

# ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

*Povolzhskiy Journal of Ecology*

Номер 1

2024

Number 1



Решением Президиума ВАК Министерства образования и науки РФ журнал включен в Перечень ведущих рецензируемых научных журналов и изданий, в которых рекомендуется публикация основных результатов диссертационных исследований на соискание ученой степени доктора и кандидата наук

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Ван П. С.</b> Организация лесных геосистем Нижнего Приамурья на примере заповедника «Комсомольский» .....	3
<b>Волкова В. Д., Федосеева Е. В., Терехова В. А.</b> Сорбционная активность микромицетов <i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl. и <i>Fusarium oxysporum</i> Schltdl. по отношению к меди .....	20
<b>Опарин М. Л., Сухов С. В., Опарина О. С.</b> Появление обыкновенного шакала (Mammalia, Caninae, <i>Canis aureus</i> Linnaeus, 1758) в Саратовской области, расширение ареала вида в регионе на фоне его экспансии в Европе и России ....	36
<b>Полынова Г. В., Полынова О. Е.</b> Специфичность размерной структуры краевых популяций номинативного подвида ушастой круглоголовки ( <i>Phrynocephalus mystaceus</i> ) (Agamidae, Reptilia) .....	52
<b>Сультсон С. М., Михайлов П. В., Горошко А. А., Демидко Д. А., Кулакова Н. Н., Слинкина О. А., Татаринцев А. И.</b> Экологическая характеристика резерваций сибирского шелкопряда ( <i>Dendrolimus sibiricus</i> ) (Insecta, Lasiocampidae) в условиях Алтае-Саянского горно-таежного лесного района ....	64
<b>Чунков М. М., Омарова Д. К., Суров А. В., Омаров К. З., Феоктистова Н. Ю.</b> Динамика температуры тела хомяка Радде ( <i>Mesocricetus raddei</i> ) (Cricetidae, Rodentia) в течение зимней спячки .....	79
<b>Широких И. Г., Гембицкая Е. А., Ашихмина Т. Я.</b> Распространение устойчивых к антибиотикам актинобактерий в почвах, подверженных разным видам антропогенного воздействия .....	98
<i>Содержание журнала за 2023 г.</i> .....	115
<i>Авторский указатель за 2023 г.</i> .....	119
<i>Правила для авторов</i> .....	121



## CONTENTS

<b>Van P. S.</b> Organization of forest geosystems in the Lower Amur region by a case study of the Komsomol'sky Nature Reserve .....	3
<b>Volkova V. D., Fedoseeva E. V., Terekhova V. A.</b> Copper ion sorption ability of <i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl. and <i>Fusarium oxysporum</i> Schltdl. micromycetes .....	20
<b>Oparin M. L., Sukhov S. V., Oparina O. S.</b> Occurrence of the golden jackal (Mammalia, Caninae, <i>Canis aureus</i> Linnaeus, 1758) in the Saratov region, expansion of its range in the region against the background of its expansion in Europe and Russia .....	36
<b>Polynova G. V., Polynova O. E.</b> Specific features of the size structure of marginal populations of the nominative subspecies of the secret toad-headed agama ( <i>Phrynocephalus mystaceus mystaceus</i> ) (Agamidae, Reptilia) .....	52
<b>Sultson S. M., Mikhailov P. V., Goroshko A. A., Demidko D. A., Kulakova N. N., Slinkina O. A., Tatarintsev A. I.</b> Ecological characteristics of the siberian silkmoth ( <i>Dendrolimus sibiricus</i> ) (Insecta, Lasiocampidae) habitat in the Saryan montane conifer forests ecoregion .....	64
<b>Chunkov M. M., Omarova D. K., Surov A. V., Omarov K. Z., Feoktistova N. Yu.</b> Body temperature dynamics of the Ciscaucasian hamster ( <i>Mesocricetus raddei</i> ) (Cricetidae, Rodentia) during hibernation .....	79
<b>Shirokikh I. G., Gembitskaya E. A., Ashikhmina T. Ya.</b> Spread of antibiotic-resistant actinobacteria in soils exposed to various types of anthropogenic impact .....	98
<i>Table of Contents 2023</i> .....	115
<i>Authors Index 2023</i> .....	119
<i>Rules for Authors</i> .....	121

Оригинальная статья

УДК 911.52+91.001.5+502.4

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-3-19>

## ОРГАНИЗАЦИЯ ЛЕСНЫХ ГЕОСИСТЕМ НИЖНЕГО ПРИАМУРЬЯ НА ПРИМЕРЕ ЗАПОВЕДНИКА «КОМСОМОЛЬСКИЙ»

П. С. Ван

ФГБУ «Заповедное Приамурье»

Россия, 680000, г. Хабаровск, ул. Серышева, д. 60

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН

Россия, 679016, г. Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, д. 4

Поступила в редакцию 20.02.2023 г., после доработки 04.08.2023 г., принята 12.08.2023 г., опубликована 20.03.2024 г.

**Аннотация.** Данная работа посвящена структурно-функциональной организации лесных геосистем заповедника «Комсомольский», расположенного на юге Нижнего Приамурья. В статье рассматривается модель ландшафтной организации, построенная с помощью методов теории информации и представляющая собой блок-схему, состоящую из оргграфов, в центре которых находятся ландшафтные признаки. Данная модель является доработанным вариантом ранее опубликованной для исследуемой территории модели. Она построена на основе более обширного полевого материала и с добавлением ранее не используемых ландшафтных признаков. В полученной модели преобладают слабые связи средней густоты, что может говорить об устойчивости формирующихся здесь лесных геосистем. В результате анализа подтверждено, что главными факторами, определяющими структуру лесных геосистем заповедника «Комсомольский», являются высотно-экспозиционная зональность, абсолютная высота, литология коренных пород, а также гидротермический режим почв. Выявлено, что запас древесины напрямую связан с литомассой гумусового почвенного горизонта: он уменьшается с увеличением литомассы. Продукция травостоя сильно зависима от крутизны склона: она снижается при ее возрастании. Отдельные связи выявлены для растительных ярусов. Высота травостоя уменьшается с возрастанием абсолютной высоты и количества литомассы в почве. Флористическое разнообразие травостоя сильно различается по группам ландшафтных фаций и достигает максимума на привершинных участках склонов и у подножия. Высота кустарникового яруса более всего зависит от влажности почв, литологии коренных пород и литомассы: уменьшается с увеличением влажности и возрастает с увеличением количества литомассы. Для всех признаков, характеризующих древесный ярус, связь выявлена только с количеством литомассы в почве, увеличение которого оказывает на него угнетающее влияние.

**Ключевые слова:** ландшафтная организация, структурно-функциональная организация, лесные геосистемы, Нижнее Приамурье, Комсомольский заповедник, ландшафтные связи

*Соблюдение этических норм.* В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

*Конфликт интересов.* Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

---

✉ Для корреспонденции. ФГБУ «Заповедное Приамурье».

ORCID и e-mail адрес: Ван Полина Сергеевна: <https://orcid.org/0000-0001-7588-7003>, [vanpolina8710@mail.ru](mailto:vanpolina8710@mail.ru).

**Для цитирования.** Ван П. С. Организация лесных геосистем Нижнего Приамурья на примере заповедника «Комсомольский» // Поволжский экологический журнал. 2024. № 1. С. 3 – 19. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-3-19>

## ВВЕДЕНИЕ

В работах, посвященных исследованию ландшафтов Нижнего Приамурья, основное внимание уделено их описанию и типизации (Никонов, 1975; Климина, 2018), что имеет важное инвентаризационное значение. В то же время закономерности пространственного распределения лесных гео- и экосистем региона остаются недостаточно изученными и исследуются лишь в последние годы (Петренко, 2017; Петренко, Коломыц, 2018; Ван, Юрикова, 2019; Шарая, Ван, 2021; Sharaya, Van, 2022). Между тем именно поиск пространственных закономерностей позволяет вскрыть внутренние механизмы структурно-функциональной организации геосистем, ответить на вопросы: почему, как и, что немаловажно, насколько одни элементы геосистемы связаны с другими?

Заповедник «Комсомольский» расположен в Амурско-Приморской физико-географической стране, Нижнеамурской области и южной приграничной части одноименной с ней провинции (Криволуцкий, 1968). Рельеф заповедника низко- и среднегорно-долинный. В соответствии с ландшафтной картой Хабаровского края (Климина, 2007) на территории заповедника выделяется три вида ландшафта. Большая часть территории лежит в пределах горно-таежных ландшафтов складчато-глыбовых, глыбовых и вулканических гор и нагорий. Ландшафты межгорных и внутригорных равнин зоны хвойно-широколиственных лесов занимают правобережную приустьевую часть Горина. Ландшафты пойм горных и равнинных рек ивово-мелколиственные с заболоченными лугами и низинами занимают остальную часть долины реки Горин и пойму Амура.

Территория находится в субпацифическом долготном секторе, что обуславливает здесь муссонный климат с элементами континентальности. В широтном отношении заповедник находится в пограничном положении и входит в южнотаежную, подтаежную и субнеморальную зоны, включая в себя темнохвойные, хвойно-широколиственные и широколиственные леса (Мартыненко, Бочарников, 2008). Темнохвойные леса представлены горными ельниками, а также елово-пихтовыми зеленомошными; хвойно-широколиственные – кедрово- и елово-пихтово-широколиственными; широколиственные – дубняками и долинными ясеневыми лесами. Горные ельники распространены по влажным тенивым склонам северной, северо-восточной и восточной экспозиций. Елово-пихтовые зеленомошные и елово-широколиственные леса произрастают в долинах небольших горных рек, занимая плоские поверхности террас. Кедрово-широколиственные леса занимают прогретые сухие вершины и склоны гор, а также распадки ключей. Дубняки тяготеют к крутым солнцепечным сухим каменистым склонам. Долинные широколиственные леса из ясеня маньчжурского распространены на небольших площадях в пойме реки Горин и его притоках. Лиственный лес наиболее распространен в заповеднике и «пластичны» в выборе местопроизрастаний, поскольку помимо коренных являются, наряду с березняками и осинниками, еще и вторичными послепо-

жарными вариантами различных типов леса. Редкостойные лиственничные мари занимают бессточные западины и заболоченные долины рек. Под лесными сообществами распространены почвы буроземного типа: в южнотаежных и подтаежных лесах – буроземы грубогумусовые, а в субнеморальных – буроземы.

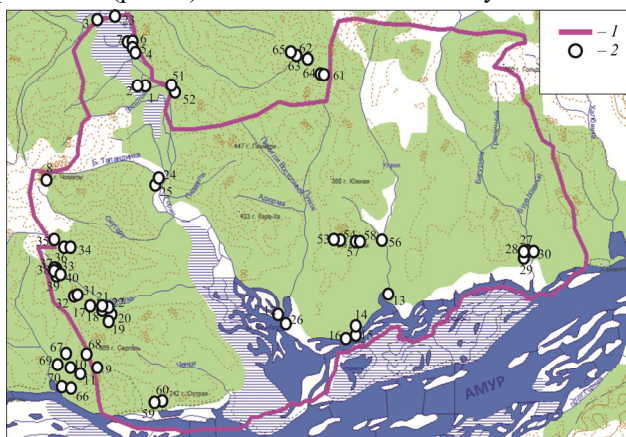
Заповедник «Комсомольский» расположен на границе бореальных и суббореальных лесов и входит в притихоокеанский зональный географический экотон (Коломыц, 2005). В связи с этим местные эко- и геосистемы должны быть менее устойчивыми и более восприимчивыми к изменениям внешней среды, чем в центральной части региона, что даст благодатную почву для проводимых здесь исследований их ландшафтной организации.

Ранее нами опубликована обобщенная генерализованная модель ландшафтной организации лесных геосистем заповедника «Комсомольский» (Петренко, 2017). Представленная здесь модель – ее доработанный вариант, включающий большее количество признаков, рассчитанных на основе более обширного полевого материала, что позволяет уточнить особенности структурно-функциональной организации лесных геосистем заповедника «Комсомольский».

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

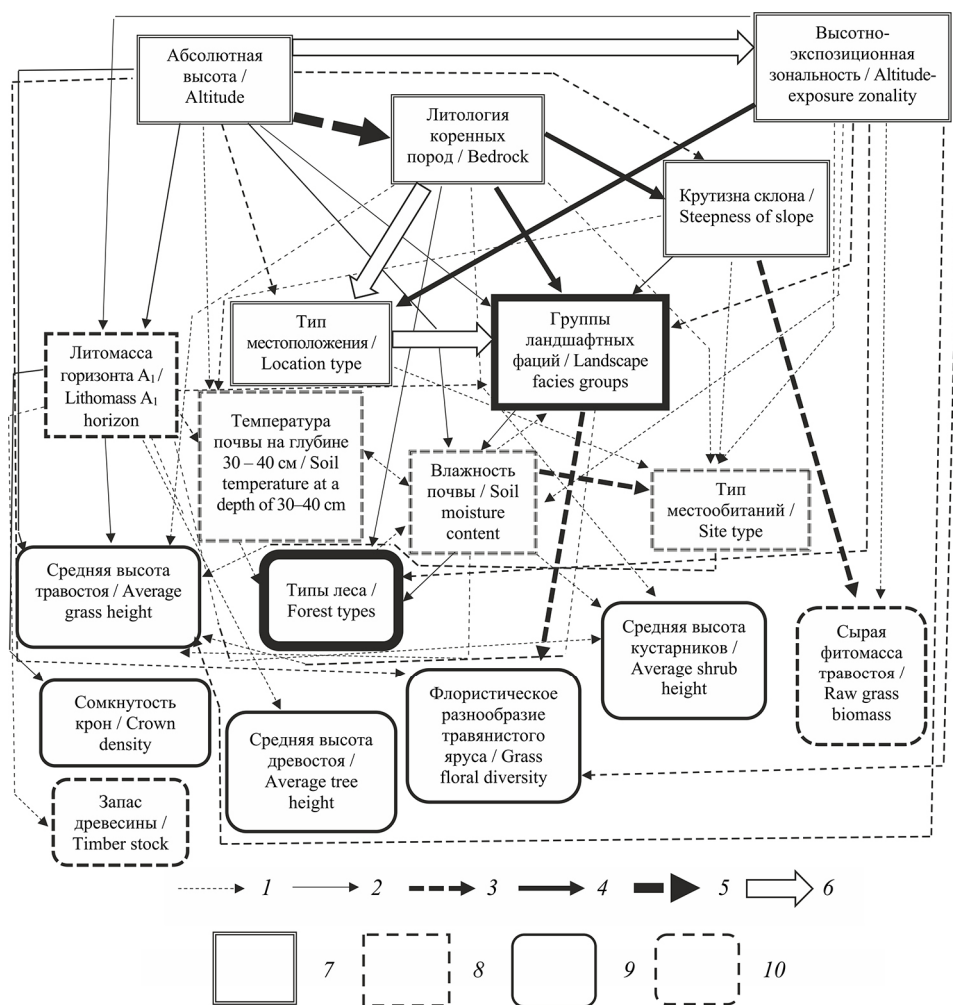
В летний период 2011, 2012, 2014 и 2016 гг. на территории заповедника «Комсомольский» проведены ландшафтно-экологические исследования с закладкой и описанием 60 пробных площадей (рис. 1) в местах произрастания лесов в разных типах локальных местоположений – геотопах. На пробных площадях размером 20×20 м описывали почвенный профиль, геоботанические площади, микрорельеф; измеряли температуру и влажность почвы на разных глубинах; собирали данные по фитомассе и запасу древесины. На каждой пробной площади был собран эмпирический материал по 19 признакам (рис. 2). Основная их часть получена по известным методикам сбора полевого материала (Берущавили, Жучкова, 1997; Добровольский, 1982). Некоторые признаки требуют дополнительного пояснения.

*Высотно-экспозиционная зональность* (дислокационная зональность (Гарцман, 1971)) – геокомпонентный признак, сочетающий абсолютную высоту и соллярную экспозицию склона. *Литология коренных пород* выявлялась по гидрогеологической карте Хабаровского края. *Тип ло-*



**Рис. 1.** Карта пробных площадей заповедника «Комсомольский»: 1 – граница заповедника; 2 – пробная площадь

**Fig. 1.** Map of sample plots in Komsomol'sky Nature Reserve: 1 – reserve boundary; 2 – sample plot



**Рис. 2.** Общая информационно-статистическая модель структурно-функциональной организации лесных геосистем заповедника «Комсомольский». Нормированные коэффициенты сопряженности  $K(A; B)$ : 1 – 0.101 – 0.130; 2 – 0.131 – 0.160; 3 – 0.161 – 0.190; 4 – 0.191 – 0.220; 5 – 0.221 – 0.250; 6 – 0.301 – 0.440. Геокомпонентные признаки: 7 – геоморфологические, эдификаторы; 8 – почвенные, ретрансляторы; 9 – структурные фитоценоотические, индикаторы; 10 – функциональные фитоценоотические, индикаторы. Жирной рамкой выделены комплексные ландшафтные и фитоценоотические признаки

**Fig. 2.** General information-statistical model of the structural-functional organization of the forest geosystems in Komsomol'sky Nature Reserve. Normalized contingency coefficients  $K(A; B)$ : 1 – 0.101–0.130; 2 – 0.131–0.160; 3 – 0.161–0.190; 4 – 0.191–0.220; 5 – 0.221–0.250; 6 – 0.301–0.440. Landscape features: 7 – geomorphological, edificators; 8 – soil, repeaters; 9 – structural phytocenotic, indicators; 10 – functional phytocenotic, indicators. The bold frame highlights complex landscape and phytocenotic features

кального местоположения определен в соответствии с системой местных локальных сопряжений (Глазовская, 1964). Группы ландшафтных фаций (Сочава, 1962) выделены по сочетанию типов местоположений и солярной экспозиции склонов. Они относятся к геосистемам локального уровня – топогеосистемам. Типы местобитаний даны как сочетание механического состава почв и их влажности по шкале П. С. Погребняка (1968). Типы леса выделены с помощью доминантного (эколого-физиономического) подхода к классификации растительности, при котором растительные сообщества объединяются в группы по доминантам различных ярусов (Александрова, 1969; Работнов, 1978). Запас древесины определялся по общей таблице биологической продуктивности полных насаждений (Швиденко и др., 2008) на основе полевых данных о высоте, возрасте и бонитете лесообразующей породы деревьев. Мету флористического разнообразия травяно-кустарничкового яруса рассчитывали по формуле Шеннона (1963).

Для оценки системной организации лесных топогеосистем применялись методы теории информации, доказавшие свою эффективность в подобных исследованиях (Коломыц, 2005, 2008; Залиханов и др., 2010; Петренко, 2017; Максимова и др., 2019). Качественные признаки ранжировались по баллам. Разбиение количественных признаков проведено так, чтобы полученные градации давали распределение, близкое к нормальному. Использован основной параметр информационно-статистических связей – нормированный коэффициент сопряженности  $K(A; B)$  явления  $A$  (зависимой переменной) с фактором  $B$  (в каждой паре признаков).  $K(A; B)$  позволяет определить, что от чего зависит и насколько. Данный коэффициент рассчитывается по формуле:

$$K(A; B) = \frac{2^{T(A, B)} - 1}{2^{H_{\min}} - 1} \times 100\%,$$

где  $T(A, B)$  – информационная мера связи между  $A$  и  $B$ , выраженная в битах;  $H_{\min}$  – минимальная неопределенность одного из двух признаков, выраженная в битах (Пузаченко, Скулкин, 1981).

Для уточнения всей системы направлений связей рассчитывались статистические меры связи  $K(B / A)$  и  $K(A / B)$ . При  $K(B / A) > K(A / B)$  принималось, что преобладает входное воздействие от  $B$  к  $A$ , а при  $K(B / A) < K(A / B)$  – выходное от  $A$  к  $B$ ; при  $K(B / A) \approx K(A / B)$  считалось, что признаки  $A$  и  $B$  в равной мере воздействуют друг на друга.

В соответствии с требованиями информационного анализа статистическая выборка, состоящая из менее 100 точек, допускает разбиение каждого признака не более чем на 5 – 7 градаций. Проведенная нами проверка по критерию  $\chi^2$  (Митропольский, 1971) показала, что при таком квантовании  $K(A; B)$  меньший 0.07 часто оказывается недостоверным, поэтому все связи с коэффициентами ниже указанного порога исключались из анализа. Степень тесноты связей по  $K(A; B)$  оценивалась, исходя из положения: значение  $K(A; B) = 0.19$  соответствует коэффициенту корреляции 0.7 (Пузаченко, Скулкин, 1981). Для эмпирического материала такая статистическая связь является высокой.

Для оценки распределения явления в границах данного фактора проводился ординационный (градиентный) анализ бинарных отношений признаков (Коломыц,



2008). С этой целью устанавливалась система экологических ниш каждого значения (градации)  $a_i$  явления  $A$  в пространстве значений  $b_j$  фактора  $B$ . Экологическая ниша данного явления – это область его распространения в одном из пространств экологического фактора. Частный коэффициент связи рассчитывается по формуле:

$$C(a_i / b_j) = \frac{p(a_i / b_j)}{p(a_i)}.$$

Здесь  $p(a_i / b_j)$  – условная вероятность  $a_i$  по  $b_j$ , а  $p(a_i)$  – априорная вероятность данной градации явления  $A$  в предположении его полной независимости от фактора  $B$ , когда  $p(a_i / b_j) = p(a_i)$ . Связь считается значимой при  $C(a_i / b_j) > 1$ . Градации фактора с наибольшими значениями  $C(a_i / b_j)$  образуют экологический оптимум (обозначается символом «+»), остальные градации относятся к «размытой» части ниши (символ «\*»). В области экологического оптимума система рассматривается как наиболее устойчивая к внешним воздействиям. Кривая, проведенная через экологические доминанты явления, дает общую картину ординации явления по данному фактору. При наличии в векторе-столбце экологической ниши двух отстоящих друг от друга доминантов между ними образуется зона толерантности – неустойчивого равновесия (обозначается заштрихованной областью).

Подготовительную обработку данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010 (Microsoft Corp.), информационно-статистический анализ выполнен с помощью аналитической программы «Ecolog» («Леспроект», Нижний Новгород).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате получена модель структурно-функциональной организации лесных геосистем заповедника «Комсомольский». Модель представляет собой блок-схему, состоящую из орграфов, в центре которых находятся основные геокомпонентные ландшафтные признаки. Стрелками указано направление связей. Толщина стрелки говорит о силе связей. Элементы модели расположены сверху вниз по мере уменьшения их ландшафтообразующих свойств и возрастания индикационных.

Верхний эшелон модели составляют ландшафтообразующие геолого-геоморфологические признаки (см. рис. 2). Это так называемые эдификаторы системы (Коломыц, 2008; Петренко, 2017) – первичные признаки, определяющие структуру ландшафтов.

Вторую группу связей образуют ретрансляторы, то есть основные передатчики внешних сигналов географической среды во внутрь ландшафтной структуры. Они транслируют полученные от ландшафтообразующих признаков связи далее вниз по системе геокомпонентных признаков.

Третий эшелон связей – индикаторы системы – элементы, являющиеся продуктом ландшафтной организации – растительные сообщества, их структурные характеристики и функциональные элементы системы.

В отличие от построенной ранее модели (Петренко, 2017) в новую добавлены 8 геокомпонентных признаков – литомасса, а также все фитоценоотические признаки, кроме типов леса. Не вошли в новую модель 4 признака: зональные группы леса, выделяемые на основе флористического разнообразия травостоя; и расчет-

ные характеристики, описывающие продукцию и продуктивность леса – общая зеленая масса, продукция зеленой массы и лесного фитоценоза за год. Таким образом, из настоящей модели исключены расчетные функциональные признаки лесных геосистем и оставлены характеристики, измеряемые непосредственно в поле. Из анализа удалены все нелесные пробные площади в количестве 9 и дополнительно описано 5 лесных площадей.

В полученной модели преобладают слабые связи ( $K(A; B) = 0.101 - 0.13$ ) средней густоты. Это может говорить о достаточной независимости и устойчивости формирующихся здесь лесных геосистем к изменениям внешней среды (климатическим, антропогенным и другим). Такая структура может быть следствием нахождения заповедника на границе бореальных и суббореальных лесов, в связи с чем здесь формируются буферные (смешанные) лесные экосистемы с повышенным флористическим и фитоценоотическим разнообразием. Для сравнения, в подобных моделях, построенных для Русской равнины, больше всего сильных связей ( $K(A; B) = 0.161 - 0.22$ ) (Коломыц, 2005, 2008).

