Mikologiya i fitopatologiya. 1998. T. 32, Вып. 2. S. 62].
- Синадский Ю.В., Ткаченко О.Б. Коррекция таксономической позиции грибов вызывающих тифулез тюльпанов // Микология и фитопатология. 1981. Т. 15. Вып. 5. С. 423–425. [Sinadskii Yu.V., Tkachenko O.B. Korrektsiya taksonomicheskoi pozitsii gribov vyzuyayushchikh tifulez tyul'panov // Mikologiya i fitopatologiya. 1981. T. 15. Вып. 5. S. 423–425].
- Ткаченко О.Б. Адаптация гриба *Typhula ishikariensis* S. Imai к обитанию в почве // Микология и фитопатология. 1995. Т. 25. Вып. 3. С. 40–45 [Tkachenko O.B. Adaptatsiya griba *Typhula ishikariensis* S. Imai k obitaniyu v pochve // Mikologiya i fitopatologiya. 1995. T. 25. Вып. 3. S. 40–45].
- Ткаченко О.Б., Хосино Т., Сайто И. Низкотемпературные склеротриальные грибы – паразиты растений, их биология и географическое распространение // Тр. междунар. конф. «Грибы в природных и антропогенных экосистемах». Т. 2. СПб., 2005. С. 233–237 [Tkachenko O.B., Khosino T., Saito I. Nizkotemperaturnye sklerotrialy'nye griby – parazity rastenii, ikh biologiya i geograficheskoe rasprostraneniye // Tr. mezhdunar. konf. «Griby v prirodnykh i antropogennykh ekosistemakh». T. 2. SPb., 2005. S. 233–237].
- Шереметьева Е.П. Иллюстрированный определитель грибов средней России. Ч. I. Нурочницесее, Thelephoraceae, Clavariaceae, Hydniaceae, Polyporaceae / Под ред. Ф.В. Бухгольца. Рига, 1908. 145 с. [Sheremet'eva E.P. Illyustrirovannyi opredelitel' gribov srednei Rossii. Chast' I: Нурочницесее, Thelephoraceae, Clavariaceae, Hydniaceae, Polyporaceae / Pod red. F.V. Bukhgol'tsa. Riga, 1908. 145 s.].
- Ширяев А.Г. Закономерности изменений долготно-секторальных комплексов клавариоидных грибов // 3-й съезд микологов России. Мат.-лы междунар. конф. 2012. С. 172 [Shiryayev A.G. Zakonomernosti izmenenii dolgotno-sektoral'nykh kompleksov klavarioidnykh gribov // 3-i s'ezd mikologov Rossii: Mat. mezhdunar. konf. 2012. S. 172].
- Ширяев А.Г. Пространственная дифференциация биоты клавариоидных грибов России: эколого-географический аспект. Автореф. докт. дис. М., 2014. 47 с. [Shiryayev A.G. Prostranstvennaya differentsiatsiya bioty klavarioidnykh gribov Rossii: ekologo-geograficheskii aspekt: Avtooref. doct. dis. M., 2014. 47 s.].
- Hoshino T., Tkachenko O.B., Tronsmo A.M., et al. Temperature sensitivity and freezing resistance among isolates of *Typhula ishikariensis* from Russia // Buvisindi. Icel. Agr. Sci. 2001. Vol. 14. P. 61–65.
- Martius H. Prodrumus florum mosquensis. М., 1812. 202 p.
- Tkachenko O.B., Matsumoto N., Shimanuki T. Mating patterns of East-European isolates of *Typhula ishikariensis* S. Imai with isolates from distant regions // Микология и фитопатология. 1997. Т. 31. Вып. 1. С. 68–72.
- Weinmann J.A. Hymeno- et Gasteromycetes hucusque in Imperio Rossico observatos. Petropoli. 1836. 676 h. XXXVIII tab.