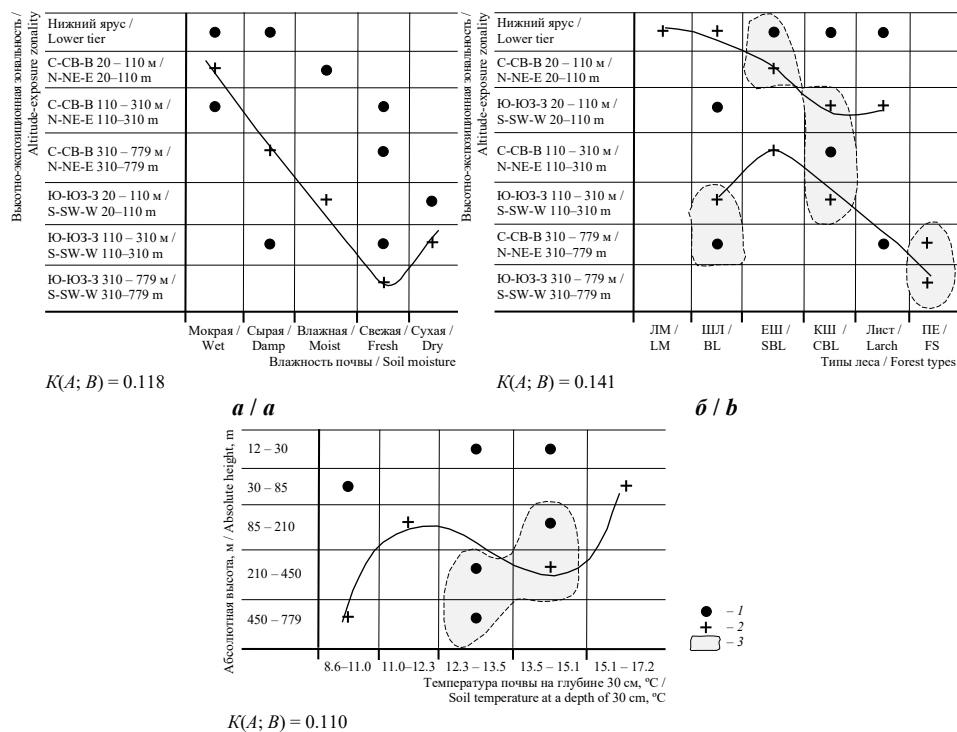
Самые сильные связи образуются у ландшафтообразующих признаков между собой ( $K(A; B) = 0.19 - 0.44$ ), что вполне очевидно и не говорит об их большей влиятельной роли. Например, абсолютная высота влияет на высотно-экспозиционную зональность ( $K(A; B) = 0.36$ ), литология коренных пород – на тип местоположения ( $K(A; B) = 0.44$ ). Что касается связей между этими признаками и элементами, находящимися в их прямой зависимости и стоящих ниже по рангу, то по их суммарной силе здесь выделяется высотно-экспозиционная зональность ( $K(A; B) = 0.69$ ). Она влияет как непосредственно на ретрансляторы системы, такие как влажность почвы, группы ландшафтных фаций, тип местообитания, так и напрямую на индикаторы – лесные сообщества, их морфологические особенности и продукцию лесных геосистем. Так, например, на рис. 3, а видно, что на северных и северо-восточных склонах влажность почвы наибольшая, а на южных и юго-западных – наименьшая. Причем с возрастанием высоты в целом идет тенденция к уменьшению влажности.

Другой пример – распределение лесных сообществ в зависимости от градаций высотно-экспозиционной зональности (см. рис. 3, б). Лиственничные мари сосредоточены в нижнем ярусе. Широколиственные леса оптимально развиваются в нижнем ярусе и на юго-западных склонах на высоте 110 – 310 м. Елово-широколиственные леса распространены от нижнего яруса до высоты 310 м по северным и северо-восточным склонам. Для кедрово-широколиственных лесов лучшие места произрастания – юго-западные склоны на малых и средних высотах (от 20 до 310 м). При этом они могут встречаться и в нижнем ярусе, и на северных и северо-восточных склонах средних высот – 110 – 310 м. Лиственничники оптимально развиваются на южных и юго-западных склонах малых высот. Пихтово-еловые леса согласно высотной поясности занимают верхние участки склонов и гребни низко- и среднегорий вне зависимости от экспозиции.

Важная роль высотно-экспозиционной зональности в структуре лесных геосистем заповедника «Комсомольский» отмечена в наших предыдущих исследованиях (Петренко, 2017). Выявлены некоторые уточнения в распределении лесов в срав-

нении с результатами ранее проведенного анализа. Например, широколиственные леса в заповеднике «Комсомольский» достигают экологического оптимума в долинах и на южных и юго-западных склонах со средними высотами (110 – 310 м), а не в нижних участках (20 – 110 м) северных и северо-восточных склонов, как отмечалось ранее.

Сама по себе абсолютная высота также сохраняет свое ландшафтообразующее значение на полигоне Комсомольского заповедника, хотя и меньшее чем предыдущий фактор. Она напрямую воздействует на гидротермические условия почвы ( $K(A; B) = 0.11$  для температуры и  $K(A; B) = 0.14$  для влажности почвы) и количест-

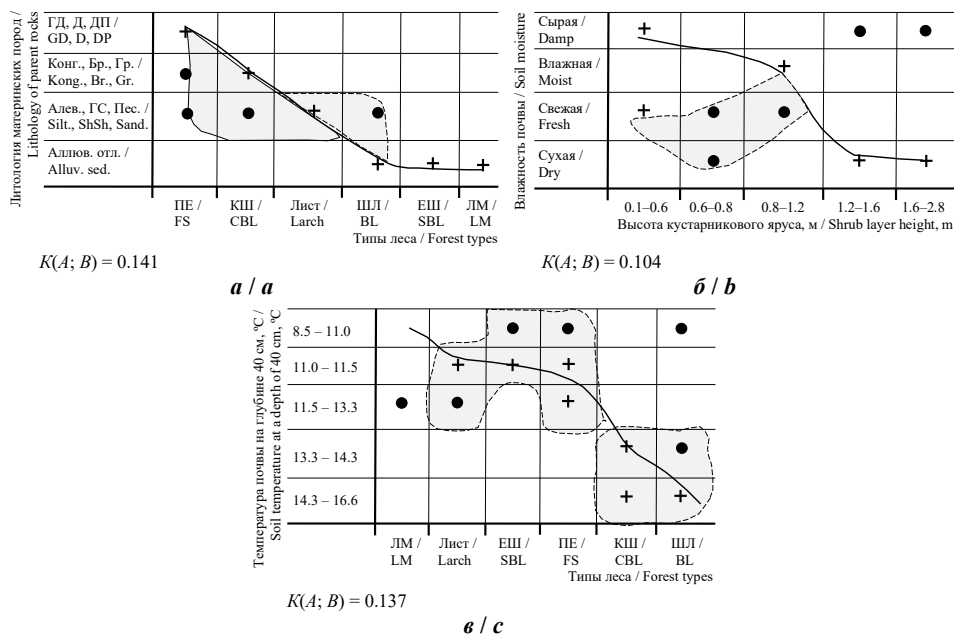


**Рис. 3.** Распределение влажности почвы (а) и типов леса (б) в пространстве высотно-экспозиционной зональности и сопряжение температуры почвы с абсолютной высотой (в): 1 – пределы распространения явления А в пространстве фактора В, 2 – экологический оптимум явления А, 3 – область распространения явления А в пространстве фактора В; ЛМ – лиственничная марь, ШЛ – широколиственный, ЕШ – елово-широколиственный, КШ – кедрово-широколиственный, Лист – лиственный, ПЕ – пихтово-еловый

**Fig. 3.** Soil moisture content (a) and forest types (b) distribution in the space of altitudinal-exposure zonality and soil temperature-altitude relationship (c): 1 – A phenomenon limits in the B factor space, 2 – A phenomenon ecological optimum, 3 – A phenomenon area in the B factor space; LM – larch marsh, BL – broad-leaved, SBL – spruce-broad-leaved, CBL – cedar-broad-leaved, List – larch, FS – fir-spruce

во литомассы в гумусовом горизонте почвы ( $K(A; B) = 0.14$ ). Температура почвы имеет наибольшие значения на максимальных высотах и наименьшие – на минимальных, что связано с выходом коренных пород, охлаждающих почву на вершинах и в верхних частях склонов (см. рис. 3, в). Абсолютная высота и соллярная экспозиция склона отмечены в качестве ведущих факторов в распределении растительности другими авторами в горно-таежном лесном поясе Сибири (Ключников и др., 2008; Соколова, 2016; Самдан, 2021) и в горных лесах юга Дальнего Востока (Гарцман, 1971).

Литология коренных пород – еще один важный фактор-эдификатор. Как видно из модели, типы лесных сообществ в большей мере определяются именно ей ( $K(A; B) = 0.14$ ) (рис. 4). Елово-пихтовые леса предпочитают произрастать на гранодиоритах, диоритах и диоритовых порфиритах, кедрово-широколиственные леса – на конгломератах, брекчиях и гравелитах, лиственничники – на песчаниках и глинистых сланцах, широколиственные леса – как на песчаниках и глинистых сланцах, так и на аллювиальных отложениях, а елово-пихтово-широколиственные



**Рис. 4.** Распределение типов леса в пространстве литологии коренных пород (а) и температуры почвы (в); сопряженность высоты кустарников с влажностью почвы (б): ГД, Д, ДП – гранодиориты, диориты, диоритовые порфириды; Конг., Бр., Гр. – конгломераты, брекчии, граниты; Алев., ГС, Пес. – алевролиты, глинистые сланцы, песчаники; Аллюв. отл. – аллювиальные отложения. Условные обозначения см. рис. 3

**Fig. 4.** Forest types distribution in the lithology of parent rocks (a) and soil temperature space (c); shrub height/soil moisture content relationship (b): GD, D, DP – granodiorites, diorites, and diorite porphyrites; Kong., Br., Gr. – conglomerates, breccia, and granites; Silt., ShSh, Sand. – siltstones, shaking shales, and sandstones; Alluv. sed. – alluvial sediments. See Fig. 3 for symbols

леса и лиственничные мари занимают участки исключительно на аллювиальных отложениях (см. рис. 4, а). Примечательно, что на песчаных и глинистых породах могут произрастать практически все типы леса, за исключением переувлажненных последних двух типов леса. Подобные результаты были получены нами ранее (Петренко, 2017). Кроме того, от литологии пород зависит высота кустарникового и травянистого ярусов ( $K(A; B) = 0.13$ ). Соколова Г. Г. (2016) в своей работе также отмечает, что литология оказывает существенное влияние на видовое распределение растений.

Влияние крутизны склона выявлено только на продукцию травостоя, при этом связь между ними достаточно сильная ( $K(A; B) = 0.17$ ). Количество фитомассы резко снижается при возрастании крутизны склона. Так, на пологих склонах с крутизной  $0 - 15^\circ$  продукция травостоя может достигать  $2000 \text{ г/м}^2$ , на склонах средней крутизны  $15 - 30^\circ$  ее значения снижаются до  $400 \text{ г/м}^2$ , на крутых склонах  $30 - 50^\circ$  – до  $200 \text{ г/м}^2$  и, наконец, на очень крутых склонах  $50 - 60^\circ$  – до  $90 \text{ г/м}^2$ .

Тип местоположения, относящийся к ведущим ландшафтообразующим признакам (Глазовская, 1964), не оказывает существенного влияния на ландшафтную организацию геосистем. Однако в условиях «дряхлого» денудационно-аккумулятивного рельефа Русской равнины (Коломыц, 2008) этот признак показал себя мощным эдификатором, определяющим влажность почвы и типы леса.

Наиболее сильный ретранслятор модели – количество литомассы в почвенном горизонте  $A_1$  или каменистость гумусового горизонта почвы. Общая сила исходящей связи составляет  $K(A; B) = 0.896$ . Литомасса, напрямую зависящая от высоты, воздействует на высоту растительных ярусов, СК древостоя и запас древесины. Так, при возрастании количества литомассы в почве до 40% СК и запас древесины резко начинают сокращаться. Кроме того, от литомассы частично зависят гидро-термические условия почвы.

Ретранслятор меньшей силы – влажность почвы ( $K(A; B) = 0.217$ ). Она, как отмечалось и ранее, оказывает сильное влияние на распределение лесов ( $K(A; B) = 0.16$ ) (Петренко, 2017). Кроме того, влажность почвы определяет высоту кустарников и травостоя. Так, наиболее благоприятные условия для произрастания кустарников наблюдаются на сухих почвах (высота до 3 м), наименее – на переувлажненных (0.1 – 0.6 м) (см. рис. 4, б). При средних показателях влажности высота кустарников варьируется от минимальных до средних значений (0.1 – 1.2 м). Например, шиповник иглистый (*Rosa acicularis* Lindley, 1820) в елово-пихтовом лесу на переувлажненной почве имеет среднюю высоту 0.4 м, а при средней увлажненности – 0.5 м. Следует отметить, что СК при этом, отвечающая за освещенность, в первом случае составляет 0.4, а во втором 0.7 балла, что свидетельствует о непричастности данного фактора к разнице высот кустарников в данном случае. Другой пример – рябинник рябинолистный (*Sorbaria sorbifolia* (L.) Braun, 1860) в том же типе леса на влажной почве и при СК 0.7 балла имеет высоту 0.7 м, а на сухой почве при СК 0.9 баллов – 1 м.

Влияние температуры почвы на глубине 30 – 40 см выявилось только на типы лесных сообществ ( $K(A; B) = 0.137$ ). На наиболее холодных почвах произрастают лиственничные мари (температура почвы на глубине 40 см  $8.5 - 11^\circ\text{C}$ ) (см. рис. 4, в). Терпимость к низким температурам проявляют лиственничники и елово-

широколиственные леса ( $11 - 11.5^{\circ}\text{C}$ ), а также пихтово-еловые леса, распространенные на почвах как со сравнительно низкой, так и со средней температурой ( $11 - 13.3^{\circ}\text{C}$ ). Представители неморальной флоры – кедрово-широколиственные и широколиственные леса занимают наиболее прогретые участки с максимальными значениями температуры почвы ( $13.3 - 16.6^{\circ}\text{C}$ ).

Тупиковым ретранслятором, т.е. имеющим много входящих связей при отсутствии исходящих, оказался тип местообитания. Интересно, что в подобных исследованиях на Русской равнине (Коломыц, 2008) влажность почвы и тип местообитания проявили себя как более сильные факторы, влияющие на типы леса.

Индикаторы модели – типы леса, их морфометрические параметры и продукция. Наиболее зависимым элементом системы, то есть имеющим большое количество входящих связей, является травянистый ярус, а именно его высота. На нее влияют практически все эдификаторы и ретрансляторы (общая сила входящих связей  $K(A; B) = 0.72$ ), но больше всего литомасса ( $K(A; B) = 0.15$ ) и высота местности ( $K(A; B) = 0.134$ ). Наличие литомассы в почве резко понижает средние значения высоты травостоя. Так, при полном ее отсутствии в гумусовом горизонте почвы вариативность высоты травостоя составляет от 10 до 90 см. В то же время даже при незначительном количестве литомассы (от 10%) максимальные значения высоты снижаются до 50 см.

К индикаторам меньшей силы относится флористическое разнообразие травостоя ( $K(A; B) = 0.392$ ), которое напрямую определяется группами ландшафтных фаций ( $K(A; B) = 0.173$ ), а также связано с высотной-экспозиционной зональностью и собственно высотой. Так, наибольшее флористическое разнообразие травостоя выявлено для элювиальных низкогорных (привершинных) и трансаккумулятивных подгорных (у подножия склонов) групп ландшафтных фаций – 4.17 и 4.08 бит соответственно. Наименьшее значение – 2.38 бит – характерно для супераккумулятивных групп ландшафтных фаций, находящихся на переувлажненных бессточных западинах на равнинах и в речных долинах. Другими авторами также подтверждается, что флористическое разнообразие травянистых растений зависит прежде всего от абсолютной высоты и экспозиции склона (Миркин и др., 2010; Wang и др., 2019). Однако в этих же работах говорится о влиянии на видовое богатство влажности почвы и крутизны склона. В нашей работе последних связей не выявлено. Интересно, что изначально в модели проводился анализ флористического разнообразия для всех растительных ярусов, но среди анализируемых элементов связь удалось обнаружить только с травянистым ярусом.

Высота кустарникового яруса зависит, как мы уже выяснили, от влажности почвы, а также литомассы и литологии коренных пород (общая сила связи  $K(A; B) = 0.365$ ). Причем повышенная каменистость почв сказывается положительно на высоте кустарникового яруса, в отличие от травянистого. Что касается литологического состава коренных пород, то на таких скалистых породах, как гранодиориты, конгломераты, брекчии высота кустарников минимальная (0.1 – 0.6 м), на породах более облегченного механического состава – алевролиты, пески, глинистые сланцы – средняя (0.6 – 1.2 м), и на аллювиальных отложениях с богатыми питательными веществами почвами – максимальная (1.5 – 2.8 м).

Древесный ярус – наиболее независимый индикатор системы ландшафтных связей. Из представленных ландшафтных признаков существенное влияние на него оказывает только литомасса, что отражается на СК ( $K(A; B) = 0.144$ ), высоте древостоя ( $K(A; B) = 0.12$ ) и запасе древесины ( $K(A; B) = 0.13$ ). Так, например, большая вариативность СК деревьев от 0.1 до 0.9 баллов характерна для почв с количеством литомассы в гумусовом горизонте от 0 до 30%. При повышении этого показателя до 50% и выше СК резко снижается до 0.1 – 0.2 баллов.

Сырая надземная фитомасса травостоя, также характеризующая продукцию лесного фитоценоза, напрямую зависит, как уже отмечалось ранее, от крутизны склона и высотно-экспозиционной зональности. Минимальные значения фитомассы наблюдаются на наибольших и средних высотах (110 – 770 м) южных склонов, а максимальная – на северных и северо-восточных склонах малых и наибольших высот (20 – 110 м и 310 – 770 м соответственно).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленная в данной работе модель организации лесных геосистем южной части Нижнего Приамурья – доработанный вариант построенной ранее модели для этой территории. Благодаря использованию более обширного полевого материала и за счет введения дополнительных признаков для анализа она существенно дополнена. Основные полученные результаты подтверждаются предшествующей моделью, но имеется и ряд важных уточнений.

1. Добавленный в анализ признак «литомасса» показал себя как наиболее influential фактор, определяющий структурные особенности растительности и продукцию древостоя. Так, с ростом литомассы в почве до определенного предела резко сокращается СК ( $K(A; B) = 0.144$ ), запас древесины ( $K(A; B) = 0.13$ ) и высота травяно-кустарничкового яруса ( $K(A; B) = 0.15$ ), высота кустарничкового яруса ( $K(A; B) = 0.131$ ), напротив, возрастает.

2. Выявлена сильная связь между крутизной склона и продукцией травянистого яруса ( $K(A; B) = 0.17$ ). Количество фитомассы резко снижается при возрастании крутизны склона. Кроме того, фитомасса имеет сильную связь с высотно-экспозиционной зональностью: минимальна на солнцепечных склонах в пределах высот 110 – 770 м, максимальна на теневых склонах при высоте 20 – 110 и 310 – 770 м.

3. Влажность почвы и литология коренных пород – важные факторы, определяющие высоты кустарничкового и травяно-кустарничкового ярусов. С ростом влажности высота кустарничкового яруса сокращается ( $K(A; B) = 0.161$ ), а травянистого возрастает ( $K(A; B) = 0.161$ ). При этом наибольшей высоты эти растительные ярусы достигают на аллювиальных отложениях ( $K(A; B) = 0.13$  и  $0.127$  для кустарничкового и травянистого ярусов соответственно).

4. Флористическое разнообразие травянистого яруса определяется группами ландшафтных фаций ( $K(A; B) = 0.173$ ) и высотно-экспозиционной зональностью ( $K(A; B) = 0.113$ ). Наибольших значений оно достигает на хорошо прогретых вершинах и у подножия склонов, наименьших – на верхних участках теневых склонов и переувлажненных участках заболоченной поймы.

5. Отказ от признаков, отвечающих за продукцию лесных геосистем и полученных расчетным путем, в пользу измеряемых непосредственно в поле позволило получить более корректные результаты.

Таким образом, полученные выводы помогли существенно расширить и уточнить основные закономерности структурно-функциональной организации лесных геосистем Нижнего Приамурья на границе бореальных и суббореальных лесов.

*Автор благодарит доктора географических наук Э. Г. Коломыца за предоставление аналитической программы «Ecolog».*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Александрова В. Д.* Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в различных геоботанических школах. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 275 с.

*Беруцашвили Н. Л., Жучкова И. К.* Методы комплексных физико-географических исследований. М.: Изд-во МГУ, 1997. 319 с.

*Ван П. С., Юрикова Е. С.* Информационно-статистическое моделирование организации лесных геосистем Нижнего Приамурья (на примере заказника «Удиль») // Географические основы и экологические принципы региональной политики природопользования: материалы международной научно-практической конференции, посвященной памяти чл.-корр. РАН А. Н. Антипова. Иркутск: Институт географии им. В. Б. Сочавы СО РАН, 2019. С. 769 – 772.

*Гарцман И. Н.* Проблемы географической зональности и дискретность гидрометеорологических полей в горных условиях муссонного климата // Труды ДВНИГМИ. 1971. Вып. 35. С. 3 – 31.

*Глазовская М. А.* Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. М.: Изд-во МГУ, 1964. 230 с.

*Добровольский В. В.* Практикум по географии почв с основами почвоведения. М.: Просвещение, 1982. 127 с.

*Залиханов М. Ч., Коломыц Э. Г., Шарая Л. С., Цепкова Н. Л., Сурова Н. А.* Высокогорная геоэкология в моделях. М.: Наука, 2010. 488 с.

*Климина Е. М.* Ландшафтно-картографическое обеспечение территориального планирования (на примере Хабаровского края). Владивосток: Дальнаука, 2007. 132 с.

*Климина Е. М.* Ландшафтно-экологическое зонирование Среднеамурской низменности для ландшафтного планирования // Ландшафтная география в XXI веке: материалы международной научной конференции «Третьи ландшафтно-экологические чтения, посвященные 100-летию со дня рождения Г. Е. Гришанкова». Симферополь: Ариал, 2018. С. 408 – 410.

*Ключников М. В., Терехов М. А., Парамонов Е. Г.* Особенности произрастания кедрa и лиственницы в северо-восточном Алтае // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2008. № 8 (46). С. 36 – 39.

*Коломыц Э. Г.* Бореальный экотон и географическая зональность: Атлас-монография. М.: Наука, 2005. 390 с.

*Коломыц Э. Г.* Локальные механизмы глобальных изменений природных экосистем. М.: Наука, 2008. 427 с.

*Криволюцкий А. Е.* Амурско-Приморская страна // Физико-географическое районирование СССР: характеристика региональных единиц / под ред. проф. Н. А. Гвоздецкого. М.: Изд-во МГУ, 1968. С. 503 – 542.

*Максимова В. Ф., Майорова Л. А., Петропавловский Б. С.* Основные факторы среды, влияющие на усыхание пихтово-еловых лесов Дальнего Востока // Вестник Московского университета. Сер. 5. География. 2019. № 1. С. 61 – 66.



Мартыненко А. Б., Бочарников В. Н. Экологическое районирование Дальнего Востока // Известия РАН. Сер. географическая. 2008. № 2. С. 76 – 84.

Миркин Б. М., Мартыненко В. Б., Широких П. С., Наумова Л. Г. Анализ факторов, определяющих видовое богатство сообществ лесов Южного Урала // Журнал общей биологии. 2010. Т. 71, № 2. С. 131 – 143.

Митропольский А. К. Техника статистических вычислений. М.: Наука, 1971. 576 с.

Никонов В. И. Природные ландшафты Нижнего Приамурья // Сибирский географический сборник. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. № 10. С. 128 – 175.

Петренко П. С. Пространственная организация лесных топогеосистем Нижнего Приамурья (на примере заповедника «Комсомольский») // География и природные ресурсы. 2017. № 3. С. 36 – 45. [https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2017-3\(36-45\)](https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2017-3(36-45))

Петренко П. С., Коломыц Э. Г. Влияние геоморфологических факторов на организацию лесных топогеосистем заповедника «Комсомольский» // Вестник Воронежского государственного университета. Сер.: География, Геоэкология. 2018. № 2. С. 16 – 27.

Погребняк П. С. Общее лесоводство. М.: Колос, 1968. 440 с.

Пузаченко Ю. Г., Скулкин В. С. Структура растительности лесной зоны СССР. Системный анализ. М.: Наука, 1981. 275 с.

Работнов Т. А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с.

Самдан А. М. Растительный покров кластера «Арысканный» заповедника «Убсунурская котловина» (южный макросклон хребта Восточного Танну-Ола, Республика Тыва) // Самарский научный вестник. 2021. Т. 10, № 2. С. 78 – 85. <https://doi.org/10.17816/snv2021102111>

Соколова Г. Г. Влияние высоты местности, экспозиции и крутизны склона на особенности пространственного распределения растений // Acta Biologica Sibirica. 2016. Т. 3, № 2. С. 34 – 45. <https://doi.org/10.14258/abs.v2i3.1453>

Сочава В. Б. Исходные положения типизации таежных земель на ландшафтно-географической основе // Доклады Института географии Сибири и Дальнего Востока. 1962. Вып. 2. С. 14 – 23.

Шарая Л. С., Ван П. С. Закономерные изменения температур почвы на территории заказника «Удиль» (Нижнее Приамурье) // География и природные ресурсы. 2021. Т. 42, № 2 (166). С. 51 – 58. <https://doi.org/10.15372/GIPR20210206>

Шеннон К. Работы по теории информации и кибернетике. М.: Изд-во иностранной литературы, 1963 г. 832 с.

Швиденко А. З., Щепаченко Д. Г., Нильссон С., Булуй Ю. И. Таблицы и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесообразующих пород Северной Евразии (нормативно-справочные материалы). Изд. 2-е, доп. М.: Федеральное агентство лесного хозяйства, 2008. 886 с.

Sharaya L. S., Van P. S. Regular changes in soil moisture content in coniferous forests of the Udyly State Nature Reserve, Lower Amur River region // Contemporary Problems of Ecology. 2022. Vol. 15, iss. 7. P. 863 – 871. <https://doi.org/10.1134/S1995425522070198>

Wang H., Zhang M., Nan H. Abiotic and biotic drivers of species diversity in understory layers of cold temperature coniferous forests in North China // Journal of Forestry Research. 2019. Vol. 30, iss. 6. P. 2213 – 2225.

## Organization of forest geosystems in the Lower Amur region by a case study of the Komsomol'sky Nature Reserve

P. S. Van

*Federal State Budgetary Institution "Zapovednoe Priamurie"  
60 Serysheva St., Khabarovsk 680000, Russia  
Institute for Complex Analysis of Regional Problems  
of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences  
4 Sholom Aleichem St., Birobidzhan 679016, Russia*

Received: February 20, 2023 / revised: August 4, 2023 / accepted: August 12, 2023 / published: March 20, 2024

**Abstract.** This article is devoted to the structural-functional organization of the forest geosystems of Komsomol'sky Nature Reserve located in the south of the Lower Amur Region. It considers a landscape organization model built using the information theory methods. The model is represented as a block diagram consisting of digraphs, in whose center there are landscape features. This model is a modified version of the previously published one for the studied territory. It is built on the basis of richer field data and with the addition of previously unused landscape features. Weak links of medium density predominate in the model, which may indicate the stability of the forest geosystems formed there. Our analysis shows that the main factors determining the structure of Komsomol'sky Nature Reserve's forest geosystems are altitudinal-exposure zonality, altitude, lithology of parent rocks, and soil hydrothermal conditions. It is established that the stand of timber is directly related to the humus soil horizon lithomass: it decreases with an increase in lithomass. Plants biomass is highly dependent on the steepness of slopes: it decreases with its increase. Separate relationships have been revealed for plant layers. The herbaceous layer height decreases with an increase in the altitude and lithomass in the soil. The herbage floristic diversity differs greatly in land facie groups and has a maximum in the ridge-top areas of the slopes and at the foot hill. The shrub layer height depends on soil moisture content, lithology of parent rocks and lithomass: it decreases with increasing soil moisture content most of all and increases with increasing lithomass in the soil. A relationship has been found only with the lithomass in the soil for all tree layer features. A lithomass increase has a depressing effect on trees.

**Keywords:** landscape organization, structural-functional organization, forest geosystems, Lower Amur region, Komsomol'sky Nature Reserve, landscape relations

*Ethics approval and consent to participate:* This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

*Competing interests:* The author declares that he has no conflicts of interest.

**For citation:** Van P. S. Organization of forest geosystems in the Lower Amur region by a case study of the Komsomol'sky Nature Reserve. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 1, pp. 3–19 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-3-19>

## REFERENCES

Aleksandrova V. D. *Classification of Vegetation. Principles of Classification and Classification Systems of Various Phytocoenological Scools*. Leningrad, Nauka, 1969. 275 p. (in Russian).

---

✉ *Corresponding author.* Federal State Budgetary Institution "Zapovednoe Priamurie", Russia.

*ORCID and e-mail address:* Polina S. Van: <https://orcid.org/0000-0001-7588-7003>, [vanpolina8710@mail.ru](mailto:vanpolina8710@mail.ru).

Beruchashvili N. L., Zhuchkova I. K. *Metody kompleksnykh fiziko-geograficheskikh issledovaniy* [Complex Physical and Geographical Research Methods]. Moscow, Moscow University Press, 1997. 319 p. (in Russian).

Van P. S., Yurikova E. A. Informational statistic modeling of forest geosystems' organization for the Low Priamurye territory (by the example of "Udyl" Nature Reserve). In: *Geographical Foundations and Environmental Principles of Regional Policy of Nature Management: Proceedings of the International Scientific and Practical Conference dedicated to the memory of A. N. Antipov*. Irkutsk, V. B. Sochava Institute of Geography, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 2019, pp. 769–772 (in Russian).

Gartsman I. N. Geographic zonality problems and hydrometeorological fields discreteness in the monsoon climate altitude conditions. *Proceedings of the Far East Scientific Institute of Hydrometeorological Research*, 1971, iss. 35, pp. 3–31 (in Russian).

Glazovskaya M. A. *Geokhimicheskiye osnovy tipologii i metodiki issledovaniy prirodnnykh landshaftov* [Geochemical Foundations of Typology and Natural Landscapes Research Methods]. Moscow, Moscow University Press, 1964. 230 p. (in Russian).

Dobrovolsky V. V. *Praktikum po geografii pochv s osnovami pochvovedeniya* [Soil Geography Workshop With Soil Science Elements]. Moscow, Prosveshchenie, 1982. 127 p. (in Russian).

Zalikhonov M. Ch., Kolomyts E. G., Sharaya L. S., Tcepkova N. L., Surova N. A. *High Mountain Geoecology in Models*. Moscow, Nauka, 2010. 488 p. (in Russian).

Klimina E. M. *Landscape-Cartographical Maintenance of Territorial Planning (on the Example of Khabarovskij Kraj)*. Vladivostok, Dalnauka, 2007. 132 p. (in Russian).

Klimina E. M. Landscape and ecological zoning of Middle Amur lowland for landscape planning. In: *Landscape Geography in the 21<sup>st</sup> Century: Proceedings of the Third International Conference Readings Dedicated to the 100th Anniversary of the Birth of G. E. Grishankov*. Simferopol, Arial, 2018, pp. 408–410 (in Russian).

Klyuchnikov M. V., Terekhov M. A., Paramonov Y. G. Features of siberian pine and larch growing in the North-East Altai. *Bulletin of Altai State Agricultural University*, 2008, no. 8 (46), pp. 36–39 (in Russian).

Kolomyts E. G. *Boreal Ecotone and Geographic Zonality: Atlas-monograph*. Moscow, Nauka, 2005. 390 p. (in Russian).

Kolomyts E. G. *Local Mechanisms of Global Changes in Natural Ecosystems*. Moscow, Nauka, 2008. 427 p. (in Russian).

Krivolutsky A. E. Amur-Primorskaya territory. In: *Fiziko-geograficheskoe raionirovanie SSSR: kharakteristika regional'nykh edinits. Pod red. N. A. Gvozdet'skogo* [Gvozdet'sky N. A., ed. Physico-Geographical Zoning of the USSR: Characterization of Regional Units]. Moscow, Moscow University Press, 1968, pp. 503–542 (in Russian).

Maksimova V. F., Mayorova L. A., Petropavlovskiy B. S. Main environmental factors influencing the drying of the Far East fir-spruce forests. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 5, Geografiya*. 2019, no. 1, pp. 61–66 (in Russian).

Martynenko A. B., Bocharnikov V. N. Ecological regionalization of the Far East. *Izvestiya Rossiiskoi Akademii Nauk. Seriya geograficheskaya*, 2008, no. 2, pp. 76–84 (in Russian).

Mirkin B. M., Martynenko V. B., Shirokikh P. S., Naumova L. G. The analysis of the factors determining species richness of Southern Ural forest communities. *Zhurnal Obschei Biologii*, 2010, vol. 71, no. 2, pp. 131–143 (in Russian).

Mitropolsky A. K. *Tekhnika statisticheskikh vychisleniy* [Statistical Computations' Technique]. Moscow, Nauka, 1971. 576 p. (in Russian).

Nikonov V. I. Natural landscapes of the Lower Amur region. In: *Sibirskiy geograficheskii sbornik*. Novosibirsk, Nauka, 1975, no. 10, pp. 128–175 (in Russian).

Petrenko P. S. Spatial organization of spatial topogeosystems in the Lower Amur region (a case study of the Komsomol'skii zapovednik). *Geografiya i prirodnyye resursy*, 2017, no. 3, pp. 36–45 (in Russian). [https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2017-3\(36-45\)](https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2017-3(36-45))

Petrenko P. S., Kolomyts E. G. The influence of geomorphological factors on the organization of the forest topological geosystems of the Komsomolsky Nature Reserve. *Proceedings of Voronezh State University. Series: Geography. Geoecology*, 2018, no. 2, pp. 16–27 (in Russian).

Pogrebnyak P. S. *Obshcheye lesovodstvo* [General Forestry]. Moscow, Kolos, 1968. 440 p. (in Russian).

Puzachenko Yu. G., Skulkin V. S. *Struktura rastitel'nosti lesnoy zony SSSR. Sistemnyy analiz* [Vegetation Structure of the USSR Forest Zone. System Analysis]. Moscow, Nauka, 1981. 275 p. (in Russian).

Rabotnov T. A. *Fitotsenologiya* [Phytocenology]. Moscow, Moscow University Press, 1978. 384 p. (in Russian).

Samdan A. M. The vegetation cover of the “Aryskannyg” cluster of the “Ubsunurskaya Kotlovina” Reserve (Ubsunur hollow) (the southern slopes of the East Tannu-Ola Mountain Range, Republic of Tyva). *Samara Journal of Science*, 2021, vol. 10, no. 2, pp. 78–85 (in Russian). <https://doi.org/10.17816/snv2021102111>

Sokolova G. G. The influence of terrain altitude, slope exposure and slope degree on plant spatial distribution. *Acta Biologica Sibirica*, 2016, vol. 3, no. 2, pp. 34–45 (in Russian). <https://doi.org/10.14258/abs.v2i3.1453>

Sochava V. B. The starting points of the taiga lands typification on landscape-geographical basis. *Reports of Siberia and the Far East Geography Institute*, 1962, iss. 2, pp. 14–23 (in Russian).

Sharaya L. S., Van P. S. Regular changes in soil temperatures on the territory of the Udylyl' Wildlife Reserve (Lower Amur region). *Geografiya i prirodnyye resursy*, 2021, vol. 42, no. 2 (166), pp. 51 – 58 (in Russian). <https://doi.org/10.15372/GIPR20210206>

Shannon C. *Works on Information Theory and Cybernetics*. Moscow, Izdatel'stvo inostrannoi literatury, 1963. 832 p. (in Russian).

Shvidenko A. Z., Schepaschenko D. G., Nilsson S., Buluy Yu. I. *Tables and Models of Growth and Productivity of Forests of Major Forest Forming Species of Northern Eurasia (Standard and Reference Materials)*. Second edition, supplemented. Moscow, Federal Agency of Forestry Management of Russia, 2008. 886 p. (in Russian).

Sharaya L. S., Van P. S. Regular changes in soil moisture content in coniferous forests of the Udyly State Nature Reserve, Lower Amur River region. *Contemporary Problems of Ecology*, 2022, vol. 15, iss. 7, pp. 863–871. <https://doi.org/10.1134/S1995425522070198>

Wang H., Zhang M., Nan H. Abiotic and biotic drivers of species diversity in understory layers of cold temperature coniferous forests in North China. *Journal of Forestry Research*, 2019, vol. 30, iss. 6, pp. 2213–2225.

Оригинальная статья

УДК 631.4:577.4:502.7:504

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-20-35>

## СОРБЦИОННАЯ АКТИВНОСТЬ МИКРОМИЦЕТОВ *ALTERNARIA ALTERNATA* (FR.) KEISSEL. И *FUSARIUM OXYSPORUM* SCHLTDL. ПО ОТНОШЕНИЮ К МЕДИ

В. Д. Волкова<sup>1</sup>, Е. В. Федосеева<sup>2</sup>, В. А. Терехова<sup>1, 2✉</sup>

<sup>1</sup> Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова  
Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12

<sup>2</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН  
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33

Поступила в редакцию 10.11.2023 г., после доработки 07.12.2023 г., принята 08.12.2023 г., опубликована 20.03.2024 г.

**Аннотация.** Анализ метаболических и экологических особенностей грибов свидетельствует о высоком биоремедиационном потенциале мицелия. Актуальность решаемых в работе задач обусловлена недостаточной изученностью механизмов и условий активности микромицетов по нейтрализации действия токсичных тяжелых металлов. Проведено сравнение влияния меди на развитие двух видов микромицетов – меланизированного *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl., 1912 и гиазинового *Fusarium oxysporum* Schltdl., 1824 на агаризованной питательной среде Чапека (2 и 3% сахарозы), дана оценка способности мицелия сорбировать катионы меди при выращивании в жидкой культуре с 0, 0.05, 0.1, 0.25, 0.5 мг  $\text{Cu}^{++}$  / л. По показателям скорости роста, толерантности, продукции конидий на среде с  $\text{Cu}^{++}$  *F. oxysporum* имел заметные преимущества. Действующая концентрация меди ( $\text{ЭК}_{50}$ ), свидетельствующая об устойчивости гриба, с повышением содержания сахарозы в среде в 1.5 раза возрастала у *F. oxysporum*. По сорбционной способности меланизированная культура *A. alternata* превосходила *F. oxysporum*. Процент извлечения мицелием грибов  $\text{Cu}^{++}$  из среды достигал 40% при культивировании *F. oxysporum* и вдвое больше при росте *A. alternata*. Подавляющая часть меди сорбируется клеточными стенками гиф и смывается водой. Внутрь клеток мицелия проникает небольшое количество – максимум 0.16 мкг  $\text{Cu}^{++}$  / г сухого мицелия *A. alternata*. *F. oxysporum*, не имеющий внутриклеточных защитных меланинов, накапливал  $\text{Cu}^{++}$  (от 2 до 14 раз) меньше. Результаты показывают, что у исследованных видов механизмы устойчивости к  $\text{Cu}^{++}$  и сорбции различны: у фузариума они определяются в основном барьерными функциями клеточных стенок гиф, а у альтернрии значимую роль в защите от токсического действия играет меланин.

**Ключевые слова:** загрязнение, тяжелые металлы, грибы, мицелий, меланин, толерантность, сорбция, токсичность, эффективные концентрации, ремедиация

**Финансирование.** Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 22-24-00666 «Меланинсодержащие грибы техногенно нарушенных почв: индикация химического загрязнения и биотехнологический потенциал»).

✉ Для корреспонденции. Кафедра земельных ресурсов и оценки почв факультета почвоведения Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова.

ORCID и e-mail адреса: Волкова Вероника Денисовна: <https://orcid.org/0000-0002-0193-840X>, [v\\_v\\_d\\_2000@mail.ru](mailto:v_v_d_2000@mail.ru); Федосеева Елена Васильевна: <https://orcid.org/0000-0002-4229-7338>, [clenfedoseeva@gmail.com](mailto:clenfedoseeva@gmail.com); Терехова Вера Александровна: <https://orcid.org/0000-0001-9121-639X>, [vterekhova@gmail.com](mailto:vterekhova@gmail.com).

## СОРБЦИОННАЯ АКТИВНОСТЬ МИКРОМИЦЕТОВ

*Соблюдение этических норм.* Протоколы с использованием животных были одобрены Комиссией по биоэтике Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (протокол № 86 от 06.03.2024 г.).

*Конфликт интересов.* Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Для цитирования.** Волкова В. Д., Федосеева Е. В., Терехова В. А. Сорбционная активность микромицетов *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl. и *Fusarium oxysporum* Schltdl. по отношению к меди // Поволжский экологический журнал. 2024. № 1. С. 20 – 35. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-20-35>

### ВВЕДЕНИЕ

Загрязнение окружающей среды тяжелыми металлами (ТМ) уже много десятилетий остается важной экологической проблемой в силу их высокой токсичности, подвижности и способности к биоаккумуляции. Поиск ее решения, помимо регулирования сокращения техногенного поступления токсичных металлов в природные объекты, ведется и в направлении очистки загрязненных вод и почв. С этой целью разработаны различные подходы для удаления или иммобилизации катионов металлов, снижения их биодоступности. Подавляющая часть ремедиационных приемов основана на физико-химических технологиях с использованием современных материалов, в первую очередь с сорбирующими свойствами. Большое внимание в этом отношении заслуживает биоремедиация. Биоремедиация – это технология, в которой биологические организмы (водоросли, бактерии, грибы и высшие растения) используются для минимизации накопления и вреда загрязнителей окружающей среды (Wang, Chen, 2009; Rathore et al., 2021). Преимущество биоремедиации заключается, прежде всего, в том, что она основана на принципах самоочищения живой природы, и, как правило, при этом отсутствуют вторичные отходы, образующиеся при других способах ремедиации.

Грибы способны снижать экологический риск, связанный с металлами, металлоидами и радионуклидами (Negi, Das, 2023). Царство грибов в ремедиационных технологиях в настоящее время представлено главным образом макромицетами и дрожжами (Солопов и др., 2019; Gnanasalomoni et al., 2013; Hadi, El-Naas, 2019; Mohebbad et al., 2019).

В качестве многообещающей альтернативной технологии очистки сточных вод и биоремедиации загрязнённых почв в настоящее время рассматривается биосорбция ТМ микромицетами (Скугорева и др., 2019а, б; Harms et al., 2011). Мицелиальная структура и высокая скорость роста гиф в вегетативной стадии развития, низкая специфичность катаболических ферментов и большая степень независимости от природы субстрата, использование загрязняющих веществ для роста, известные метаболические и экологические особенности грибов делают грибы пригодными объектами для биоремедиации (Harms et al., 2011).

Несмотря на хороший ремедиационный потенциал, преобладание живой биомассы в почве и обилие в водных системах, мицелиальные грибы мало используются для биоремедиации таких сред. Причина этого заключается в недостаточной изученности механизмов и условий эффективной активности микромицетов по

нейтрализации действия токсичных ТМ в определенных экологических условиях. Для полного раскрытия биоремедиационного потенциала микромицетов необходимы подробные исследования зависимости ростовых характеристик и сорбционной активности от окружающих условий, в частности, от обилия источников питания и уровня загрязнения среды.

Меланизированные грибы считаются устойчивыми к различным видам негативных воздействий. Пигмент меланин, благодаря своим специфическим свойствам, может играть роль антиоксиданта, антирадиационного, адсорбционного и фотозащитного средства (Gadd, de Rome, 1988; Liu ye al., 2022; Terekhova, 2022). Устойчивость грибов, в том числе и меланинсодержащих, во многом определяется факторами окружающей среды, обилием питания (Терехова и др., 2022), в этой связи представляется важным исследовать влияние источника углерода – сахарозы на устойчивость к меди. Гиалиновые формы, не имеющие защитных пигментов, такие как *Fusarium oxysporum*, также обладают способностью сорбировать ТМ (Фокина и др., 2012; Скугорева и др., 2019a). Детальное сравнение развития и сорбционной активности пигментированных и непигментированных видов в идентичных условиях лабораторного эксперимента ранее не проводилось.

Цель данной статьи заключалась в сравнении влияния меди на развитие двух видов микромицетов – представителей пигментированных (альтернария) и апигментных (фузариум) форм, и способности их мицелия сорбировать токсичные катионы.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В лабораторных экспериментах использовали чистые культуры двух видов микромицетов – меланин-продуцирующего *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl., 1912 и гиалинового *Fusarium oxysporum* Schldl., 1824. Штаммы выделены из пыли (сборы седиментов – оседающей из воздуха пыли) в г. Москве летом 2022 г. Медь в форме раствора  $\text{CuSO}_4$  использовали для моделирования загрязнения среды роста микромицетов.

Влияние меди на ростовые характеристики микромицетов изучали в двух сериях экспериментов – на твердой (агаризованной) и на жидкой среде Чапека.

На агаризованной питательной среде Чапека грибы культивировали с содержанием сахарозы 2 и 3%. Сульфат меди вносили в охлажденную среду, создавая методом кратных разведений токсиканта градиент концентраций 0, 10, 25, 50, 100 мг/л в пересчете на ионы  $\text{Cu}^{++}$ . Посев мицелия на чашки Петри осуществляли дисками ( $d = 9$  мм), вырезанными из колоний маточной культуры микробиологическим сверлом. Кинетические показатели скорости роста колоний и толерантность к меди оценивали по изменению диаметра колоний, который фиксировали с помощью линейки на 3-и и 5-е сутки. Эксперимент проводили в 5 повторностях.

Интенсивность спороношения грибных колоний рассчитывали по продукции конидий на  $\text{мм}^2$ . Для этого вырезали три равных участка агаризованной среды со спороносным мицелием от центра к краю колонии микробиологическим сверлом. Вырезанные участки помещали в 6 мл дистиллированной воды, встряхивали для

получения суспензии спор и проводили подсчет числа спор с помощью камеры Горяева.

При исследовании влияния меди на микромицеты в жидкой среде в колбы со стерильной средой Чапека объемом 100 мл добавляли раствор меди до достижения концентраций  $\text{Cu}^{2+}$  0, 0.05, 0.1, 0.25, 0.5 мг/л и вносили инокулят в объеме 1 мл, представляющий собой суспензию спор грибов плотностью  $10^6$  ед/мл. Суспензию спор получали смывом стерильной дистиллированной водой с 10 – 14-суточного мицелия, выращенного на агаре Чапека. Колбы помещали на шейкер для наращивания грибной биомассы при скорости вращения 120 об./мин. По истечении 7 сут. биомассу мицелия отделяли от культуральной жидкости фильтрованием и многократно промывали проточной водой. Тщательно промытый мицелий подсушивали между слоями фильтровальной бумаги, а затем сушили при 60°C до постоянного веса, взвешивали. Сухой мицелий передавали на определение содержания меди (ООО «МГУЛАБ», <https://www.msulab.ru>). Эксперименты проводили в 3 повторностях.

Контрольными вариантами служили питательные среды без добавления меди.

Количественный химический анализ проводили с целью определения содержания меди в культуральной жидкости после извлечения мицелия и накопления токсичных катионов в сухой мицелиальной биомассе.

Для определения содержания меди в культуральной жидкости и мицелии была проведена подготовка проб согласно ГОСТ Р 15587-2. Анализ содержания меди в пробах проводили методом ИСП-ОЭС на спектрометре Agilent 5110 (Agilent Technologies, США). Минерализацию жидких проб проводили по ГОСТ Р 15587-2 на плитке, брали аликвоту 15 мл и добавляли 4 мл концентрированной азотной кислоты, после окончания процедуры переносили в мерную колбу на 25 мл.

Минерализацию твердых проб (сухая биомасса грибов) проводили следующим образом: перетертый мицелий полностью (предварительно взвесив) помещали в стеклянный стакан, поливали 10 мл концентрированной азотной кислоты, накрывали часовым стеклом и ставили на плитку 120°C, спустя 2 ч стаканы снимали с плитки, остужали и прибавляли по 1 мл перекиси водорода, после чего стаканы возвращали на плитку еще на час. Спустя час стаканы снимали, остужали и содержимое переносили в мерные колбы на 25 мл.

Для оценки степени безопасности культуральной жидкости после извлечения мицелия из среды роста с остаточным содержанием меди проводили биотестирование стандартными методами в трех тест-системах.

Для биотестирования культуральной жидкости с помощью высших растений использовали метод «Фитоскан» (ФР.1.31.2012.11560), согласно которому сравнивали длину корней тест-растения горчицы белой *Sinapis alba* в опытных и контрольном вариантах, при прорастивании семян в прозрачных пластиковых двухкамерных планшетах на фильтровальной бумаге, увлажненной исследуемой жидкостью (Николаева, Терехова, 2017). Измерения длины корня проводили через 120 ч. В качестве контроля к исследуемой жидкости использовали дистиллированную воду.



Для определения острой токсичности культуральной жидкости по реакции культуры гидробионтов применяли методику оценки выживаемости дафний *Daphnia magna* через 24 и 48 ч (ПНД Ф Т 16.1:2.3:3.9-06). В качестве контроля использовали культивационную воду. Эксперимент проводился в 3 повторностях.

Анализ культуральной жидкости по реакции бактерий проводили по измерению интенсивности биолюминесценции препарата бактерий, согласно методике (ПНД Ф Т 16.1:2.3:3.8-04). Опыты имели трехкратную повторность.

Для расчёта эффективных (действующих) концентраций катионов меди –  $ЭК_{10,50,90}$  – применяли пробитный анализ. Индекс толерантности грибов рассчитывали по уравнению:  $ИТ = \text{показатель роста при обработке ТМ} / \text{показатель роста без обработки ТМ}$ . Значения ИТ ранжируют следующим образом: 0.00 – 0.39 – очень низкая устойчивость к металлу; 0.40 – 0.59 – низкая металлоустойчивость; 0.60 – 0.79 – умеренная металлоустойчивость; 0.80 – 0.99 – высокая металлоустойчивость; 1.00 – >1.00 – очень высокая устойчивость к металлу.

**Статистическая обработка результатов.** Эксперименты проводили в 3 – 5 повторностях с расчётом средних арифметических и стандартных отклонений. Достоверность различий между вариантами определяли с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) и попарного множественного сравнения (тест Тьюки). С помощью пробитного анализа рассчитывали эффективные концентрации (ЭК) Cu (мг/л).