Поступила в редакцию / Received 30.06.2015  
Принята к публикации / Accepted 18.12.2015

## NEW DATA ON CLAVARIOID FUNGI (BASIDIOMYCOTA) OF S.N. SKADOVSKY ZVENIGOROD BIOLOGICAL STATION SURROUNDS

A.G. Shiryayev<sup>1</sup>

There are 72 species of clavarioid fungi collected in the vicinity of S.N. Skadovsky Zvenigorod Biological Station of Moscow State University (Odintsovo area, Moscow province), and 63 species of them found here for the first time. The number of species known for Moscow province has increased by 47 and now stands at 78 species. However, this level of species richness at a regional scale is lower compared to other well-studied regions of Central Russia. Four species (*Clavaria zollingeri*, *Ramaria fennica*, *R. rubella*, *Sparassiss crispa*) proposed for inclusion in the new edition of the Red Book of Moscow province.

**Key words:** biodiversity, clavarioid fungi, distribution, Moscow province, Red Data book.

**Acknowledgement.** This study was funded by RFBR (project № 16-35-60093 mol\_a\_dk).

<sup>1</sup>Shiryayev Anton Grigorievich, Institute of Plant and Animal Ecology UrB RAS, Ekaterinburg (anton.g.shiryayev@gmail.com).

**Biological series**  
**Volume 121. Part 2**  
**2016**

C O N T E N T S

<b>Fomin S.V.</b> Features of Limb Skeleton of Elephant Shrews (Mammalia, Macroscelidea) . . . . .	3
<i>Mel'nikov Yu.I., Gagina-Skalon T.N.</i> Birds of Lake Baikal (From the End XIX on the Beginning of XXI Century): the Species Structure, Distribution and Character of Stay . . . . .	13
<i>Sviridov A.V., Kotov S.A.</i> Noctuid Moths (Lepidoptera: Noctuidae), new for Ivanovo Area. Noctuid Moths (Lepidoptera) new for different areas of the Russian Federation, 4 . . . . .	33
<i>Vlasov D.V., Nikitsky N.B.</i> The Fauna of Jewel Beetles (Coleoptera, Buprestidae) of Yaroslavl Oblast' . . . . .	36
<i>Elkanova M.Kh., Akhmetzhanova A.A., Elumeeva T.G., Onipchenko V.G.</i> Changes of Aboveground Phytomass Structure of Alpine Lichen Heath of the Northwestern Caucasus in Response to Long-Term Nutrient Addition . . . . .	47
<i>Evstigneev O.I., Solonina O.V.</i> European Bison and Maintenance of Biodiversity of Meadows (on the Example of Nature Reserve Bryansky Forest) . . . . .	59
<i>Kalinkina V.A.</i> The Making of a Life Form in the Ontogenesis of <i>Trifolium eximium</i> Steph. ex DC . . . . .	66
<i>Kazantseva E.S., Onipchenko V.G., Kipkeev A.M.</i> Age of Maturity of Alpine Short-Lived Herbaceous Plants, North-West Caucasus, Russia . . . . .	73
<i>Shiryayev A.G.</i> New Data on Clavarioid Fungi (Basidiomycota) of S.N. Skadovsky Zvenigorod Biological Station Surrounds . . . . .	81



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

1. 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. Правильно оформленные и подобранные рукописи следует направлять ПРОСТЫМ (НЕ заказным и НЕ ценным) почтовым отправлением по адресу: 125009, Москва, ул. Б. Никитская, 6, комн. 9, редакция «Бюллетеня МОИП. Отдел биологический» или по электронной почте на адрес: [moip\\_secretary@mail.ru](mailto:moip_secretary@mail.ru). секретарю редколлегии Ниловой Майе Владимировне (ботаника); рукописи по зоологии — куратору зоологии Свиридову Андрею Валентиновичу на адрес редакции. Контактные телефоны: (495)-939-27-21 (Нилова, ботаника), (495)-629-48-73 (Свиридов, зоология), (495)-697-31-28 (ведущий редактор издательства). Звонить в середине дня.

2. **Рукописи**, включая список литературы, таблицы 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 индекс УДК**. Подписи к рисункам 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.

3. **Текст работы должен быть набран на компьютере**. В редакцию представляется электронный вариант статьи и 2 экземпляра распечатки. Распечатка через 2 интервала шрифтом 12 кегля в WIN-WORD. Электронный вариант рукописи может быть представлен на CD-диске или по электронной почте. Текст можно сохранить с расширением .doc или .rtf.

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

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

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

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

*Нечаева Т.И.* Конспект флоры заповедника Кедровая Паадь // Флора и растительность заповедника Кедровая Паадь. 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 // Журн. Русск. бот. об-ва. 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.