Все расчеты проводились в статистических программах R (The R foundation) и ExcelStat (Microsoft Corp.).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

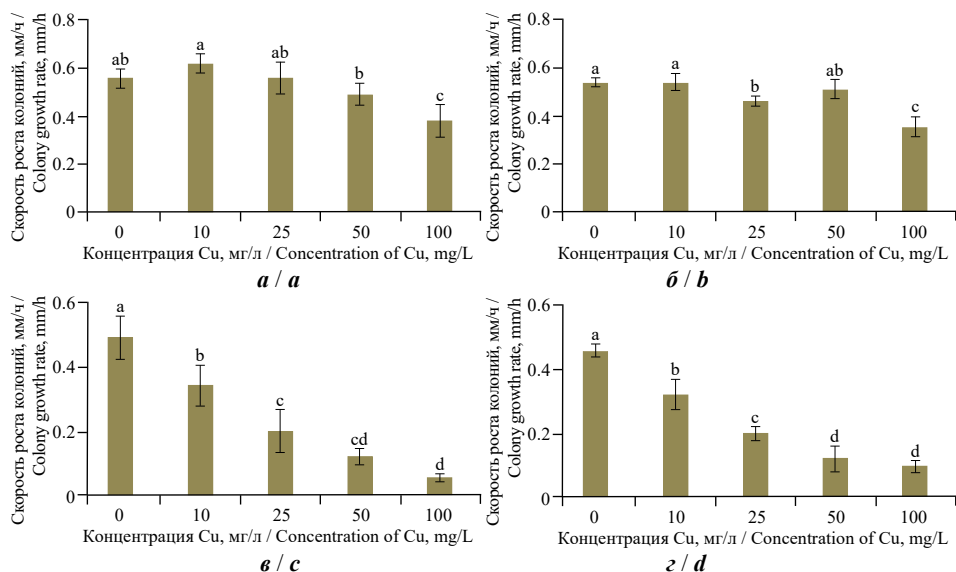
**Развитие грибных колоний в зависимости от содержания меди в среде Чапека при разном содержании сахарозы.** Добавление меди к среде роста исследуемых видов микромицетов вызвало изменение как ростовых характеристик колоний, так и их морфологии. Изменения культурально-морфологических признаков колоний в большей степени были выражены у *A. alternata*, чем у *F. oxysporum*. В условиях стресса, вызванного действием меди, у *A. alternata* формировались компактные колонии с плотной спороносной поверхностью. У *F. oxysporum* морфологические изменения были выражены в меньшей степени и касались главным образом появления слегка зеленоватого оттенка у мицелия при высоких дозах меди.

**Влияние меди на скорость роста колоний.** Надо отметить, что в контрольных вариантах (среда без добавления меди) скорость роста *F. oxysporum* ( $0.55 \pm 0.02$  –  $0.56 \pm 0.04$  мм/ч) выше скорости роста *A. alternata* ( $0.46 \pm 0.02$  –  $0.50 \pm 0.07$  мм/ч) (рис. 1).

При внесении меди в среду рост *F. oxysporum* замедляется лишь при наибольшей концентрации меди – 100 мг/л (см. рис. 1, а, б), рост *A. alternata* начинает значительно замедляться уже при наименьшей из испытанных концентраций меди – 10 мг/л (см. рис. 1, в, г).

**Оценка толерантности микромицетов к меди.** Расчеты индекса толерантности подчеркнули различия между видами. Исходя из значений ИТ (табл. 1), гриб *A. alternata* можно отнести к умеренно устойчивым к действию меди при минимальной исследуемой концентрации.

## СОРБЦИОННАЯ АКТИВНОСТЬ МИКРОМИЦЕТОВ



**Рис. 1.** Скорость роста микромицетов в зависимости от содержания меди и сахарозы в агаризованной среде Чапека: а – *F. oxysporum*, сахароза 2%; б – *F. oxysporum*, сахароза 3%; в – *A. alternata*, сахароза 2%; г – *A. alternata*, сахароза 3%. Среднее ± стандартная ошибка среднего ( $n = 3$ ); величины с разными буквами различаются значимо ( $p \leq 0.05$ ) для каждого показателя отдельно ( $p \leq 0.05$ , критерий Тьюки)

**Fig. 1.** Growth rate of micromycetes depending on copper and sucrose content in Czapek agar: а – *F. oxysporum*, sucrose 2%; б – *F. oxysporum*, sucrose 3%; в – *A. alternata*, sucrose 2%; г – *A. alternata*, sucrose 3%. Mean ± standard error ( $n = 3$ ) values are given; values with different letters differ significantly ( $p \leq 0.05$ ) for each parameter ( $p \leq 0.05$ , the Tukey criterion)

Гриб *F. oxysporum* можно отнести к высокоустойчивым к действию меди при всех исследуемых концентрациях, кроме самой высокой из испытанных – 100 мг/л (см. табл. 1). Высокие значения ИТ у *F. oxysporum*, возможно, определяются более высокой скоростью роста колоний и отличным от *A. alternata* характером реакции на стресс, вызванным действием меди.

**Таблица 1.** Индексы толерантности *A. alternata* и *F. oxysporum* к действию меди при разном содержании сахарозы

**Table 1.** Tolerance indices of *A. alternata* and *F. oxysporum* to copper at several sucrose contents

Концентрация меди, мг/л / Copper concentration, mg/L	Гриб / Fungi			
	<i>Alternaria alternata</i>		<i>Fusarium oxysporum</i>	
	2% сахарозы / 2% sucrose	3% сахарозы / 3% sucrose	2% сахарозы / 2% sucrose	3% сахарозы / 3% sucrose
10	0.70	0.70	1.09	1.00
25	0.41	0.43	1.01	0.85
50	0.25	0.26	0.87	0.94
100	0.12	0.21	0.68	0.65

На степень толерантности микромицетов к меди повлияло содержание сахарозы в среде роста. Различия в значениях ИТ при разном содержании сахарозы проявляются при наибольшей концентрации меди в среде. При большем содержании сахарозы ИТ несколько выше (0.21), чем ИТ при меньшем содержании сахарозы (0.12).

Сравнение эффективных (действующих) концентраций (ЭК) меди в среде роста колоний разных видов выявило большие различия. Для ингибирования скорости роста *F. oxysporum* на 50%, как свидетельствует ЭК<sub>50</sub>, требуется больше меди, чем для аналогичного уровня подавления развития колоний *A. alternata* (табл. 2).

**Таблица 2.** Эффективные концентрации Cu, отражающие 50, 30 и 10% ингибирование скорости роста колоний микромицетов *A. alternata* и *F. oxysporum* в среде Чапека при разном содержании сахарозы

**Table 2.** Effective concentrations (EC) of Cu reflecting 50, 30 and 10% inhibition of the growth rate of colonies of the micromycetes *A. alternata* and *F. oxysporum* in Chapek's medium at several sucrose contents

ЭК, мг/л / EC, mg/L	Гриб / Fungi			
	<i>Alternaria alternata</i>		<i>Fusarium oxysporum</i>	
	2% сахарозы / 2% sucrose	3% сахарозы / 3% sucrose	2% сахарозы / 2% sucrose	3% сахарозы / 3% sucrose
EC <sub>10</sub>	3.4	2.6	51.8	27.26
EC <sub>30</sub>	9.7	8.7	91.2	137.1
EC <sub>50</sub>	19.7	21.0	134.0	415.0

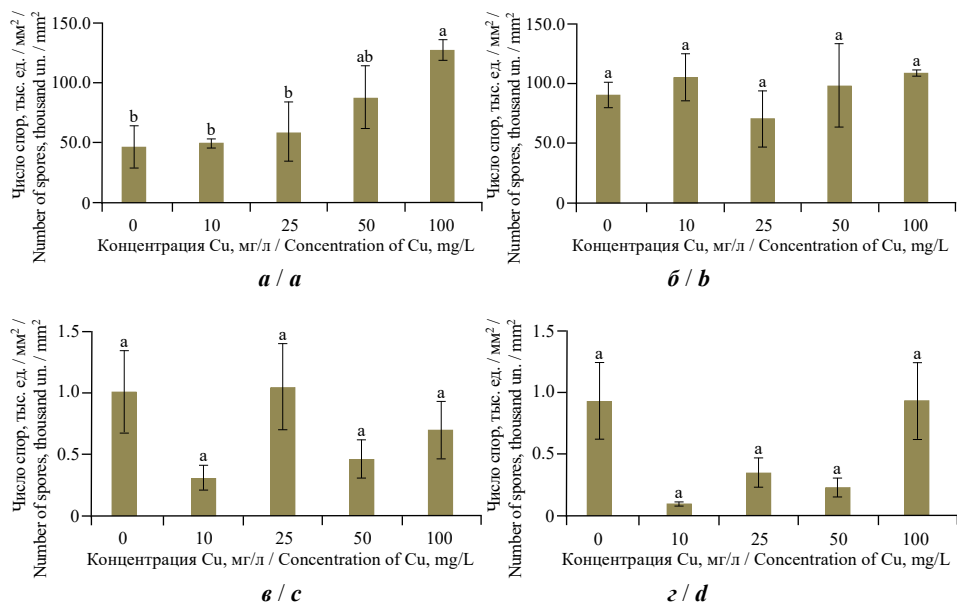
Интересно, что и по этому показателю дистанция различий зависела от содержания сахарозы в среде роста. В варианте с сахарозой 2% полуэффективные концентрации меди составляли 19.7 и 134.0 мг/л для *F. oxysporum* и *A. alternata* соответственно, т.е. различия в 6.8 раз, в то время как при сахарозе 3% концентрация, подавляющая рост *F. oxysporum*, ЭК<sub>50</sub> (415.0 мг/л) в 19.8 раз больше, чем для *A. alternata* ЭК<sub>50</sub> (21.0 мг/л) (см. табл. 2).

Таким образом, повышение в среде роста содержания сахарозы в 1.5 раза многократно повышает устойчивость гриба *F. oxysporum* к воздействию меди.

**Влияние меди на спороношение грибов.** Обильное спорообразование и высокая скорость роста характеризуют *F. oxysporum* как вид с *r*-стратегией, а менее интенсивное спорообразование, формирование муральных многоклеточных конидий с защитным меланиновым пигментом, свойственных *A. alternata*, в большей степени характерно для видов с *K*-стратегией. В среде без добавления меди (в контрольных вариантах) интенсивность спорообразования у *F. oxysporum* значительно выше, чем у *A. alternata*, что можно объяснить разными жизненными стратегиями этих видов (рис. 2).

Закономерности в действии меди на спороношение проявлялись у *F. oxysporum* и то лишь при определенных условиях, в частности, при меньшем содержании источника углеродного питания. При внесении меди наблюдалось повышение спорообразования у *F. oxysporum* в вариантах с меньшим количеством сахарозы (см. рис. 2, а). При увеличении же содержания в среде сахарозы до 3% выраженная

## СОРБЦИОННАЯ АКТИВНОСТЬ МИКРОМИЦЕТОВ



**Рис. 2.** Активность спороношения микромицетов в зависимости от содержания меди и сахарозы в среде роста: *а* – *F. oxysporum*, сахароза 2%; *б* – *F. oxysporum*, сахароза 3%; *в* – *A. alternata*, сахароза 2%; *г* – *A. alternata*, сахароза 3%. Среднее  $\pm$  стандартная ошибка среднего ( $n = 3$ ); величины с разными буквами различаются значимо ( $p \leq 0.05$ ) для каждого показателя отдельно ( $p \leq 0.05$ , критерий Тьюки)

**Fig. 2.** Sporulation activity of micromycetes depending on the copper and sucrose content in the growth medium: *a* – *F. oxysporum*, sucrose 2%; *b* – *F. oxysporum*, sucrose 3%; *c* – *A. alternata*, sucrose 2%; *d* – *A. alternata*, sucrose 3%. Mean  $\pm$  standard error ( $n = 3$ ) values are given; values with different letters differ significantly ( $p \leq 0.05$ ) for each parameter ( $p \leq 0.05$ , the Tukey criterion)

стимуляция спорообразования не наблюдалась, но и не прослеживался угнетающий эффект (см. рис. 2, б).

У *A. alternata* не удастся оценить зависимость интенсивности спороношения от содержания меди в среде в исследованном диапазоне концентраций токсиканта, во всех вариантах значения значимо не различаются (см. рис. 2, в, г).

**Оценка токсичности среды роста грибов с медью в стандартных тест-системах.** Предпринята попытка оценить эффективность сорбции токсиканта мицелием двух видов микромицетов после 7-суточного выращивания чистых культур грибов в жидкой среде с медью.

Оценку сорбции токсиканта можно проводить опосредованным способом – на основании изменений экотоксичности культуральной жидкости (среды роста грибов) после извлечения мицелия и путем непосредственного измерения остаточного содержания меди.

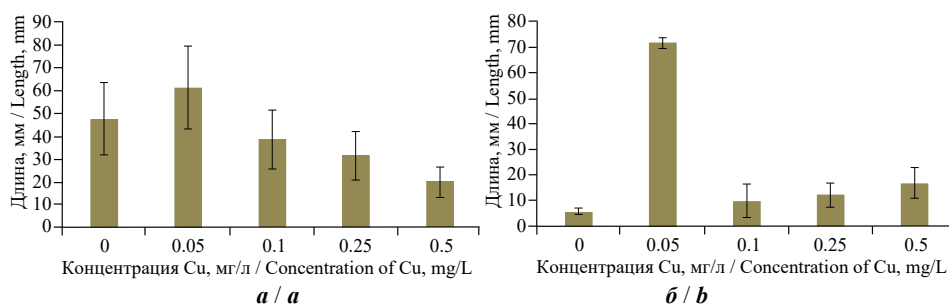
Для оценки токсичности культуральной жидкости использовали стандартизованные тест-системы на основе бактерий, ракообразных и высших растений.

**Бактериальный биосенсор.** Интенсивность биолюминесценции бактериального биосенсора под действием культуральной жидкости грибов возрастала, что свидетельствует об увеличении численности бактерий. Максимальные значения биолюминесценции зафиксированы при анализе культуральной жидкости обоих видов грибов при наличии в среде 0.05 мг Cu/л (Волкова и др., 2023). На бактериальный биосенсор не оказывало токсического влияния остаточное после сорбции мицелием содержание меди. Можно предположить, что при умеренном загрязнении воды тяжелыми металлами, в частности медью, бактериально-грибная ассоциация может представлять эффективный агент микробной биоремедиации, способный снижать содержание поллютантов путем биосорбции или биodeградации.

**Беспозвоночные гидробионты *Daphnia magna*.** Профильтрованная питательная среда роста грибов после извлечения мицелия (культуральная жидкость) с добавлением меди не оказывала выраженной токсичности в первые двое суток инкубации в них дафний. Практически во всех вариантах их выживаемость была выше 80%. В последующие сутки наблюдение за рачками показало, что развивающийся из мелких фрагментов гиф мицелий механически ограничивает движение и питание рачков. В таких случаях оценить собственно токсичность водных сред не представляется возможным.

**Высшие растения.** Фитотестирование опытных вариантов культуральной жидкости показало зависимость длины корней проростков *S. alba* от содержания меди в исходной среде Чапека. При 0.05 мгCu/л наблюдалась небольшая стимуляция роста корней. Такое стимулирующее действие умеренных доз стрессоров, называемое гормезисом, встречается нередко (рис. 3).

С увеличением содержания меди в среде развития обоих видов закономерно увеличивалась степень угнетения роста корней тест-растения. Культуральная жидкость после выращивания *A. alternata* оказала большее ингибирующее воздействие, чем после роста *F. oxysporum*, что, возможно, связано со стимуляцией медью образования микотоксинов как дополнительного фактора угнетения растений



**Рис. 3.** Длина корней *Sinapis alba* (среднее и стандартное отклонение) в образцах культуральной жидкости после выращивания мицелия в среде Чапека без и в присутствии катионов меди (0, 0.05, 0.1, 0.25, 0.5 мг/л): а – *F. oxysporum*, б – *A. alternata*

**Fig. 3.** *Sinapis alba* root length (mean and standard deviation) in culture liquid samples after mycelium growth in Czapek agar in the absence and in the presence of copper cations (0, 0.05, 0.1, 0.25, and 0.5 mg/l): а – *F. oxysporum*, б – *A. alternata*

(Cuero, Ouellet, 2005). Культуральная жидкость после выращивания *A. alternata* оказала большее ингибирующее воздействие, чем после роста *F. oxysporum* (см. рис. 3).

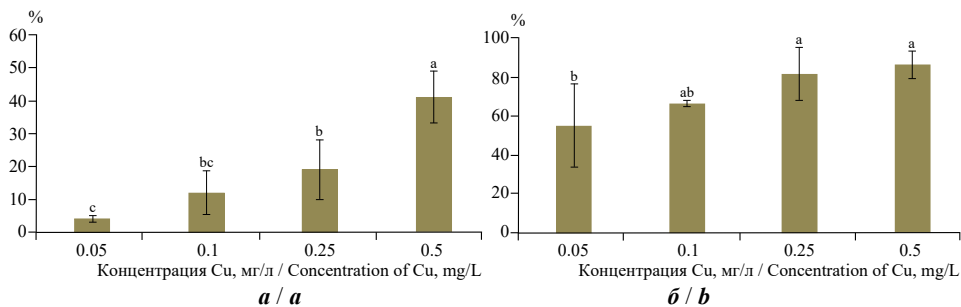
*Химический анализ содержания меди.* Количественный химический анализ содержания катионов меди в культуральной жидкости показал заметное снижение концентрации токсиканта после роста *A. alternata* и *F. oxysporum* (табл. 3).

**Таблица 3.** Содержание катионов меди в среде Чапека и в культуральной жидкости после извлечения 7-суточного мицелия

**Table 3.** Copper cation content in Czapek agar and in the culture fluid, after extraction of the 7-day-old mycelium

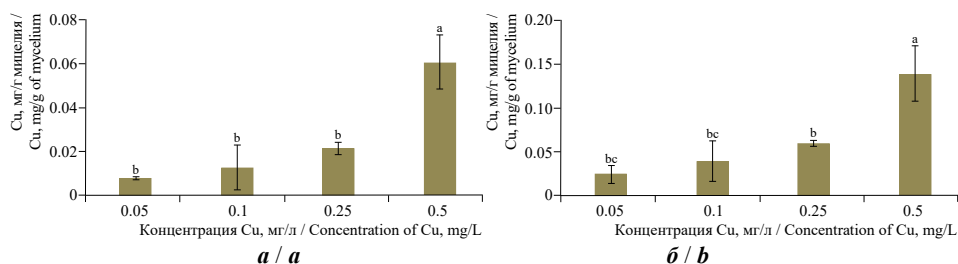
Концентрация $\text{Cu}^{++}$ в исходной среде Чапека, мг/л / $\text{Cu}^{2+}$ concentration in the initial Czapek agar, mg/L	Концентрация $\text{Cu}^{++}$ в культуральной жидкости после извлечения 7-суточного мицелия микромицетов, мг/л / $\text{Cu}^{2+}$ concentration in the culture liquid after extraction of the 7-day-old mycelium of micromycetes, mg/L	
	<i>Fusarium oxysporum</i>	<i>Alternaria alternata</i>
0.05	0.048±0.014	0.023±0.008
0.1	0.088±0.029	0.034±0.001
0.25	0.203±0.023	0.046±0.015
0.5	0.294±0.039	0.068±0.023

Остаточное содержание меди в культуральной жидкости свидетельствует о высокой сорбционной способности грибного мицелия обоих видов. Процент извлечения меди с мицелием микромицетов достигал 40% при культивировании *F. oxysporum* и вдвое больше при росте *A. alternata* (рис. 4).



**Рис. 4.** Влияние мицелия *F. oxysporum* (а) и *A. alternata* (б) на содержание меди в культуральной жидкости после извлечения грибной биомассы в вариантах жидкой среды Чапека с 0.05, 0.1, 0.25, 0.5 мг Cu /л (% от исходной концентрации меди). Среднее ± стандартная ошибка среднего ( $n = 3$ ); величины с разными буквами различаются значимо ( $p \leq 0.05$ ) для каждого показателя отдельно ( $p \leq 0.05$ , критерий Тьюки)

**Fig. 4.** Effect of the mycelium of *F. oxysporum* (a) and *A. alternata* (b) on the copper content in the culture liquid after extraction of fungal biomass in options of Czapek's liquid medium with 0.05, 0.1, 0.25, and 0.5 mg Cu /L (% of initial copper concentration). Mean ± standard error ( $n = 3$ ) values are given; values with different letters differ significantly ( $p \leq 0.05$ ) for each parameter ( $p \leq 0.05$ , the Tukey criterion)



**Рис. 5.** Содержание  $\text{Cu}^{++}$  в мицелии микромицетов в среде Чапека без и в присутствии катионов меди (0.05, 0.1, 0.25, 0.5 мг/л): а – *F. oxysporum*, б – *A. alternata*. Среднее  $\pm$  стандартная ошибка среднего ( $n = 3$ ); величины с разными буквами различаются значимо ( $p \leq 0.05$ ) для каждого показателя отдельно ( $p \leq 0.05$ , критерий Тьюки)

**Fig. 5.**  $\text{Cu}^{2+}$  content in the mycelium of micromycetes in Czapek agar in the absence and in the presence of copper cations (0.05, 0.1, 0.25, and 0.5 mg/l): a – *F. oxysporum*, b – *A. alternata*. Mean  $\pm$  standard error ( $n = 3$ ) values are given; values with different letters differ significantly ( $p \leq 0.05$ ) for each parameter ( $p \leq 0.05$ , the Tukey criterion)

Результаты свидетельствуют о различиях в сорбционной способности двух видов микромицетов. На каждом из четырех уровней загрязнения медью (0.05, 0.1, 0.25, 0.5 мг  $\text{Cu}$ /л) после роста мицелия альтернании катионов меди было заметно меньше, по сравнению с фузариумом. С нарастанием дозовой нагрузки медью среды культивирования эти различия сокращались, тем не менее, даже при самой высокой концентрации 0.5 мг  $\text{Cu}$  /л сорбционная активность *A. alternata* в два раза превосходит таковую у *F. oxysporum*.

Оценка содержания катионов  $\text{Cu}^{++}$ , непосредственно в биомассе мицелия, показала, что лишь очень небольшое количество меди поступило внутрь клеток мицелия (рис. 5).

Основная масса извлеченной меди была сорбирована на гифах мицелия, а при тщательном многократном промывании водой отделялась от мицелия. Мицелий *A. alternata* при росте на средах с разным содержанием меди во всех вариантах заметно (от 2 до 14 раз) превосходил *F. oxysporum* по способности накапливать внутри клеток  $\text{Cu}^{++}$  (см. рис. 5).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ метаболических и экологических особенностей грибов, результаты экспериментальных исследований, в том числе и полученные нами, позволяют сделать вывод о высоком биоремедиационном потенциале микромицетов. Грибы рода *Fusarium* рекомендованы в качестве основы сорбента тяжелых металлов (Фокина и др., 2012; Скугорева и др., 2019б). В нашей работе показан высокий процент извлечения меди микромицетами *F. oxysporum* и *A. alternata* из среды культивирования. Механизм снижения содержания поллютантов с участием грибов может реализовываться путем биосорбции или биodeградации, или при их сочетании.

Как показывают данные с вариациями содержания сахарозы, условия среды существенным образом влияют на сорбционную способность как меланизированных, так и гиалиновых форм микромицетов.

Различия в жизненных стратегиях двух видов, проявившиеся в разной скорости роста, спороношении, толерантности к меди, отражаются и на способности сорбировать медь из среды роста. Мицелий меланинсодержащего микромицета альтернрии накапливает в несколько раз больше  $\text{Cu}^{++}$ , чем гиалиновый мицелий фузариума. Это дает основание говорить о том, что защитные механизмы фузариума включаются, вероятно, на первых этапах взаимодействия живых клеток мицелия с катионами меди, отсюда и повышенная толерантность, и устойчивый рост колоний, и возможные периферические барьеры по типу клеточных стенок на пути проникновения  $\text{Cu}^{++}$  в клетки мицелия, в которых нет меланиновых защитных пигментов. *A. alternata*, имеющая меланиновые пигменты, способна накапливать большее количество катионов меди внутри клеток, которые в определенных пределах не оказывают токсического действия на метаболизм, а нормально функционирующие гифы мицелия способны сорбировать много  $\text{Cu}^{++}$  на поверхности клеточных стенок грибов.

Положительное воздействие культуральной жидкости микромицетов на бактериальную культуру свидетельствует о том, что бактериально-грибная ассоциация может быть эффективным агентом микробной биоремедиации.

Авторы благодарят кандидата биологических наук А. Е. Иванову за предоставление штаммов из коллекции кафедры биологии почв факультета почвоведения Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова, кандидата биологических наук М. М. Карпухина за помощь при проведении химического анализа содержания меди.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волкова В. Д., Федосеева Е. В., Терехова В. А. Влияние метаболитов микромицетов *Alternaria alternata* и *Fusarium oxysporum* на бактериальную активность в водной среде при загрязнении медью // Экология речных бассейнов: Труды 11-й Международной научно-практической конференции. Владимир: Владимирский государственный университет имени Александра Григорьевича и Николая Григорьевича Столетовых, 2023. С. 316 – 320.

Николаева О. В., Терехова В. А. Совершенствование лабораторного фитотестирования для экотоксикологической оценки почв // Почвоведение. 2017. № 9. С. 1141 – 1152. <https://doi.org/10.7868/S0032180X17090052>

Скугорева С. Г., Кантор Л. И., Домрачева Л. И. Биосорбция тяжёлых металлов микромицетами: особенности процесса, механизмы, кинетика // Теоретическая и прикладная экология. 2019а. № 2. С. 14 – 31. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2019-2-014-031>

Скугорева С. Г., Кантор Г. Я., Домрачева Л. И., Шешегова Т. К. Оценка сорбционных способностей различных видов микромицетов рода *Fusarium* по отношению к ионам тяжёлых металлов // Теоретическая и прикладная экология. 2019б. № 4. С. 102 – 109. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2019-4-103-109>

Солопов М. В., Легенький Ю. А., Беспалова С. В., Холявка М. Г. Биосорбция ионов тяжёлых металлов дрожжевыми клетками, модифицированными наночастицами магнетита // Вестник Воронежского государственного университета. Сер. Химия. Биология. Фармация. 2019. № 1. С. 96 – 102.



Терехова В. А., Федосеева Е. В., Волкова В. Д., Иванова А. Е., Якименко О. С. Меланин-содержащие микромицеты в почвах и органических отходах // Теоретическая и прикладная экология. 2022. № 4. С. 204 – 213. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2022-4-204-213>

Фокина А. И., Злобин С. С., Домрачева Л. И., Трефилова Л. В. Свойства некоторых видов грибов р. *Fusarium* – основа для создания биосорбента тяжёлых металлов // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2012. № 2. С. 49 – 52.

Cuero R., Ouellet T. Metal ions modulate gene expression and accumulation of the mycotoxins aflatoxin and zearalenone // Journal of Applied Microbiology. 2005. Vol. 98, iss. 3. P. 598 – 605. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2004.02492.x>

Gadd G. M., de Rome L. Biosorption of copper by fungal melanin // Applied Microbiology and Biotechnology. 1988. Vol. 29. P. 610 – 617.

Gnanasalami V. D. V., Jebapriya G. R., Gnanadoss J. J. Bioremediation of hazardous pollutants using fungi // International Journal of Computing Algorithm. 2013. Vol. 2, iss. 2. P. 93 – 96.

Hadi B., El-Naas M. H. Biosorption of heavy metals: Potential and applications of yeast cells for cadmium removal // Environmental Contaminants: Ecological Implications and Management. Microorganisms for Sustainability / ed. R. Bharagava. Singapore: Springer, 2019. Vol. 14. P. 237 – 271. [https://doi.org/10.1007/978-981-13-7904-8\\_11](https://doi.org/10.1007/978-981-13-7904-8_11)

Harms H., Schlosser D., Wick L. Y. Untapped potential: Exploiting fungi in bioremediation of hazardous chemicals // Nature Reviews Microbiology. 2011. Vol. 9, iss. 3. P. 177 – 192. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2519>

Liu R., Meng X., Mo C., Wei X., Ma A. Melanin of fungi: From classification to application // World Journal of Microbiology and Biotechnology. 2022. Vol. 38, № 12. Article number 228. <https://doi.org/10.1007/s11274-022-03415-0>

Mohebbad B., Bonyadi Z., Dehghan A. A., Rahmat M. H. Arsenic removal from aqueous solutions using *Saccharomyces cerevisiae*: Kinetic and equilibrium study // Environmental Progress & Sustainable Energy. 2019. Vol. 38, special iss. 1. P. 398 – 402. <https://doi.org/10.1002/ep.13074>

Negi B. B., Das C. Mycoremediation of wastewater, challenges, and current status: A review // Bioresource Technology Reports. 2023. Vol. 22. Article number 101409. <https://doi.org/10.1016/j.biteb.2023.101409>

Rathore D., Dubey R., Dwivedi A. Advances in mycoremediation of emerging potential toxic effluents // Fungi Bio-Prospects in Sustainable Agriculture, Environment and Nano-Technology. London: Academic Press, 2021. Vol. 2. P. 301 – 329. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-821925-6.00014-9>

Terekhova V. A. Biotesting of soil ecotoxicity in case of chemical contamination: Modern approaches to integration for environmental assessment (a review) // Eurasian Soil Science. 2022. Vol. 55, № 5. P. 601 – 612. <https://doi.org/10.1134/S106422932205009>

Wang J. L., Chen C. Biosorbents for heavy metals removal and their future // Biotechnology Advances. 2009. Vol. 27, iss. 2. P. 195 – 226. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2008.11.002>

## Copper ion sorption ability of *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl. and *Fusarium oxysporum* Schltdl. micromycetes

V. D. Volkova<sup>1</sup>, E. V. Fedoseeva<sup>2</sup>, V. A. Terekhova<sup>1, 2✉</sup>

<sup>1</sup> Moscow Lomonosov State University

12 korp., 1 Leninskie Gory, Moscow 119234, Russia

<sup>2</sup> A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences

33 Leninsky Prospekt, Moscow 119071, Russia

Received: November 10, 2023 / revised: December 7, 2023 / accepted: December 8, 2023 / published: March 20, 2024

**Abstract.** Our analysis of metabolic and ecological features of fungi indicates a high bioremediation potential of fungal mycelium. The relevance of the problems solved in this work is conditioned by insufficiently studied mechanisms and conditions of micromycetal activity on heavy metal detoxication. The effect of copper on the development of two micromycete species, namely, melanised *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl., 1912 and hyaline *Fusarium oxysporum* Schltdl., 1824 cultivated on Czapek agar (with 2 or 3% sucrose) was compared; the ability of mycelium to sorb copper cations when grown in a liquid culture with 0, 0.05, 0.1, 0.25, and 0.5 mg Cu<sup>2+</sup> / L was evaluated. *F. oxysporum* had noticeable advantages in terms of growth rate, tolerance, conidia production on medium with Cu<sup>2+</sup>. The effective concentration of copper (EC<sub>50</sub>), indicating the resistance of the fungus, increased for *F. oxysporum* by 1.5 times with increasing sucrose content in the medium. The melanised culture of *A. alternata* was superior to *F. oxysporum* in terms of sorption capacity. The percentage of Cu<sup>2+</sup> extraction by fungal mycelium from the medium reached 40% in the case of *F. oxysporum* and twice as much in the case of *A. alternata*. The vast majority of copper was sorbed by the cell walls of hyphae and washed away by water. A small amount (a maximum of 0.16 µg Cu<sup>2+</sup> / g dry mycelium of *A. alternata*) penetrated inside the mycelial cells. *F. oxysporum*, which had no intracellular protective melanins, accumulated Cu<sup>2+</sup> (2 to 14 times) less. The results show that the mechanisms of resistance to Cu<sup>2+</sup> and sorption are different in the studied species: in *Fusarium* they are determined mainly by the barrier functions of hyphae cell walls, while in *Alternaria* melanin plays a significant role in protection against Cu toxic action.

**Keywords:** pollution, heavy metals, fungi, mycelium, melanin, tolerance, sorption, toxicity, effective concentrations, remediation

**Funding.** This work was financially supported by the Russian Science Foundation (Project 22-24-00666 “Melanin-containing fungi of technogenically disturbed soils: Indication of chemical pollution and biotechnological potential”).

*Ethics approval and consent to participate:* Animal protocols were approved by the Bioethics Commission of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences (protocol No. 86 dated March 6, 2024).

*Competing interests:* The authors have declared that no competing interests exist.

---

✉ *Corresponding author.* Department of Land Resources and Soil Assessment, Faculty of Soil Science, Lomonosov Moscow State University, Russia.

*ORCID and e-mail addresses:* Veronika D. Volkova: <https://orcid.org/0000-0002-0193-840X>, [v\\_d\\_2000@mail.ru](mailto:v_d_2000@mail.ru); Elena V. Fedoseeva: <https://orcid.org/0000-0002-4229-7338>, [elenfedoseeva@gmail.com](mailto:elenfedoseeva@gmail.com); Vera A. Terekhova: <https://orcid.org/0000-0001-9121-639X>, [vterekhova@gmail.com](mailto:vterekhova@gmail.com).

**For citation:** Volkova V. D., Fedoseeva E. V., Terekhova V. A. Copper ion sorption ability of *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl. and *Fusarium oxysporum* Schltdl. micromycetes. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 1, pp. 20–35 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-20-35>

## REFERENCES

- Volkova V. D., Fedoseeva E. V., Terekhova V. A. Influence of metabolites micromycetes *Alternaria alternata* and *Fusarium oxysporum* on bacterial activity in the aquatic environment under copper pollution. In: *Ecology of the Rivers Basins: Proceedings of the XI International Scientific Conference*. Vladimir, Vladimir State University named after Alexander and Nikolay Stoletovs, 2023, pp. 316–320 (in Russian).
- Nikolaeva O. V., Terekhova V. A. Improvement of laboratory phytotest for the ecological evaluation of soils. *Eurasian Soil Science*, 2017, vol. 50, no. 9, pp. 1105–1114. <https://doi.org/10.1134/S1064229317090058>
- Skugoreva S. G., Kantor G. Ya., Domracheva L. I. Biosorption of heavy metals by micromycetes: Specificity of the process, mechanisms, kinetics. *Theoretical and Applied Ecology*, 2019a, no. 2, pp. 14–31 (in Russian). <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2019-2-014-031>
- Skugoreva S. G., Kantor G. Ya., Domracheva L. I., Sheshhegova T. K. Assessment of sorption abilities of various species of *Fusarium* micromycetes in relation to heavy metal ions. *Theoretical and Applied Ecology*, 2019b, no. 4, pp. 102–109 (in Russian). <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2019-4-103-109>
- Solopov M. V., Legenkiy Yu. A., Bespalova S. V., Holyavka M. G. Biosorption of heavy metals ions by yeast cells modified with magnetite nanoparticles. *Proceedings of Voronezh State University. Series: Chemistry. Biology. Pharmacy*, 2019, no. 1, pp. 96–102 (in Russian).
- Terekhova V. A., Fedoseeva E. V., Volkova V. D., Ivanova A. E., Yakimenko O. S. Melanin-containing micromycetes in soils and organic waste. *Theoretical and Applied Ecology*, 2022, no. 4, pp. 204–213 (in Russian). <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2022-4-204-213>
- Fokina A. I., Zlobin S. S., Domracheva L. I., Trefilova L. V. Properties of some species of fungi r. *Fusarium* as a basis for the creation of biosorbent of heavy metals. *Bulletin of Altai State Agricultural University*, 2012, no. 2, pp. 49–52 (in Russian).
- Cuero R., Ouellet T. Metal ions modulate gene expression and accumulation of the mycotoxins aflatoxin and zearalenone. *Journal of Applied Microbiology*, 2005, vol. 98, iss. 3, pp. 598–605. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2004.02492.x>
- Gadd G. M., de Rome L. Biosorption of copper by fungal melanin. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 1988, vol. 29, pp. 610–617.
- Gnanasalami V. D. V., Jebapriya G. R., Gnanadoss J. J. Bioremediation of hazardous pollutants using fungi. *International Journal of Computing Algorithm*, 2013, vol. 2, iss. 2, pp. 93–96.
- Hadi B., El-Naas M. H. Biosorption of heavy metals: Potential and applications of yeast cells for cadmium removal. In: Bharagava R., ed. *Environmental Contaminants: Ecological Implications and Management. Microorganisms for Sustainability*. Singapore, Springer, 2019, vol. 14, pp. 237–271. [https://doi.org/10.1007/978-981-13-7904-8\\_11](https://doi.org/10.1007/978-981-13-7904-8_11)
- Harms H., Schlosser D., Wick L. Y. Untapped potential: Exploiting fungi in bioremediation of hazardous chemicals. *Nature Reviews Microbiology*, 2011, vol. 9, iss. 3, pp. 177–192. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2519>
- Liu R., Meng X., Mo C., Wei X., Ma A. Melanin of fungi: From classification to application. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2022, vol. 38, no. 12, article no. 228. <https://doi.org/10.1007/s11274-022-03415-0>

## СОРБЦИОННАЯ АКТИВНОСТЬ МИКРОМИЦЕТОВ

Mohebbad B., Bonyadi Z., Dehghan A. A., Rahmat M. H. Arsenic removal from aqueous solutions using *Saccharomyces cerevisiae*: Kinetic and equilibrium study. *Environmental Progress & Sustainable Energy*, 2019, vol. 38, spec. iss. 1, pp. 398–402. <https://doi.org/10.1002/ep.13074>

Negi B. B., Das C. Mycoremediation of wastewater, challenges, and current status: A review. *Bioresource Technology Reports*, 2023, vol. 22, article no. 101409. <https://doi.org/10.1016/j.biteb.2023.101409>

Rathore D., Dubey R., Dwivedi A. Advances in mycoremediation of emerging potential toxic effluents. In: *Fungi Bio-Prospect in Sustainable Agriculture, Environment and Nano-Technology*. London, Academic Press, 2021, vol. 2, pp. 301–329. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-821925-6.00014-9>

Terekhova V. A. Biotesting of soil ecotoxicity in case of chemical contamination: Modern approaches to integration for environmental assessment (a review). *Eurasian Soil Science*, 2022, vol. 55, no. 5, pp. 601–612. <https://doi.org/10.1134/S106422932205009>

Wang J. L., Chen C. Biosorbents for heavy metals removal and their future. *Biotechnology Advances*, 2009, vol. 27, iss. 2, pp. 195–226. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2008.11.002>

Обзорная статья

УДК 639.1.053(470.44)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-36-51>

## ПОЯВЛЕНИЕ ОБЫКНОВЕННОГО ШАКАЛА (MAMMALIA, CANINAE, *CANIS AUREUS* LINNAEUS, 1758) В САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ, РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛА ВИДА В РЕГИОНЕ НА ФОНЕ ЕГО ЭКСПАНСИИ В ЕВРОПЕ И РОССИИ

М. Л. Опарин <sup>1✉</sup>, С. В. Сухов <sup>2</sup>, О. С. Опарина <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН  
Россия, 410028, г. Саратов, ул. Рабочая, д. 24

<sup>2</sup> Комитет охотничьего хозяйства и рыболовства Саратовской области  
Россия, 410012, г. Саратов, ул. Университетская, д. 45/51

Поступила в редакцию 21.10.2023 г., после доработки 23.11.2023 г., принята 23.11.2023 г., опубликована 20.03.2024 г.

**Аннотация.** Рассматривается история расселения обыкновенного шакала в России и прилегающих странах, а также в южной, центральной, восточной и северной Европе. Приводятся данные, подтверждающие демографический взрыв этого вида на территории Европейского континента. Более подробно рассматриваются материалы о расселении этого вида в европейской части России. Основной упор сделан на изучении процесса проникновения обыкновенного шакала на территорию Саратовской области, от его первых встреч в саратовском Заволжье в конце 1980-х – начале 1990-х гг. в Дьяковском (Салтовском) лесу до расселения на прилегающих к нему территориях. Описано проникновение вида в саратовское Правобережье и дальнейшее его расселение на территории области по обоим берегам р. Волги. Показано, что площади современного ареала этого вида примерно одинаковы как в Правобережье, так и в Левобережье Саратовской области. Однако численность шакала в настоящее время выше в районах области, расположенных на правом берегу р. Волги. Вероятно, данное обстоятельство объясняется более благоприятными условиями для обитания зверя в этой части региона, связанными с его более высокой облесенностью. Обыкновенный шакал размножается в южных районах Саратовской области, расположенных по обоим берегам р. Волги. Однако этот вид встречается и в самых северных районах региона и, вероятно всего, там также как и на юге области возникают его устойчивые репродуктивно активные группировки. В саратовском Заволжье, несмотря на его очень слабую облесенность, шакал отмечен как в юго-восточных, так и северо-восточных районах, однако его численность достаточно высока только в окрестностях леса на приерусланских песках и в районах вдоль р. Волги, где имеются участки пойменных и байрачных лесов. В Правобережье Саратовской области шакал наиболее многочислен в нагорных дубравах Приволжской возвышенности, встречается в пойменных лесах р. Медведицы и в Медведице-Хоперском междуречье.

**Ключевые слова:** обыкновенный шакал, расширение ареала, Саратовская область, Европейская Россия, Европа

✉ Для корреспонденции. Лаборатория экологии наземных позвоночных степной зоны Саратовского филиала Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

ORCID и e-mail адреса: Опарин Михаил Львович: <https://orcid.org/0000-0002-9629-7579>, [oparinml@mail.ru](mailto:oparinml@mail.ru); Сухов Сергей Валентинович: [centurie@mail.ru](mailto:centurie@mail.ru); Опарина Ольга Сергеевна: <https://orcid.org/0000-0001-5581-4122>, [otis07@mail.ru](mailto:otis07@mail.ru).

## ПОЯВЛЕНИЕ ОБЫКНОВЕННОГО ШАКАЛА

*Соблюдение этических норм.* Исследования проводили без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых.

*Конфликт интересов.* Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Для цитирования.** Опарин М. Л., Сухов С. В., Опарина О. С. Появление обыкновенного шакала (*Mammalia*, *Caninae*, *Canis aureus* Linnaeus, 1758) в Саратовской области, расширение ареала вида в регионе на фоне его экспансии в Европе и России // Поволжский экологический журнал. 2024. № 1. С. 36 – 51. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-36-51>

### ИСТОРИЯ РАССЕЛЕНИЯ ШАКАЛА В РОССИИ, СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАНАХ И ЕВРОПЕ

Столетие назад обыкновенный шакал (*Canis aureus* Linnaeus, 1758) был экзотическим хищником для Европы. В течение первой половины XX в. этот вид имел ограниченное распространение в Юго-Восточной Европе. На территории бывшего СССР в плейстоценовых захоронениях Кавказа фоссильных останков шакала не обнаружено (Верещагин, 1949, 1951). В Восточной Европе и Средней Азии в плейстоценовых отложениях шакалов также не обнаружено (Верещагин, 1959). В нижнем палеолите в первую половину позднего плейстоцена в Палестине, Ливане и Сирии обнаружены субфоссильные останки шакала близкие к современному виду (Bate, 1937). Поздние останки шакала найдены в слоях поселений ранней бронзы близ Анаклии, в пещерах около Кутаиси и Сарайбулахского хребта в Армении (Даль, 1940). Приведенные данные позволили Н. К. Верещагину (1949, 1951) считать, что шакал появился на Кавказском перешейке во второй половине голоцена.

По данным Н. К. Верещагина (1959), шакал к середине 1900-х гг. был распространен преимущественно в низменностях Закавказья и Кавказа. По его данным в Западном Предкавказье шакал был редок, а в Восточном – обитал по долинам рек Терека и Сунжи от Моздока до Грозного. На Черноморском побережье Кавказа шакал был многочислен от Геленджика до Батуми, но в горы заходил лишь до 400 – 500 м н.у.м. Особенно много шакалов обитало в ольховниках по рекам Колхиды. Наибольшая численность шакала в восточном Закавказье наблюдалась в Кура-Араксинской, Хачмасской и Ленкоранской низменностях.

Верещагин Н. К. (1959) отмечал, что шакал на высоких, сухих плоскогорьях Ирана и Армении не обитал, лишь изредка встречался в глубоких ущельях.

Во второй половине XX в. в России ареал шакала охватывал весь Северный Кавказ от устья р. Кубани до низовьев р. Терека. В прилежащих странах этот вид населял равнины и низкогорья Азербайджана и Восточной Грузии, по долине р. Аракс заходил в Армению. В Средней Азии он был распространен от Туркмении до Таджикистана, где населял предгорья и долины рек. В Казахстане встречался до низовий р. Тургай на севере и до р. Чу на востоке (Геппнер и др., 1967; Слудский и др., 1981; Аристов, Барышников, 2001). По данным Г. В. Геппнера с соавторами (1967), в годы падежа скота в Казахстане наблюдались далекие заходы шакала на север вплоть до 49° с.ш. А. А. Слудский с соавторами (1981) сообщают, что до 1950-х гг. шакал в Казахстане встречался в тугаях поймы Сырдарьи на северо-западе до ее среднего течения. К 1979 г. он был распространен по всей пойме р. Сыр-

дарьи до ее нижнего течения и по восточному побережью Аральского моря в тугах и тростниковых зарослях. Если раньше регистрировались лишь забеги шакала в Молдавию из Румынии (Гептнер и др., 1967), то в конце XX в. он стал обитать и здесь и на Юго-Западной Украине (Аристов, Барышников, 2001).

До середины прошлого века обыкновенный шакал в Европе встречался в Греции, Албании, Югославии, Болгарии, а также в некоторых районах Венгрии, Румынии, Молдавии, Турции и на Кавказе. Однако во второй половине XX в. началась инвазия этого вида в Европе, и к концу 1990-х гг. шакал заселил Венгрию, Румынию и Австрию. В 1996 г. произошла первая его регистрация в Германии (Arnold et al., 2012). Этот процесс продолжился и в XXI в., к 2010 г. шакал расселялся до севера Украины, в 2014 г. был зарегистрирован в Украинском Полесье (Zagorodniuk, 2014), в апреле и июне 2015 г. обнаружен в Польше, в том числе и вблизи западной границы Беларуси (Kowalczyk et al., 2015). К 2015 г. известен уже ряд регистраций этого вида в Литве, Латвии и Эстонии (Trouwborst et al., 2015).

На Украине шакал впервые был отмечен в 1998 г. в дельте Дуная, затем он распространился на прилегающие районы Северного Причерноморья. Оттуда проник в Дунай-Полесье, Дон-Донец и Закарпатский регионы страны и сейчас его ареал занимает более 50% территории Украины (Zagorodniuk, 2014). Расширение ареала шакала в Европе регистрируется с начала 1980-х гг. За последнее десятилетие произошло увеличение количества случаев регистрации шакалов в районах, где вид ранее не отмечался. Увеличение присутствия зафиксировано на севере и к западу от ареала шакала на Балканах, особенно в Венгрии, Сербии и Словакии. В Австрии первый случай репродукции был подтвержден в 2007 г., размножение также недавно было зарегистрировано в Италии (Arnold et al., 2012). Беспрецедентное расширение ареала шакала в Европе является крупнейшим документально подтвержденным демографическим взрывом на нашем континенте. Установлено, что его расширение происходит только за счет трех основных популяций: Пристранджанской, Далматской на Балканах и Кавказской. Видимо, этот демографический взрыв во многом обусловлен уникальным сочетанием факторов антропогенного характера (Spasov, Acosta-Pankov, 2019).

В Беларуси первое сообщение о регистрации шакала появилось в 2012 г. и касалось животного, добытого на юго-востоке Брестской области в конце 2011 г. и ряда других мест (Гричик и др., 2018). Молекулярно-генетическими исследованиями, проведенными на биоматериале животного с неясной видовой принадлежностью, подтвержден факт первой регистрации на территории Беларуси в декабре 2011 г. обыкновенного шакала, видовая принадлежность которого подтверждена молекулярно-генетическими методами исследования, данная особь имела связь с балканским центром распространения вида (Хейдорова и др., 2018).

Ареал обыкновенного шакала в Евразии за последние десятилетия претерпел существенные изменения, проявившиеся в его расширении. В данной статье обобщена литература, характеризующая динамику ареала вида в европейских странах и в России. Показано, что в Европе и России регистрируется появление вида далеко за пределами его ареала на Балканах и Кавказе. Обыкновенный шакал распространяется на север Европы. Однако о его размножении в новых районах распространения практически ничего не сообщалось. Впервые случаи размноже-

## ПОЯВЛЕНИЕ ОБЫКНОВЕННОГО ШАКАЛА

ния обыкновенного шакала зарегистрированы в северной Польше, в 500 км к северу от ранее выявленных мест его встреч на границе с Белорусией. Летом 2015 и 2017 гг. были зафиксированы наблюдения молоди обыкновенного шакала (четыре и пять особей соответственно) близ Квидзина в долине р. Вислы, где шакалов неоднократно наблюдали с 2015 г. Это самые северные данные о размножении обыкновенного шакала в Европе (Kowalczyk et al., 2020). В новом тысячелетии распространение обыкновенного шакала в Европе заметно изменилось – этого хищника начали отмечать в географических регионах, где он раньше не встречался. Вид зарегистрирован в Австрии, Польше, Чехии, Беларуси, странах Балтии, Германии и Дании, а также в Финляндии и даже Норвегии (Arnold et al., 2012; Rutkowski et al., 2015; Trouwborst et al., 2015; Hatlauf et al., 2017; Paulauskas et al., 2018; Kowalczyk et al., 2020; Ree, 2021; Sørensen, Lindsø, 2021; Cunze, Klimpel, 2022; Kojola et al., 2022). В странах Балтии обыкновенный шакал впервые был зарегистрирован в Эстонии 28 февраля 2013 г., а в Латвии в 2014 г. охотники добыли три экземпляра шакала. Первый обыкновенный шакал в Литве был добыт седьмого февраля 2015 г. Вид идентифицирован с помощью морфологического анализа и анализа контрольной области митохондриальной ДНК (CR1). В Литве охота на этих животных разрешена круглый год (Paulauskas et al., 2018).

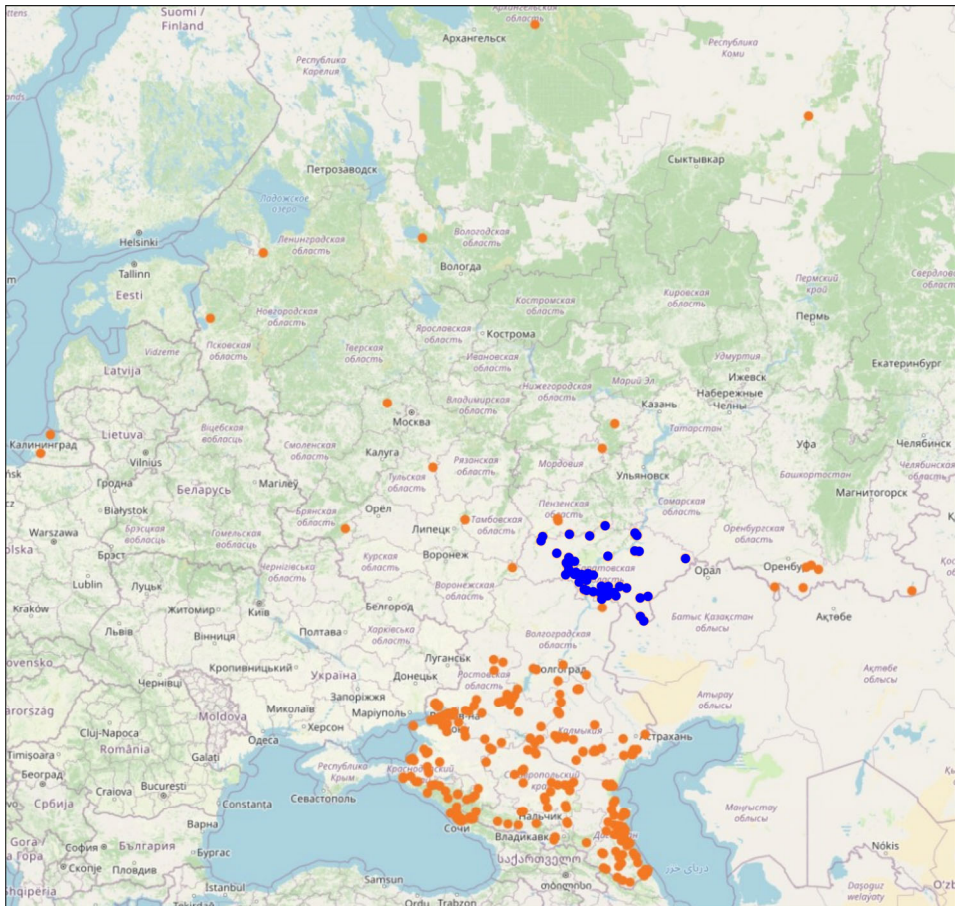
В настоящее время в Российской Федерации шакал многочислен в республике Дагестан, Ставропольском и Краснодарском краях, обычен в республиках Осетия и Ингушетия, в Ростовской, Волгоградской, Астраханской областях, в республике Калмыкия (Кудакин и др., 2019). В Пензенской области две особи этого вида были обнаружены в двух районах (Ермаков и др., 2022). Встречается шакал в Оренбургской области, в основном по границе с Казахстаном (Елина и др., 2019). В Саратовской области в 20-х гг. нового столетия шакал достаточно широко распространился и стал обычным в ряде ее районов (Опарин и др., 2022). Зарегистрирован случай обнаружения обыкновенного шакала в Московской области (Блохина и др., 2018). Отмечены единичные встречи этого зверя в Воронежской, Тамбовской, Пензенской, Брянской, Калининградской, Псковской, Ленинградской, Вологодской областях, в республиках Чувашия и Коми (Млекопитающие России, 2023) (рис. 1). Более того, этот вид был обнаружен в Пинежском районе Архангельской области в географической точке (64°40'20" с.ш., 43°22'56" в.д.) (Rykov et al., 2022).

Небольшое количество встреч *C. aureus* севернее основного ареала зафиксировано в средней полосе России в 1990 – 2020 гг.

## ПОЯВЛЕНИЕ ШАКАЛА В САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ И ЕГО РАССЕЛЕНИЕ ПО ТЕРРИТОРИИ РЕГИОНА

Материал авторы статьи начали собирать в середине 1990-х гг. путем опросов охотников и работников охотничьего хозяйства Саратовской области и собственных наблюдений в процессе наших круглогодичных выездов в природу на территории региона, а также во время зимних маршрутных учетов (Кондратенков, 2023; Кондратенков и др., 2023). Кроме этого, мы регистрировали и вокализацию зверей, когда с этим сталкивались, а также собирали фотографии добытых хищников, их шкуры и черепа. С 2018 г. Комитет охотничьего хозяйства и рыболовства Саратов-





**Рис. 1.** Пункты обнаружения обыкновенного шакала в Европейской России (Карта млекопитающих. Шакал *Canis aureus*, 2023): ● – Карта млекопитающих. Шакал *Canis aureus*, 2023; ● – для Саратовской области приведены данные авторов статьи, размещенные на «Карта млекопитающих. Шакал *Canis aureus*» (2023)

**Fig. 1.** Locations of *Canis aureus* sightings in European Russia (Map of Mammalian distribution. Golden jackal *Canis aureus*, 2023): ● – Map of Mammalian distribution. Golden jackal *Canis aureus*, 2023; ● – for the Saratov region, the authors' data are given, placed on the "Map of Mammalian distribution. Golden jackal *Canis aureus*" (2023)

ской области начал ежегодно собирать сведения о пребывании обыкновенного шакала в конкретных охотничьих угодьях через своих специалистов и охотпользователей. Все эти данные явились материалом для выполнения исследования о распространения шакала в Саратовской области.

А. А. Аристов и Г. Ф. Барышников (2001) отмечают, что в последние годы наблюдается расселение обыкновенного шакала на север: обнаружен в междуречье Волги и Урала (Урда). По устному сообщению Б. Д. Абатурова и данным Г. В. Лин-

## ПОЯВЛЕНИЕ ОБЫКНОВЕННОГО ШАКАЛА

демана с соавторами (2005), зимой 1999 – 2000 гг. шакалы были обычны в окрестностях пос. Джанибек Западно-Казахстанской области. Ф. Г. Бидашко с соавторами (2004) писали, что, по данным зоологов Астраханской противочумной станции, отдельные особи шакала отмечались на юго-западе Волго-Уральских песков еще в 1970-е гг., а в северо-западной части Волго-Уральских песков шакал был обнаружен ими в 2002 г. в районе пос. Урда.

Самка шакала была добыта в Салтовском (Дьяковском) лесу 6 ноября 2004 г. в кустарнике на левом берегу р. Еруслан в 4 км на юго-запад от с. Дьяковка (50°42'18" с.ш., 46°43'43" в.д.) (Краснокутский район Саратовской области) (шкура и череп хранятся в ИПЭЭ РАН). Первый достоверный случай добычи этого вида на описываемой территории относится к 1997 г. (главный лесничий Дьяковского лесхоза В. П. Еськов добыл самца шакала). Местный охотник, известный в Саратовской области волчатник В. Л. Маркелов, с начала 1995 г. ежегодно отмечал наличие выводков шакала в лесу, в непосредственной близости от села Дьяковка (даже на территории лесопитомника). О случаях добычи шакала на территории Приерусланских песков в смежном с Краснокутским Ровенском районе Саратовской области (не подтвержденных материальными доказательствами) известно с начала 1990-х гг. По сообщению охотника Г. М. Бойчука, первый шакал был добыт им в Салтовском лесу зимой 1989 – 1990 гг. В конце 1990-х – начале 2000-х гг. этот зверь обитал в гослесополосе и распространился по ней до с. Ямское, расположенного вблизи автомобильной дороги Саратов – Новоузенск, в 15 км на восток от г. Красный Кут (Опарин и др., 2005).

В Правобережье Саратовской области шакала добыли в заброшенном, сильно заросшем колхозном саду между селами Пряхино и Гусево Красноармейского района в январе 2019 г., во время охоты с гончими на зайцев. В ноябре 2018 г. шакала там же гнали собаки, но добыть его охотники не смогли. В январе 2022 г. возле дер. Гусево была добыта весьма упитанная самка шакала. Черепа этих животных хранятся в СФ ИПЭЭ РАН. В Левобережье Саратовской области первые случаи встреч шакала относятся к концу 1980-х – началу 1990-х гг. на территориях Краснокутского и Ровенского районов, а в Правобережье области этот зверь появился в охотничий сезон 2010 – 2011 гг. в Красноармейском районе (устные сообщения охотников). В настоящее время он широко распространился в регионе (таблица, рис. 2).

Сведения о численности шакала в охотничьих угодьях Саратовской области (экспертные оценки по результатам аудио- и визуальных наблюдений)

**Table.** Information on the numbers of *Canis aureus* in the hunting grounds of the Saratov region (expert estimates based on the results of audio and visual observations)

Год / Year	Район / District	Наименование охотхозяйства / Hunting farm name	К-во особей / Number of individuals
1	2	4	4
2018	Краснокутский / Krasny Kut	Дьяковское / Diakovskoye	5
2018	Энгельский / Engels	Энгельское / Engelsskoye	2
2018	Новоузенский / Novouzensk	ОДОУ* Новоузенского района / PHG* of Novouzensky district	1

Продолжение таблицы  
Table. Continuation

1	2	3	4
2018	Александрово-Гайский / Alexandrovo-Gai	Финайкина балка / Finaykina Balka	1
2019	Краснокутский / Krasny Kut	Дьяковское / Diakovskoye	3
2019	Краснокутский, Ровенский / Krasny Kut, Rovnoe	ОДОУ Дьяковский лес / PHG of Dyakovsky forest	10
2019	Краснокутский / Krasny Kut	ОДОУ Краснокутского района / PHG of Krasny Kut district	7
2019	Ровенский / Rovnoe	ОДОУ Ровенского района / PHG of Rovnoe district	2
2019	Новоузенский / Novouzensk	ОДОУ Новоузенского района / PHG of Novouzensk district	1
2019	Александрово-Гайский / Alexandrovo-Gai	ОДОУ Александрово-Гайского района / PHG of Alexandrovo-Gai district	2
2019	Перелюбский / Perelyub	Перелюбское / Perelyubskoye	2
2019	Красноармейский / Krasnoarmeysk	Луганское / Luganskoye	3
2020	Краснокутский / Krasny Kut	Дьяковское / Diakovskoye	7
2020	Краснокутский / Krasny Kut	ОДОУ Краснокутского района / PHG of Krasny Kut district	21
2020	Балаковский / Balakovo	ОДОУ Натальино / PHG of Nataleino	10
2020	Красноармейский / Krasnoarmeysk	Луганское / Luganskoye	2
2020	Красноармейский / Krasnoarmeysk	ОДОУ Красноармейского района / PHG of Krasnoarmeysk district	2
2020	Лысогорский / Lysy Gory	Лебедка / Lebedka	16
2020	Лысогорский / Lysy Gory	Медвежье / Medvezhje	2
2020	Аткарский / Atkarsk	Воровской лес / Vorovsky forest	16
2020	Екатериновский / Yekaterinovka	Юбилейное / Yubileynoye	16
2020	Ртищевский / Rtischevo	Ртищевское / Rtischevskoye	1
2021	Краснокутский / Krasny Kut	ОДОУ Краснокутского района, участок № 1 / PHG of Krasny Kut district, plot No. 1	1
2021	Краснокутский / Krasny Kut	ОДОУ Краснокутского района, участок № 2 / PHG of Krasny Kut district, plot No. 2	1
2021	Краснокутский / Krasny Kut	ОДОУ Краснокутского района, участок № 3 / PHG of Krasny Kut district, plot No. 3	3
2021	Ровенский / Rovnoe	ОДОУ Ровенского района, участок № 1 / PHG of Rovnoe district, plot No. 1	3
2021	Ровенский / Rovnoe	ОДОУ Ровенского района, участок № 2 / PHG of Rovnoe district, plot No. 2	3
2021	Ровенский / Rovnoe	Ровенское / Rovenskoye	15
2021	Красноармейский / Krasnoarmeysk	Красноармейское / Krasnoarmeyskoye	10
2021	Красноармейский / Krasnoarmeysk	Луганское / Luganskoye	5
2021	Лысогорский / Lysy Gory	Шереметьевское / Sheremet'yevskoye	10
2021	Воскресенский / Voskresensk	Морал / Moral	30
2021	Аткарский / Atkarsk	Приречное / Pririchnoye	5
2021	Аткарский / Atkarsk	Языковское / Yazykovskoye	5
2021	Хвалынский / Khvalynsk	Черемшаны / Cheremshany	1

# ПОЯВЛЕНИЕ ОБЫКНОВЕННОГО ШАКАЛА

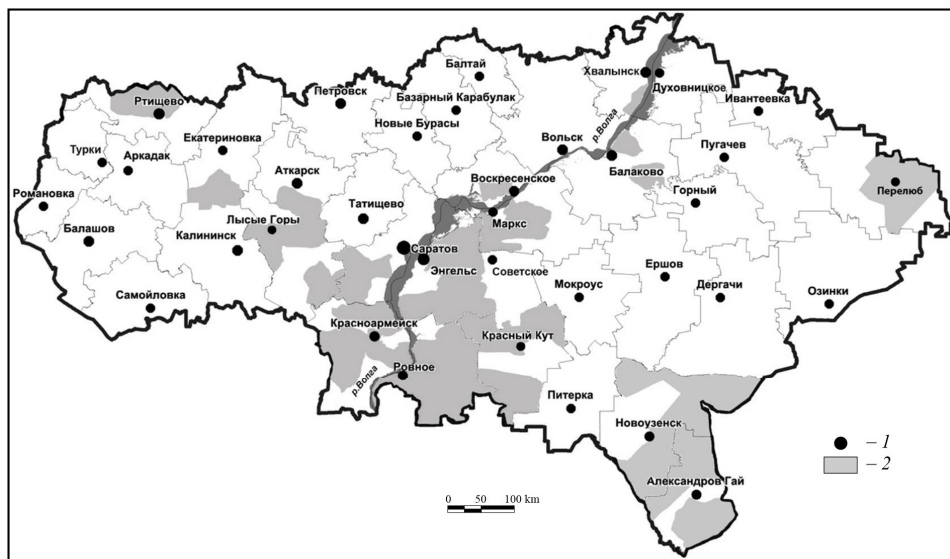
Окончание таблицы  
Table. Continuation

1	2	3	4
2022	Краснокутский / Krasny Kut	ОДОУ Краснокутского района, участок № 1 / PHG of Krasny Kut district, plot No. 1	2
2022	Краснокутский, Ровенский / Krasny Kut, Rovnoe	ОДОУ Дьяковский лес / PHG of Dyakovsky forest	3
2022	Ровенский / Rovnoe	ОДОУ Ровенского района, участок № 1 / PHG of Rovnoe district, plot No. 1	5
2022	Ровенский / Rovnoe	ОДОУ Ровенского района, участок № 2 / PHG of Rovnoe district, plot No. 2	2
2022	Энгельский / Engels	ОДОУ Энгельсского района / PHG of Engels district	12
2022	Марковский / Marx	Марковское / Marksovskoye	3
2022	Балаковский / Balakovo	Грачи / Grachi	1
2022	Красноармейский / Krasnoarmeysk	Красноармейское / Krasnoarmeyskoye	58
2022	Красноармейский / Krasnoarmeysk	Луганское / Luganskoye	15
2022	Лысогорский / Lysy Gory	Луч / Luch	6
2022	Лысогорский / Lysy Gory	Чунаки / Chunaki	10
2022	Лысогорский / Lysy Gory	Шереметьевское / Sheremetyevskoye	20
2022	Саратовский / Saratov	ОДОУ Саратовского района, участок № 2 / PHG of Saratov district, plot No. 2	2
2022	Саратовский / Saratov	Буркинское / Burkinskoye	1
2022	Новобурасский / Novye Burasy	ОДОУ Леляевское / PHG of Lelyaevskoye	1
2022	Хвалынский / Khvalynsk	ОДОУ Хвалынского района, участок № 5 / PHG of Khvalynsk district, plot No. 5	2

Примечание. \* ОДОУ – общедоступные охотничьи угодья.

Note. \* PHG – public hunting grounds.

В настоящее время шакал встречен на территориях восьми районов саратовского Левобережья в девятнадцати охотничьих угодьях, а в правобережных районах региона также в восьми районах на территориях восемнадцати охотничьих угодий. Данные о численности шакала в различных охотничьих угодьях носят лишь ориентировочный характер, но дают возможность предполагать, что общее количество этих зверей в области находится в интервале от сотни до нескольких сотен особей. Такая численность животных дает основание считать, что хищник в настоящее время закрепился на территории Саратовской области и размножается в ряде районов, расположенных на юге региона по обоим берегам р. Волги, а в северные части области совершает постоянные заходы и, вероятно, скоро и там закрепится и образует локальные популяции. Однако данные, собранные специалистами Комитета охотничьего хозяйства и рыболовства Саратовской области, а также охотпользователями, далеко не полно отражают распространение и численность вида в регионе. Более того, добыча этого зверя, из-за внесения его в последнее издание Красной книги Саратовской области (2021), как правило, скрывается охотниками, которые понимают его вред, наносимый охотничьему хозяйству при его современной численности.



**Рис. 2.** Карта-схема распространения обыкновенного шакала в охотничьих угодьях на территории Саратовской области: 1 – населенный пункт, 2 – охотничьи угодья с регистрациями обыкновенного шакала в 2018 – 2022 гг.

**Fig. 2.** Map-scheme of *Canis aureus* distribution in the hunting grounds in the territory of the Saratov region: 1 – settlement, 2 – hunting grounds with registrations of *Canis aureus* in 2018–2022

Таким образом, обыкновенный шакал, проникший в юго-западные районы саратовского Заволжья в конце 1980-х – начале 1990-х гг., к 2010-м гг. появился на юге саратовского Правобережья. В настоящее время этот хищник встречается постоянно и является особенно многочисленным в ряде районов Саратовской области, расположенных вдоль р. Волги, как с ее правого, так и левого берега. Однако наиболее многочислен он в южных районах области, как правобережной, так и левобережной ее частях. Это в первую очередь Ровенский, Краснокутский, Энгельсский, Марковский районы Левобережья и Красноармейский, Лысогорский, Саратовский и Воскресенский районы Правобережья Саратовской области.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время в южной, центральной, восточной и северной Европе, а также в европейской части России имеет место беспрецедентное расширение ареала обыкновенного шакала. Это относится и к Саратовской области. Обыкновенный шакал, по имеющимся у нас сведениям, появился в саратовском Заволжье на территории Краснокутского и Ровенского районов области на рубеже 1980-х – 1990-х гг. Поначалу места его обитания были приурочены к колкам Дьяковского (Салтовского) леса на Приурусланских песках. Уже в середине 1990-х гг. было зафиксировано размножение этого хищника в Дьяковском лесу, образовались семейные группы, которые обнаруживали себя вокализацией, свойственной этому виду. В 2010 –

## ПОЯВЛЕНИЕ ОБЫКНОВЕННОГО ШАКАЛА

2011 гг. обыкновенный шакал появился в Красноармейском районе, расположенном на юге саратовского Правобережья. В период с 2018 – 2022 гг. шакал на территории саратовского Левобережья р. Волги встречен на территориях восьми районов в девятнадцати охотничьих угодьях, а в правобережных районах области также в восьми районах на территориях восемнадцати охотничьих угодий. Таким образом, к настоящему времени шакал достаточно широко распространился по территории Саратовской области и в южных ее районах практически стал обычным видом.

Поскольку описываемый зверь представляет значительную угрозу охотничьему хозяйству при достижении им достаточно высокой численности, а также является носителем особо опасных инфекций, его необходимо вывести из Красной книги Саратовской области (2021), в которую он попал из прежнего ее издания пятнадцатилетней давности.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристов А. А., Барышников Г. Ф. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. СПб.: ЗИН РАН, 2001. 560 с.
- Блохина Т. А., Глазко В. И., Кирьякулов В. М. О первом случае регистрации обыкновенного шакала (*Canis aureus*) в Московской области // Вестник охотоведения. 2018. Т. 15, № 1. С. 12 – 14.
- Бидашко Ф. Г., Гражданов А. К., Берденов М. Ж., Габбасова А. Г. О распространении шакала в северо-западной части Волго-Уральских песков // Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, медицинское значение и охрана): сборник тезисов докладов Международного совещания. М.: ИПЭЭ РАН, 2004. С. 20 – 21.
- Верещагин Н. К. Плейстоценовые реликты Кабристана и Апшеронского полуострова // Бюллетень МОИП, Отд. биологический. 1949. Т. LIV, вып. 4. С. 3 – 14.
- Верещагин Н. К. Хищные (Carnivora) из бинагадинского асфальта // Труды Естественного-исторического музея АН Азерб. ССР. 1951. Т. IV. С. 28 – 126.
- Верещагин Н. К. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 704 с.
- Гептнер В. Г., Наумов Н. П., Юргенсон П. Б., Студский А. А., Чиркова А. Ф., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высшая школа, 1967. Т. 2, ч. 1. С. 100 – 123.
- Гричик В. В., Прокопчук В. В., Гребенчук А. Е., Рябцева А. О., Цыбовский И. С. Шакал (*Canis aureus* L., 1758) – новый вид в териофауне Беларуси // Журнал Белорусского государственного университета. Биология. 2018. № 3. С. 55 – 61.
- Даль С. К. К исследованию вымерших и современных животных Сарайбулагского хребта // Зоологический сборник Института биологии Арм. фил. АН СССР. 1940. Вып. 2. С. 27 – 35.
- Елина Е. Е., Ленева Е. А., Давыгора А. В. Динамика териофауны Оренбургской области за вековой период // Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2019. С. 72 – 75.
- Ермаков О. А., Салагин Д. В., Быстракова Н. В. Первый случай регистрации шакала (*Canis aureus* Linnaeus, 1758) в Пензенской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2022. № 3. С. 44 – 52. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2022-3-4>
- Карта млекопитающих. Шакал *Canis aureus* // Млекопитающие России. 2023. URL: <https://rusmam.ru/atlas/map> (дата обращения: 12.10.2023).

Кондратенков И. А. Возможность определения необходимой протяженности учетных маршрутов ЗМУ на основании площади охотничьих угодий // Поволжский экологический журнал. 2023. № 4. С. 437 – 453. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-4-437-453>

Кондратенков И. А., Опарин М. Л., Опарина О. С. Определение экологической плотности некоторых видов охотничьих животных по данным зимних маршрутных учетов // Поволжский экологический журнал. 2023. № 1. С. 58 – 76. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-1-58-76>

Кудактин А. Н., Яровенко Ю. А., Яровенко А. Ю. Современное распространение и экология шакала обыкновенного *Canis aureus* (L., 1758) в России и на Кавказе // Вестник охотоведения. 2019. Т. 16, № 1. С. 22 – 28.

Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов: Папирус, 2021. 496 с.

Линдеман Г. В., Абатуров Б. Д., Быков А. В., Лопушков В. А. Динамика населения позвоночных животных Заволжской полупустыни. М.: Наука, 2005. 252 с.

Опарин М. Л., Опарина О. С., Кондратенков И. А., Усов А. С., Слудский А. А. Многолетняя динамика населения млекопитающих степного Заволжья в условиях изменения антропогенных нагрузок и цикличности климата // Бюллетень МОИП. Отд. биологический. 2005. Т. 110, № 4. С. 40 – 50.

Опарин М. Л., Сухов С. В., Опарина О. С. История, география расселения и численность шакала (*Canis aureus* L.) в Саратовской области // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 100-летию института и 150-летию со дня рождения основателя и первого директора института, профессора Бориса Михайловича Житкова. Киров: ВНИИОЗ им. проф. Б. М. Житкова, 2022. С. 115 – 118.

Слудский А. А., Бадамыш Б. И., Бекенов А. С., Грачев Ю. А., Кыдырбаев Х. К., Лазарев А. А., Страутман Е. И., Фадеев В. А., Федосенко А. К. Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука КазССР, 1981. Т. 3, ч. 1. 244 с.

Хейдорова Е. Э., Шпак А. В., Гомель К. В., Сидорович В. Е., Демянчик В. В., Прокопчук В. В., Никуфоров М. Е. Молекулярно-генетическая идентификация инвазивного вида – шакала азиатского (*Canis aureus*) на территории Беларуси // Доклады Национальной академии наук Беларуси. 2018. Т. 62, № 1. С. 86 – 92. <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2018-62-1-86-92>

Arnold J., Humer A., Heltai M., Murariu D., Spassov N., Hackländer K. Current status and distribution of golden jackals *Canis aureus* in Europe // Mammal Review. 2012. Vol. 42, № 1. P. 1 – 11. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2011.00185.x>

Bate D. M. Palaeontology: The fossil fauna of the Wady El-Mughara Caves // The Stone Age of Mount Carmel. Oxford: Clarendon Press, 1937. Vol. 1. P. 139 – 235.

Cunze S., Klimpel S. From the Balkan towards Western Europe: Range expansion of the golden jackal (*Canis aureus*) – A climatic niche modeling approach // Ecology and Evolution. 2022. Vol. 12, iss. 7. Article number e9141. <https://doi.org/10.1002/ece3.9141>

Hatlauf J., Heltai M., Szabó L., Hackländer K. Golden jackal (*Canis aureus*) occurrence in Austria: From first records to recent findings // 33<sup>rd</sup> International Union of Game Biologists Congress & 14<sup>th</sup> Perdix Congress: Abstract Book. Montpellier: ONCFS, 2017. P. 178.

Kojola I., Henttonen H., Heikkinen S., Ranc N. Golden jackal expansion in northernmost Europe: Records in Finland // Mammalian Biology. 2023. <https://doi.org/10.1007/s42991-023-00382-3>

Kowalczyk R., Kolodziej-Sobocinska M., Ruczyński I., Wojcik J. M. Range expansion of the jackal (*Canis aureus*) into Poland: First records // Mammal Research. 2015. Vol. 60, № 4. P. 411 – 414. <https://doi.org/10.1007/s13364-015-0238-9>

Kowalczyk R., Wudarczyk M., Wójcik J. M., Okarma H. Northernmost record of reproduction of the expanding golden jackal population // Mammal Biology. 2020. Vol. 100, iss. 1. P. 107 – 111. <https://doi.org/10.1007/s42991-020-00009-x>

## ПОЯВЛЕНИЕ ОБЫКНОВЕННОГО ШАКАЛА

Paulauskas A., Ražanskė I., Radzijevskaja J., Nugaraite D., Gedminas V. The golden jackal *Canis aureus* – A new species in the Baltic countries // *Biologija*. 2018. Vol. 64, № 3. P. 203 – 207. <https://doi.org/10.6001/biologija.v64i3.3825>

Ree V. Gullsjakal påtruffet i Lakseelv i 2019 og 2020 – en ny art for Norge // *Våre Rovdyr*. 2021. № 1. P. 52 – 63.

Rykov A. M., Kuznetsova A. S., Tirronen K. F. The first record of the golden jackal (*Canis aureus* Linnaeus, 1758) in the Russian Subarctic // *Polar Biology*. 2022. Vol. 45, iss. 5. P. 965 – 970. <https://doi.org/10.1007/s00300-022-03037-0>

Rutkowski R., Krofel M., Giannatos G., Ćirović D., Männil P., Volokh A. M., Lanszki J., Hel-tai M., Szabó L., Banea O. C., Yavruyan E., Hayrapetyan V., Kopaliani N., Miliou A., Tryfonopoulos G. A., Lymberakis P., Penezić A., Pakeltytė G., Suchecka E., Bogdanowicz W. A European concern? Genetic structure and expansion of golden jackals (*Canis aureus*) in Europe and the Caucasus // *PLoS ONE*. 2015. Vol. 10, № 11. Article number e0141236. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141236>

Sørensen O. J., Lindsø L. K. The golden jackal *Canis aureus* detected in Norway – management challenges with naturally dispersed species new to the country // *Fauna*. 2021. Vol. 74, № 3-4. P. 74 – 87.

Spassov N., Acosta-Pankov I. Dispersal history of the golden jackal (*Canis aureus moreoticus* Geoffroy, 1835) in Europe and possible causes of its recent population explosion // *Biodiversity Data Journal*. 2019. Vol. 7. Article number e34825. <https://doi.org/10.3897/BDJ.7.e34825>

Trouwborst A., Krofel M., Linnell J. D. C. Legal implications of range expansions in a terrestrial carnivore: The case of the golden jackal (*Canis aureus*) in Europe // *Biodiversity and Conservation*. 2015. Vol. 24, № 10. P. 2593 – 2610. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0948-y>

Zagorodniuk I. Golden Jackal (*Canis aureus*) in Ukraine: Modern expansion and status of species // *Proceedings of the National Museum of Natural History*. 2014. Vol. 12. P. 100 – 105.



**Occurrence of the golden jackal  
(Mammalia, Caninae, *Canis aureus* Linnaeus, 1758)  
in the Saratov region, expansion of its range  
in the region against the background of its expansion in Europe and Russia**

**М. Л. Опарин <sup>1✉</sup>, С. В. Сухов <sup>2</sup>, О. С. Опарина <sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Saratov Branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences  
24 Rabochaya St., Saratov 410028, Russia

<sup>2</sup> Committee of Hunting and Fishing of the Saratov Region  
45/51 Universitetskaya St., Saratov 410012, Russia

Received: October 21, 2023 / revised: November 23, 2023 / accepted: November 23, 2023 / published: March 20, 2024

**Abstract.** The history of golden jackal dispersal in Russia and adjacent countries, as well as in southern, central, eastern and northern Europe, is considered. Data confirming the demographic explosion of this species on the European continent territory are given. Materials on the dispersal of golden jackals in the European Russia are considered in more detail. The main emphasis is made on the study of the process of golden jackal penetration into the territory of Saratov region, from its first sightings in the Saratov Volga region in the late 1980s – early 1990s in the Dyakovsky (Saltovsky) forest to dispersal in adjacent territories. The penetration of the species into the Saratov Right Bank and its further dispersal throughout the region on both banks of the Volga river is described. It is shown that the areas of the modern jackal range are approximately the same both in the Right Volga Bank and Left Volga Bank of the Saratov region. However, the number of jackal is currently higher in the areas of the region located on the right bank of the Volga river. Probably, this is explained by more favorable conditions for the golden jackal habitat in this part of the region, associated with its higher afforestation. Golden jackals breed in the southern districts of the Saratov region, located on both banks of the Volga river. However, golden jackals are also found in the northernmost parts of the region, and most likely there, as well as in the south of the region, its stable reproductively active groups appear. In the Saratov Volga region, in spite of its very low forest cover, the golden jackal is recorded both in the south-eastern and north-eastern areas, but its numbers are high enough only in the vicinity of the forest on the Prieruslan sands and in areas along the Volga river, where there are areas of floodplain and bairn forests. In the Right Volga Bank of the Saratov region the golden jackal is most abundant in upland oak forests of the Privolzhskaya Upland, occurs in floodplain forests of the Medveditsa river and in the Medveditsa–Khopyor interfluve.

**Keywords:** golden jackal, range expansion, Saratov region, European Russia, Europe

*Ethics approval and consent to participate:* This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

*Competing interests:* The authors have declared that no competing interests exist.

---

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Ecology of Terrestrial Vertebrates of the Steppe Zone, Saratov Branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Russia.

*ORCID and e-mail addresses:* Mikhail L. Oparin: <https://orcid.org/0000-0002-9629-7579>, [oparinml@mail.ru](mailto:oparinml@mail.ru); Sergey V. Sukhov: [centurie@mail.ru](mailto:centurie@mail.ru); Olga S. Oparina: <https://orcid.org/0000-0001-5581-4122>, [otis07@mail.ru](mailto:otis07@mail.ru).

**For citation:** Oparin M. L., Sukhov S. V., Oparina O. S. Occurrence of the golden jackal (*Mammalia*, *Caninae*, *Canis aureus* Linnaeus, 1758) in the Saratov region, expansion of its range in the region against the background of its expansion in Europe and Russia. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 1, pp. 36–51 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-36-51>

## REFERENCES

- Aristov A. A., Baryshnikov G. F. *The Mammals of Russia and Adjacent Territories. Carnivores and Pinnipeds*. Saint Petersburg, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences Publ., 2001. 560 p. (in Russian).
- Blohin T. A., Glazko V. I., Kirjakulov V. M. The first registration of the jackal (*Canis aureus*) in Moscow region. *The Herald of Game Management*, 2018, vol. 15, no. 1, pp. 12–14 (in Russian).
- Bidashko F. G., Grazhdanov A. K., Berdenov M. J., Gabbasova A. G. On the distribution of jackal in the north-western part of the Volga-Ural sands. In: *Mlekopitaiushchie kak komponent aridnykh ekosistem (resursy, fauna, meditsinskoe znachenie i okhrana): sbornik tezisov dokladov Mezhdunarodnogo soveshchaniya* [Mammals as a Component of Arid Ecosystems (Resources, Fauna, Medical Importance and Protection): Collection of Abstracts of Reports of the International Meeting]. Moscow, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS Publ., 2004, pp. 20–21 (in Russian).
- Vereshchagin N. K. Pleistocene relicts of Cabristan and the Apsheron Peninsula. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*, 1949, vol. LIV, no. 4, pp. 3–14 (in Russian).
- Vereshchagin N. K. Predatory (Carnivora) from Binagadi asphalt. *Proceedings of the Natural History Museum of the Academy of Sciences of the Azerbaijan SSR*, 1951, vol. IV, pp. 28–126 (in Russian).
- Vereshchagin N. K. *Mlekopitaiushchie Kavkaza. Istoriya formirovaniya fauny* [Mammals of the Caucasus. History of Fauna Formation]. Moscow, Leningrad, Izdatel'stvo AN SSSR, 1959. 704 p. (in Russian).
- Geptner V. G., Naumov N. P., Jurgenson P. B., Sludsky A. A., Chirkova A. F., Bannikov A. G. *Mlekopitaiushchie Sovetskogo Soiuza* [Mammals of the Soviet Union]. Moscow, Vysshaya shkola, 1967, vol. 2, pt. 1, pp. 100–123 (in Russian).
- Grichik V. V., Prapakchuk V. V., Grebenchuk A. E., Rabtsava A. A., Tsybovsky I. S. Golden jackal (*Canis aureus* L., 1758) – a new species in the theriofauna of Belarus. *Journal of the Belarusian State University. Biology*, 2018, no. 3, pp. 55–61 (in Russian).
- Dahl S. K. To the study of extinct and modern animals of the Saraybulagh Ridge. *Zoological Collection of the Institute of Biology of the Armenian Branch of the USSR Academy of Sciences*, 1940, iss. 2, pp. 27–35 (in Russian).
- Elina E. E., Leneva E. A., Davygora A. V. Dynamics of theriofauna of the Orenburg region over the century. In: *Mammals of Russia: Faunistics and Issues of Theriogeography*. Moscow, KMK Scientific Press, 2019, pp. 72–75 (in Russian).
- Ermakov O. A., Salagin D. V., Bystrakova N. V. The first case of golden jackal (*Canis aureus* Linnaeus, 1758) appearance in Penza region. *University Proceedings. Volga Region. Natural Sciences*, 2022, no. 3, pp. 44–52 (in Russian). <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2022-3-4>
- Map of Mammalian distribution. Golden jackals *Canis aureus*. *Mammals of Russia*. 2023. Available at: <https://rusmam.ru/atlas/map> (accessed October 12, 2023).
- Kondratenkov I. A. Possibility to determine the necessary length of WRC survey routes based on the area of hunting grounds. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2023, no. 4, pp. 437–453 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-4-437-453>
- Kondratenkov I. A., Oparin M. L., Oparina O. S. Estimation of the ecological density of some species of hunting animals according to winter route censuses. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2023, no. 1, pp. 58–76 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-1-58-76>

Kudaktin A. N., Yarovenko Yu. A., Yarovenko A. Yu. Modern distribution and environment of the shaikal of oriented *Canis aureus* (L., 1758) in Russia and the Caucasus. *The Herald of Game Management*, 2019, vol. 16, no. 1, pp. 22–28 (in Russian).

*The Red Book of the Saratov Region: Fungi, Lichens, Plants, Animals*. Saratov, Papyrus, 2021. 496 p. (in Russian).

Lindeman G. V., Abaturov B. D., Bykov A. V. Lopushkov V. A. *Dynamics of the Vertebrate Animal Population in Semidesert of the Area East of the Volga River*. Moscow, Nauka, 2005. 252 p. (in Russian).

Oparin M. L., Oparina O. S., Kondratenkov I. A., Usov A. S., Sludskiy A. A. Long-term population dynamics of mammals of the steppe Trans-Volga region in the changing anthropogenic loads and climate cyclicity. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*, 2005, vol. 110, no. 4, pp. 40–50 (in Russian).

Oparin M. L., Sukhov S. V., Oparina O. S. History, geography of distribution and abundance of jackal (*Canis aureus* L.) in the Saratov region. In: *Recent Problems of Nature Use, Game Biology and Fur Farming: Proceedings of International Scientific and Practical Conference dedicated to the 100th anniversary of Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming*. Kirov, All-Russian Research Institute of Hunting and Animal Breeding named after Prof. B. M. Zhitkov Publ., 2022, pp. 115 – 118 (in Russian).

Sludskiy A. A., Badamshin B. I., Bekenov A. S., Grachev Yu. A., Kidirbaev H. K., Lazarev A. A., Strautman E. I., Fadeev V. A., Fedosenko A. K. *Mammals of Kazakhstan*. Alma-Ata, Nauka KazSSR, 1981, vol. 3, pt. 1. 244 p. (in Russian).

Kheidorova E. E., Shpak A. V., Homel K. V., Sidorovich V. E., Demianchyk V. V., Prakupchuk V. V., Nikiforov M. E. Molecular genetic identification of the invasive species – asian jackal (*Canis aureus*) in the territory of Belarus. *Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2018, vol. 62, no. 1, pp. 86–92 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2018-62-1-86-92>

Arnold J., Humer A., Heltai M., Murariu D., Spassov N., Hackländer K. Current status and distribution of golden jackals *Canis aureus* in Europe. *Mammal Review*, 2012, vol. 42, no. 1, pp. 1–11. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2011.00185.x>

Bate D. M. Palaeontology: The fossil fauna of the Wady El-Mughara Caves. In: *The Stone Age of Mount Carmel*. Oxford, Clarendon Press, 1937, vol. 1, pp. 139–235.

Cunze S., Klimpel S. From the Balkan towards Western Europe: Range expansion of the golden jackal (*Canis aureus*) – A climatic niche modeling approach. *Ecology and Evolution*, 2022, vol. 12, iss. 7, article no. e9141. <https://doi.org/10.1002/ece3.9141>

Hatlauf J., Heltai M., Szabó L., Hackländer K. Golden jackal (*Canis aureus*) occurrence in Austria: From first records to recent findings. *33<sup>rd</sup> International Union of Game Biologists Congress & 14<sup>th</sup> Perdix Congress: Abstract Book*. Montpellier, ONCFS, 2017, pp. 178.

Kojola I., Henttonen H., Heikkinen S., Ranc N. Golden jackal expansion in northernmost Europe: Records in Finland. *Mammalian Biology*, 2023. <https://doi.org/10.1007/s42991-023-00382-3>

Kowalczyk R., Kolodziej-Sobocinska M., Ruczyński I., Wojcik J. M. Range expansion of the jackal (*Canis aureus*) into Poland: First records. *Mammal Research*, 2015, vol. 60, no. 4, pp. 411–414. <https://doi.org/10.1007/s13364-015-0238-9>

Kowalczyk R., Wudarczyk M., Wojcik J. M., Okarma H. Northernmost record of reproduction of the expanding golden jackal population. *Mammal Biology*, 2020, vol. 100, iss. 1, pp. 107–111. <https://doi.org/10.1007/s42991-020-00009-x>

Paulauskas A., Ražanskė I., Radzijeuskaja J., Nugaraitė D., Gedminas V. The golden jackal *Canis aureus* – A new species in the Baltic countries. *Biologija*, 2018, vol. 64, no. 3, pp. 203–207. <https://doi.org/10.6001/biologija.v64i3.3825>

Ree V. Gullsjaakal påtruffet i Lakseelv i 2019 og 2020 – en ny art for Norge. *Våre Rovdyr*, 2021, no. 1, pp. 52–63.

## ПОЯВЛЕНИЕ ОБЫКНОВЕННОГО ШАКАЛА

Rykov A. M., Kuznetsova A. S., Tirronen K. F. The first record of the golden jackal (*Canis aureus* Linnaeus, 1758) in the Russian Subarctic. *Polar Biology*, 2022, vol. 45, iss. 5, pp. 965–970. <https://doi.org/10.1007/s00300-022-03037-0>

Rutkowski R., Krofel M., Giannatos G., Ćirović D., Männil P., Volokh A. M., Lanszki J., Heltai M., Szabó L., Banea O. C., Yavruyan E., Hayrapetyan V., Kopaliani N., Miliou A., Tryfonopoulos G. A., Lymberakis P., Penezić A., Pakeltytė G., Suchecka E., Bogdanowicz W. A European concern? Genetic structure and expansion of golden jackals (*Canis aureus*) in Europe and the Caucasus. *PLoS ONE*, 2015, vol. 10, no. 11, article no. e0141236. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141236>

Sørensen O. J., Lindsø L. K. The golden jackal *Canis aureus* detected in Norway – management challenges with naturally dispersed species new to the country. *Fauna*, 2021, vol. 74, no. 3-4, pp. 74–87.

Spassov N., Acosta-Pankov I. Dispersal history of the golden jackal (*Canis aureus moreoticus* Geoffroy, 1835) in Europe and possible causes of its recent population explosion. *Biodiversity Data Journal*, 2019, vol. 7, article no. e34825. <https://doi.org/10.3897/BDJ.7.e34825>

Trouwborst A., Krofel M., Linnell J. D. C. Legal implications of range expansions in a terrestrial carnivore: The case of the golden jackal (*Canis aureus*) in Europe. *Biodiversity and Conservation*, 2015, vol. 24, no. 10, pp. 2593–2610. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0948-y>

Zagorodniuk I. Golden Jackal (*Canis aureus*) in Ukraine: Modern expansion and status of species. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, 2014, vol. 12, pp. 100–105.

Оригинальная статья

УДК 591.525(598.112.3)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-52-63>

## СПЕЦИФИЧНОСТЬ РАЗМЕРНОЙ СТРУКТУРЫ КРАЕВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ НОМИНАТИВНОГО ПОДВИДА УШАСТОЙ КРУГЛОГОЛОВКИ (*PHRYNOCEPHALUS MYSTACEUS*) (AGAMIDAE, REPTILIA)

Г. В. Полынова , О. Е. Полынова

Российский университет дружбы народов имени Патриса Лумумбы  
Россия, 117198, г. Москва, ул. Миклухо-Маклая, д. 6

Поступила в редакцию 31.03.2023 г., после доработки 14.09.2023 г., принята 24.09.2023 г., опубликована 20.03.2024 г.

**Аннотация.** Рассматривается вероятность проявления правила Фостера, или островного эффекта, у популяции номинативного подвида ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus* Pallas, 1776), обитающей на изолированном песчаном массиве Сарыкум, Дагестан. Материал по морфометрическим данным, длине тела и длине хвоста, собран в двух точках ареала номинативного подвида. На песчаном массиве Сарыкум представлены данные мая 2021 г. Во второй точке ареала, окрестностях пос. Досанг Астраханской области, данные получены в течение весенних полевых сезонов 2010 – 2014 гг. Обработка материалов показывает, что половозрелые особи популяции на Сарыкуме достоверно мельче ящериц той же возрастной группы из Астраханской области. Анализ опубликованных сведений подтверждает максимально мелкие размеры этой популяции номинативного подвида. Таким образом, популяция ушастой круглоголовки на песчаном массиве Сарыкум может быть примером островного сдвига, при котором крупные животные имеют тенденцию становиться карликами, а мелкие – гигантами. В данном случае мы имеем дело с карликовостью самого крупного вида круглоголовок на изолированной территории песчаного массива Сарыкум. Следует отметить, что неполовозрелые особи популяций не имеют размерных отличий от других популяций ареала, что может свидетельствовать о физиологическом размерном оптимуме этой возрастной группы.


**Ключевые слова:** ушастая круглоголовка, размеры особей, островной эффект, Сарыкум

**Финансирование.** Работа выполнена в рамках Программы стратегического академического лидерства Российского университета дружбы народов имени Патриса Лумумбы.

*Соблюдение этических норм.* Протоколы с использованием животных были одобрены Комитетом по этике Медицинского института Российского университета дружбы народов имени Патриса Лумумбы (протокол № 4 от 20.01.2022 г.).

*Конфликт интересов.* Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Для цитирования.** Полынова Г. В., Полынова О. Е. Специфичность размерной структуры краевых популяций номинативного подвида ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*) (Agamidae, Reptilia) // Поволжский экологический журнал. 2024. № 1. С. 52 – 63. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-52-63>

 Для корреспонденции. Институт экологии Российского университета дружбы народов имени Патриса Лумумбы.

ORCID и e-mail адреса: Полынова Галина Вячеславовна: <https://orcid.org/0000-0003-0217-5771>, [galinapolynova@mail.ru](mailto:galinapolynova@mail.ru);  
Полынова Ольга Евгеньевна: <https://orcid.org/0000-0001-8856-545X>, [olgapolynova@yandex.ru](mailto:olgapolynova@yandex.ru).

## ВВЕДЕНИЕ

Ушастая круглоголовка – один из наиболее известных видов отечественной герпетофауны. Согласно Красному списку МСОП (Международный союз охраны природы) вид включает в себя четыре подвида (Dujsebayaeva et al., 2019). Из них в России встречается один, номинативный, *Phrynocephalus mystaceus mystaceus* Pallas, 1776, который обитает в Европе от Восточного Предкавказья и юга Астраханской области до Волго-Уральских песков включительно. Второй подвид *Phrynocephalus m. galli* Krassowsky, 1932 отмечается на большей части территории Казахстана и Средней Азии; третий, *Phrynocephalus m. aurantiacocaudatus* Senenov & Shenbrot, 1990, встречается в Восточном Казахстане (восточнее р. Или) (Семенов, Шенброт, 1990), а четвертый – *Phrynocephalus mystaceus khorasanus* Solovyeva et al. 2018 (Solovyeva et al., 2018) обитает в Иране. Кроме того, в 1932 г. Д. М. Красовским была представлена форма *P. m. mystaceus natio dagestanica*, не имеющая таксономического значения, но позже предложенная как самостоятельный подвид *Megalochilus mystaceus dagestanica* Krassowsky, 1932 отдельно выделенного рода *Megalochilus* с единственным видом *Megalochilus mystaceus* (Ананьева, 1986).

На разделение вида на подвиды существует и другая точка зрения. Согласно последним исследованиям по молекулярной филогении рода *Phrynocephalus* (Macey et al., 2018), подвид *Phrynocephalus m. galli* не выделяется, как не выделяется и *M. mystaceus dagestanica*. В этом случае на территории России, а также в Средней Азии и Казахстане все популяции принадлежат к номинативному подвиду.

Ушастая круглоголовка вполне обоснованно внесена в Красные книги почти всех южных территорий России: Дагестана (Красная книга Республики Дагестан, 2020), Калмыкии (Красная книга Калмыкии, 2013), Астраханской области (Красная книга Астраханской области, 2014), Чеченской Республики (Красная книга Чеченской Республики, 2007) и Ставропольского края (Красная книга Ставропольского края, 2002) по категории «редкий или уязвимый вид». Предкавказские популяции ушастой круглоголовки внесены в Красную книгу России (Ананьева, Мазаньева, 2021). В Красном списке МСОП категория статуса – вызывающий наименьшие опасения (Least Concern, LC) (Dujsebayaeva et al., 2019).

Несмотря на высокую популярность среди исследователей, детальных материалов, характеризующих размерные популяционные показатели особей, немного. В основном они все относятся к работам XX в. Наиболее полно описание этой стороны биологии вида дано в работах З. К. Брушко (1995) по Казахстану и З. П. Хонякиной (1965) по Дагестану. В продолжении исследований этих герпетологов мы в рамках изучения экологии популяций собрали материал по размерным характеристикам тела (длина туловища и хвоста) у номинативного подвида ушастой круглоголовки в двух краевых точках его ареала: в районе пос. Досанг Астраханской области и южнее на песчаном массиве Сарыкум в Дагестане. Особый интерес для исследования представляет последняя популяция, живущая в условиях экологического изолята (Полынова, Полынова, 2023). Необходимо также отметить, что в период исследования авторами статьи происходит резкая деградация локальных популяций вида на фоне зарастания песчаных биотопов (Полынова, Полынова, 2021).

Целью нашего исследования являлось выяснение наличия островного эффекта, изменения размеров тела, у популяции вида, изолированно живущей на песчаном массиве Сарыкум.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал по морфометрии популяции ушастой круглоголовки в районе пос. Досанг Астраханской области (46°54'58.9" с.ш., 47°55'53.1" в.д.) собран в первой декаде мая в течение пяти полевых сезонов 2010 – 2014 гг. За период исследований встречено и померено 55 особей: 13 самцов, 17 самок и 25 неполовозрелых ящериц.

Исследования популяции ушастой круглоголовки на песчаном массиве Сарыкум, Государственный природный заповедник «Дагестанский» (43°00'23.9" с.ш., 47°14'04.3" в.д.), начались в первой декаде мая 2019 г. и продолжены в те же сроки с 2021 г. в последующие полевые сезоны. Работа проводилась на одном и том же поселении вида для изучения динамики его популяционных показателей. В представленной статье мы использовали данные только одного полевого сезона 2021 г., поскольку они вполне репрезентативны и достаточны для сравнения. В этот сезон поймано и промерено 115 особей: 26 самцов, 22 самки и 67 неполовозрелых ящериц.

В процессе работы измеряли два основных размерных параметра: длину тела ( $L$ ) и длину хвоста ( $L_{cd}$ ) с точностью до 1.0 мм. Все замеры прижизненные: животных после измерения и мечения временной (спиртовым маркером) и постоянной (отрезанием когтей по определенной схеме) метками отпускали. Для описания половозрастной структуры использован метод построения диаграмм по длине тела животных (Сергеев, 1939). Возрастную структуру поселений оценивали на основе хорошо известных закономерностей постэмбрионального роста и данных других исследователей, проводивших вскрытия и наблюдения за ростом меченных животных (Сергеев, 1939; Хонякина, 1961, 1965; Брушко, 1995; Смирин, Ройтберг, 2012 и др.). Оценка достоверности различий полученных данных проведена с помощью непараметрического критерия Манна – Уитни ( $U$ ).

Статистическая обработка выполнена в пакетах программ Excel 10.0 (Microsoft Corp., USA) и Statistica 6.1 (StatSoft Inc., OK, USA).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно опубликованным сведениям (Хонякина, 1961, 1967; Брушко, 1995; Красная книга Республики Дагестан, 2020 и др.), в весенний сезон популяция ушастой круглоголовки включает три половозрастные группы: неполовозрелых особей и половозрелых самцов и самок. Сравнение размерных данных двух популяций номинативного подвида ушастой круглоголовки начнем с неполовозрелых особей.

**Неполовозрелые особи.** Опубликованные по Дагестану материалы говорят о том, что сразу после вылупления молодняк ушастой круглоголовки имеет длину тела 38 – 43 мм, а перед залеганием в спячку в среднем 44 мм (Хонякина, 1961). Исходя из известных сведений по скорости роста этого вида (Сергеев, 1939; Брушков, 1995), перезимовавший молодняк весной должен быть на 3 – 4 мм длиннее осеннего, т. е. иметь длину тела не менее 47 – 48 мм. Таким образом, полученные

нами сведения по длине тела молодняка сарыкумской ушастой круглоголовки, равной  $49.2 \pm 2.8$  (от 40 до 55) мм, соответствуют ранее известным для этой популяции параметрам. Размерный ряд представлен на рис. 1.

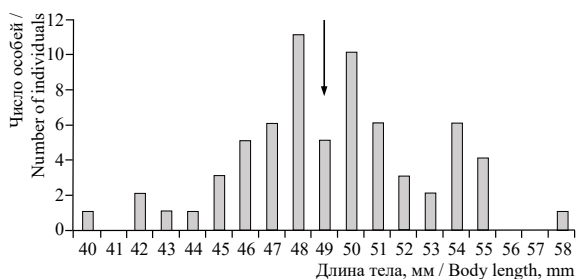
Аналогичные материалы по астраханской популяции представлены на рис. 2.

Длина тела майского молодняка в районе пос. Досанг составляет  $50.5 \pm 4.2$  (от 44 до 57) мм. Различие между длиной тела молодняка двух рассмотренных популяций недостоверно (таблица). По длине хвоста ящерицы этого возраста также достоверно не отличаются: Сарыкум –  $50.2 \pm 4.1$  (от 37 до 60) мм и Досанг –  $51.7 \pm 4.2$  (от 42 до 59) мм. Коэффициенты  $L / L.cd$  у молодняка обеих популяций практически совпадают:  $1.0 \pm 0.04$  и  $1.1 \pm 0.6$ .

Известно, что взрослая самка ушастой круглоголовки обычно делает две кладки за сезон размножения: первую – с середины мая до июня, вторую – в июле (Чернов, 1959; Богданов, 1960; Хонякина, 1961; Шаммаков, 1981). Сроки этих кладок перекрываются, но весной в популяции, как правило, присутствуют две размерные группы молодняка, что определенно прослеживается в описываемых нами материалах (стрелки см. рис. 1 и 2).

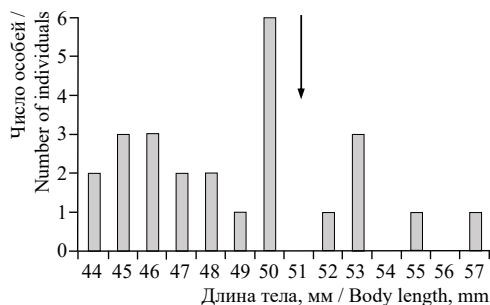
Если рассматривать ушастых круглоголовков из Казахстана и Средней Азии как номинативный подвид, то следует привести морфометрические данные животных аналогичной возрастной группы. Они сходны с нашими материалами: в Казахстане длина тела неполовозрелых особей в апреле составляет от 40 до 50 мм (Брушко, 1995), а в Туркмении – длина тела – 44 мм, хвоста – 45 мм (Шаммаков, 1981).

**Половозрелые особи.** В Дагестане половозрелость круглоголовков наступает в возрасте 22 – 23 месяцев (Хонякина, 1967). В Муюн-Кумах (Казахстан) ушастые круглоголовки становятся половозрелыми на 24-м месяце жизни (Параскив, 1956; Брушко, 1995). А. М. Сергеев (1939) отмечает, что ушастые круглоголовки в Туркмении достигают половой зрелости на втором году жизни.



**Рис. 1.** Длина тела неполовозрелых особей ушастой круглоголовки, *Phrynocephalus m. mystaceus*, май 2021 г. (Сарыкум)

**Fig. 1.** Body length of immature individuals of *Phrynocephalus m. mystaceus*, May 2021 (Sarykum)



**Рис. 2.** Длина тела неполовозрелых особей ушастой круглоголовки, *Phrynocephalus m. mystaceus*, май 2010 – 2014 гг. (Досанг, Астраханская область)

**Fig. 2.** Body length of immature individuals of *Phrynocephalus m. mystaceus*, May 2010–2014 (Dosang, Astrakhan region)



Достоверность отличий размерных показателей двух популяций ушастой круглоголовки, *Phrynocephalus m. mystaceus* (Сарыкум, май 2021 г. и Досанг, май 2010 – 2014 гг.)

**Table.** Reliability of differences in the size parameters of two populations of *Phrynocephalus m. mystaceus* (Sarikum, May 2021, and Dosang, May 2010–2014)

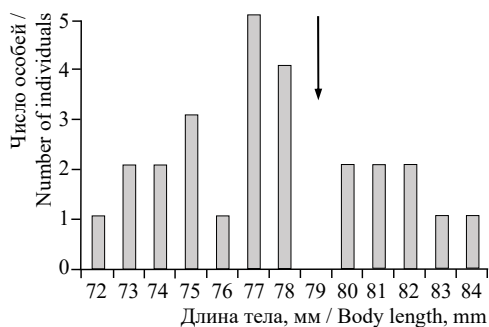
Параметр / Parameter	<i>U</i>	<i>p</i>
Длина тела неполовозрелых особей / Body length of immature individuals	696.5	≥0.05
Длина хвоста неполовозрелых особей / Tail length of immature individuals	602.5	≥0.05
Длина тела всех самцов / Body length of all males	0	≤0.01
Длина тела 2-летних самцов / Body length of 2-year-old males	0	≤0.01
Длина тела самцов старше 2 лет / Body length of males over 2 years old	0	≤0.05
Длина хвоста всех самцов / Tail length of all males	4	≤0.01
Длина тела всех самок / Body length of all females	0	≤0.01
Длина тела 2-летних самок / Body length of 2-year-old females	0	≤0.01
Длина тела самок старше 2 лет / Body length of females over 2 years old	0	≤0.01
Средняя длина хвоста самок / Average tail length of females	1.5	≤0.01

*Примечание.* *U* – критерий Манна – Уитни, *p* – уровень значимости.

*Note.* *U* – Mann–Whitney criterion, *p* – significance level.

**Самцы.** Согласно материалам З. П. Хонякиной (1961), на Сарыкуме длина тела взрослого самца ушастой круглоголовки составляет 75 – 82 мм. По нашим данным, средний размер тела самцов находится в тех же пределах и равен  $77.6 \pm 3.3$  (от 72 до 84) мм. Размерный ряд представлен на рис. 3. При этом самцы распадаются на две размерно-возрастные группы (стрелка см. рис. 3): особи на втором году жизни имеют длину тела  $75.8 \pm 1.7$  (от 72 до 78) мм, а животные старше двух лет –  $81.6 \pm 1.1$  (от 80 до 84) мм. Средний размер хвоста всей группы  $77.8 \pm 7.3$  (от 60 до 83) мм. Коэффициент  $L / L.cd$  –  $1.0 \pm 0.1$  (от 1.0 до 1.2).

Самцы астраханской популяции значительно крупнее сарыкумских как по длине тела, так и по длине хвоста. Средний размер тела составляет  $93.0 \pm 5.0$  (от 85 до 101) мм. Животные также распадаются на две размерно-возрастные группы (стрелка, рис. 4). Младшая группа, особи на втором году жизни, имеет длину тела



**Рис. 3.** Длина тела самцов ушастой круглоголовки, *Phrynocephalus m. mystaceus*, май 2010 – 2014 гг. (Сарыкум)

**Fig. 3.** Body length of males of *Phrynocephalus m. mystaceus*, May 2010–2014 (Sarykum)

$90.0 \pm 3.3$  (от 85 до 95) мм; а старшая –  $100.5 \pm 0.7$  (100–101). Средний размер хвоста всей группы  $82.8 \pm 5.2$  (от 83 до 101) мм. Коэффициент  $L / L.cd$  равен  $1.0 \pm 0.1$  (от 1.0 до 1.2).

Размерные различия двух популяций достоверны как при сравнении выборок всех самцов, так и по размерно-возрастным группам (см. таблицу).

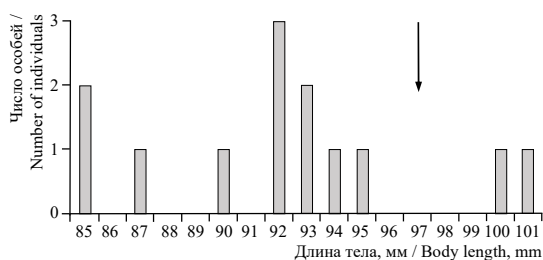
**Самки.** По материалам З. П. Хонякиной (1961), к концу первого года самки ушастой круглоголовки в Дагестане достигают длины туловища около 58 мм, а к двум годам – около 72 мм. Размерный диапазон на втором году жизни составляет 60 – 72 мм, а на тре-

твом – 74 – 82 мм. По нашим данным, средний размер тела самок находится в тех же пределах и равен  $71.1 \pm 5.0$  (от 61 до 79) мм. Размерный ряд представлен на рис. 5. При этом самки, как и самцы, распадаются на две размерно-возрастные группы (стрелка см. рис. 5): особи на втором году жизни имеют длину тела  $68.2 \pm 2.3$  (от 61 до 72) мм, а животные старше двух лет –  $76.1 \pm 1.7$  (от 74 до 79) мм. Средний размер хвоста всей группы  $68.3 \pm 3.8$  (от 62 до 78) мм. Коэффициент  $L / L.cd - 1.0 \pm 0.1$  (от 1.0 до 1.1).

Самки астраханской популяции, как и самцы, значительно крупнее сарыкумских, и это различие достоверно как при сравнении выборок всех самок, так и по размерно-возрастным группам (см. таблицу). Средний размер тела составляет  $91.0 \pm 6.8$  (от 80 до 102) мм. Размерный ряд представлен на рис. 6. Животные также распадаются на две размерно-возрастные группы (стрелка см. рис. 6). Младшая группа имеет длину тела  $87.5 \pm 4.8$  (от 80 до 95), а старшая –  $100.0 \pm 1.72$  (98 – 102) мм. Средний размер хвоста всей группы  $87.6 \pm 6.6$  (от 76 до 99) мм. Коэффициент  $L / L.cd - 1.0 \pm 0.6$  (от 1.0 до 1.2).

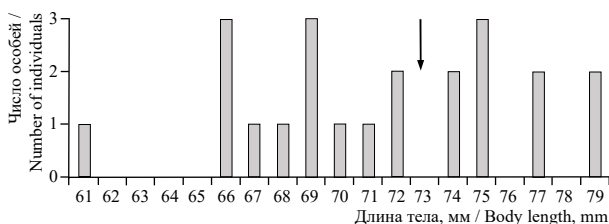
Если рассматривать ушастых круглоголовок Казахстана и Средней Азии как номинативный подвид, то следует привести морфометрические данные половозрелых ящериц этих территорий. В Казахстане в среднем течение р. Или длина туловища самцов составляет  $81.5 \pm 0.74$  мм, хвоста –  $82.4 \pm 0.74$  мм, а самок соответственно –  $77.8 \pm 0.84$  и  $75.21 \pm 1.06$  мм. В Южных Таукумах самцы значительно крупнее:  $95.71 \pm 1.23$  и  $103.0 \pm 2.65$  мм, туловище и хвост соответственно (Брушко, 1995). В Центральных Каракумах (Шаммаков, 1981), Юго-восточных Каракумах (Сергеев, 1939), в Северных Кызылкумах (Полынова, Лобачев, 1981) и в Узбекистане (Богданов, 1960) ящерицы также крупнее сарыкумских.

Таким образом, популяция ушастой круглоголовки, обитающая на песчаном массиве Сарыкум, достоверно мельче, чем известные популяции номинативного подвида в других частях ареала, в том числе и в случае, если мы рассматриваем ящериц из Средней Азии и Казахстана как номинативный подвид. Причем



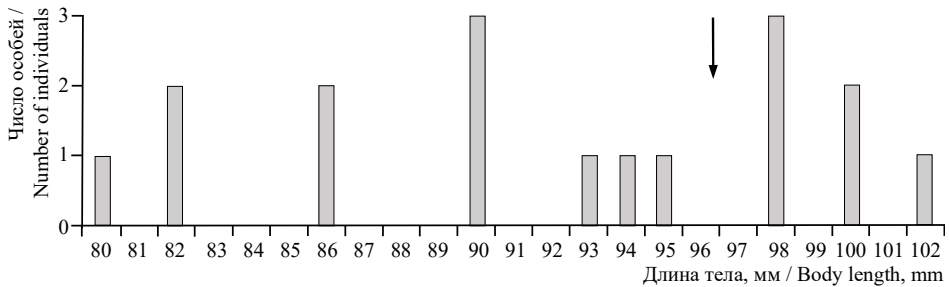
**Рис. 4.** Длина тела самцов ушастой круглоголовки, *Phrynocephalus m. mystaceus*, май 2010 – 2014 гг. (Досанг, Астраханская область)

**Fig. 4.** Body length of *Phrynocephalus m. mystaceus* males, May 2010–2014 (Dosang, Astrakhan region)



**Рис. 5.** Длина тела самок ушастой круглоголовки, *Phrynocephalus m. mystaceus*, май 2010 – 2014 гг. (Сарыкум)

**Fig. 5.** Body length of *Phrynocephalus m. mystaceus* females, May 2010–2014 (Sarykum)



**Рис. 6.** Длина тела самок ушастой круглоголовки, *Phrynocephalus m. mystaceus*, май 2010 – 2014 гг. (Досанг, Астраханская область)

**Fig. 6.** Body length of *Phrynocephalus m. mystaceus* females, May 2010–2014 (Dosang, Astrakhan region)

следует подчеркнуть, что это касается только половозрелых животных. Неполовозрелые ящерицы по всему ареалу примерно одинаковые.

В случае с сарыкумской популяцией ушастой круглоголовки мы, вероятно, имеем дело с известным из зоогеографии правилом Фостера, или островного эффекта (Наймарк, 2021). Это эволюционная закономерность, в соответствии с которой размеры обитателей островов в результате продолжительной изоляции направлены изменяются по сравнению с материковыми родоначальными видами. У некрупных животных чаще всего происходит увеличение размеров (островной гигантизм), а у крупных, наоборот, уменьшение (островная карликовость), хотя варианты изменения могут быть разными, в том числе у разных классов позвоночных. Наиболее четко закономерность выражена у рептилий, несколько меньше у млекопитающих. Островные формы млекопитающих обычно более мелких размеров. Птицы дают на островах как мелкие, так и крупные формы. Правило Фостера, в сущности, не имеет исключений и на примере с северным оленем даже идет в разрез с правилом Бергмана (Гептнер, 1936). Причинами эволюционного изменения размеров могут быть как экологические: изменение уровня пресса хищников, первичной продуктивности, климата, так и эволюционные факторы: на изолированных и особенно на небольших островах из-за увеличения уровня панмиксии скорость эволюции, очевидно, повышена и островной эффект более четкий. Еще один интересный аспект: всесторонний анализ островного эффекта (Benítez-López et al., 2021) говорит о том, что как очень крупные, так и очень мелкие виды на материке эволюционировали в сторону от своего физиологического оптимума, а островное обитание помогло к нему вернуться (Наймарк, 2021).

Возвращаясь к сарыкумской популяции ушастой круглоголовки, можно предположить, что она является примером островной карликовости самого крупного вида рода *Phrynocephalus*. Очень интересен тот факт, что на этапе онтогенеза неполовозрелые особи сохраняют общий, т. е. физиологически оптимальный для вида размер. История формирования ареала вида (Ананьева, 1986) и время формирования и изоляции песчаного массива Сарыкум как территории популяции (Идрисов, 2010) свидетельствуют в пользу того, что мы имеем дело с отдельным островным подвидом.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Популяция на песчаном массиве Сарыкум требует особого внимания исследователей. Развиваясь в условиях длительной изоляции, она приобрела много индивидуальных, специфических черт, одной из которых является достоверно маленький размер половозрелых животных обоих полов. Интерес к этой популяции должен определяться не только тем, что в южных районах вид является краснокнижным, но и тем, что данная популяция может служить объектом изучения микроэволюционных процессов. На наш взгляд, стоит еще раз проверить ее на уровень подвида *Phrynocephalus mystaceus mystaceus natio dagestanica* Krassowsky, 1932.

Авторы благодарят Государственный природный заповедник «Дагестанский» за предоставление возможности научного исследования и студентов Института экологии Российского университета дружбы народов имени Патриса Лумумбы, принимавших участие в сборе полевого материала.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н. Б. О родовой самостоятельности ушастой круглоголовки *Megalochilus mystaceus* (Pallas, 1776) // Труды Зоологического института АН СССР. 1986. Т. 157. С. 4 – 13.
- Ананьева Н. Б., Мазанаева Л. Ф. Ушастая круглоголовка *Phrynocephalus mystaceus* Pallas, 1776 (популяции Предкавказья) // Красная книга Российской Федерации. Животные. 2-е издание. М.: ФГБУ «ВНИИ Экология», 2021. С. 439 – 440.
- Богданов О. П. Фауна Узбекской ССР. Т. 1. Земноводные и пресмыкающиеся. Ташкент: Изд-во АН Узбекской ССР, 1960. 260 с.
- Брушко З. К. Ящерицы пустынь Казахстана. Алматы: Қонжық, 1995. 232 с.
- Гептнер В. Г. Общая зоогеография. М.: Биомедгиз, 1936. 548 с.
- Идрисов И. А. К истории формирования и развития песчаного массива Сарыкум // Труды Государственного природного заповедника «Дагестанский». 2010. Вып. 3. С. 19 – 27.
- Красная книга Астраханской области. Астрахань: Астраханский государственный университет, 2014. 413 с.
- Красная книга Калмыкии: в 2 т. Т. 1. Животные. Элиста: Джангар, 2013. 200 с.
- Красная книга Республики Дагестан. Махачкала: Джамалудинов М. А., 2020. 800 с.
- Красная книга Ставропольского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Т. 2. Животные / отв. ред. С. И. Сигида. Ставрополь: Полиграфсервис, 2002. 216 с.
- Красная книга Чеченской Республики. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Грозный: Южный изд. дом, 2007. 432 с.
- Наймарк Е. Б. Островные карлики и гиганты – результат действия комплекса экологических и эволюционных факторов // Элементы. 2021. URL: [https://elementy.ru/novosti\\_nauki/433805/Ostrovnye\\_karliki\\_i\\_giganty\\_rezultat\\_deystviya\\_kompleksa\\_ekologicheskikh\\_i\\_evolyutsionnykh\\_faktorov](https://elementy.ru/novosti_nauki/433805/Ostrovnye_karliki_i_giganty_rezultat_deystviya_kompleksa_ekologicheskikh_i_evolyutsionnykh_faktorov) (дата обращения: 26.03.2023).
- Параскив К. П. Пресмыкающиеся Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР, 1956. 228 с.
- Полынова Г. В., Лобачев В. С. Территориальные отношения у ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*) // Зоологический журнал. 1981. Т. 59, № 11. С. 1649 – 1657.
- Полынова Г. В., Полынова О. Е. О вымирании внутривидовой группировки ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus mystaceus* (Pallas, 1776) в зарастающих полупустынях Астраханской области // Принципы экологии. 2021. № 1. С. 43 – 51. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2021.10442>

Польшова Г. В., Польшова О. Е. Правило Фостера или островной эффект у популяций ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*) и быстрой ящурки (*Eremias velox*) (Reptilia, Lacertilia) на песчаном массиве Сарыкум // Современная герпетология. 2023. Т. 23, вып. 3/4. С. 154 – 159. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2023-23-3-4-154-159>

Семенов Д. В., Шенброт Г. И. Круглоголовки фауны СССР. Описание нового подвида ушастой круглоголовки с замечаниями о таксономическом статусе *Phrynocephalus mystaceus* (Reptilia, Agamidae) // Зоологический журнал. 1990. Т. 69, № 5. С. 76 – 81.

Сергеев А. М. Материалы по постэмбриональному росту рептилий // Зоологический журнал. 1939. Т. 28, № 5. С. 888 – 903.

Смирнова Э. М., Ройтберг Е. С. Развитие исследований роста рептилий в направлениях, определенных А. М. Сергеевым // Зоологический журнал. 2012. Т. 91, № 11. С. 1291 – 1301.

Хонякина З. П. Материалы по размножению и линьке ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus* Pall.) в Дагестане // Ученые записки Дагестанского государственного университета. Биологические науки. 1961. Т. 7, ч. 2. С. 105 – 133.

Хонякина З. П. Популяции ушастой круглоголовки в Дагестане // Герпетология / отв. ред. Я. Х. Туракулов. Ташкент: Наука Узбекской ССР, 1965. С. 40 – 42.

Хонякина З. П. Продолжительность жизни и динамика популяций ушастых круглоголовок в Дагестане // Вопросы физиологии, биохимии, зоологии и паразитологии. Махачкала: Дагкнигоиздат, 1967. Вып. 2. С. 94 – 96.

Чернов С. А. Фауна Таджикской ССР. Пресмыкающиеся // Труды Института зоологии и паразитологии. 1959. Т. 98. 204 с.

Шаммаков С. Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана. Ашхабад: Ылым, 1981. 312 с.

Benítez-López A., Santini L., Gallego-Zamorano J., Mila B., Walkden P., Huijbregts M. A. J., Tobias J. A. The island rule explains consistent patterns of body size evolution in terrestrial vertebrates // Nature Ecology & Evolution. 2021. Vol. 5, iss. 6. P. 768 – 756. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01426-y>

Dujsebayaeva T., Ananjeva N. B., Sattorov T., Nazarov R., Doronin I., Melnikov D., Shestopal A., Nuridjanov D., Tuniyev B., Aghasyan A., Orlov N. L., Tuniyev S., Anderson S., Shi L., Guo X., Wang Y. *Phrynocephalus mystaceus* // The IUCN Red List of Threatened Species 2019. 2019. Article number e.T157250A744631. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T157250A744631.en>

Macey R. J., Schulte J. A. II, Ananjeva N. B., van Dyke E. T., Wang Y., Orlov N., Shafei S., Robinson M. D., Dujsebayaeva T., Freund G. S., Fischer C. M., Liu D., Papenfuss T. J. A molecular phylogenetic hypothesis for the Asian agamid lizard genus *Phrynocephalus* reveals discrete biogeographic clades implicated by plate tectonics // Zootaxa. 2018. Vol. 4467, № 1. P. 1 – 81. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4467.1.1>

Solovyeva E. N., Dunayev E. A., Nazarov R. A., Radjabizadeh M., Poyarkov N. A. Molecular and morphological differentiation of Secret Toad-headed agama, *Phrynocephalus mystaceus*, with the description of a new subspecies from Iran (Reptilia, Agamidae) // ZooKeys. 2018. Iss. 748. P. 97 – 129. <https://doi.org/10.3897/zookeys.748.20507>

**Specific features of the size structure of marginal populations  
of the nominative subspecies of the secret toad-headed agama  
(*Phrynocephalus mystaceus mystaceus*) (Agamidae, Reptilia)**

**G. V. Polynova , O. E. Polynova**

*Peoples' Friendship University of Russia named after Patrice Lumumba  
6 Miklukho-Maklaya St., Moscow 117198, Russia*

Received: March 31, 2023 / revised: September 14, 2023 / accepted: September 24, 2023 / published: March 20, 2024

**Abstract.** The article considers the probability of Foster's rule, or the island effect manifestation in a population of the nominative subspecies of the secret toad-headed agama (*Phrynocephalus mystaceus mystaceus* Pallas, 1776) living on an isolated sandy massif of Sarykum, Dagestan. Materials on morphometric data, body length and tail length were collected at two points in the habitat of the nominative subspecies. Data on the Sarykum sand massif were collected in May 2021. At the second point of the range, in the vicinity of v. Dosang, the Astrakhan region, data were obtained during the spring field seasons of 2010–2014. Our processing of the materials shows that mature individuals of the population on Sarykum are significantly smaller than lizards of the same age group from the Astrakhan region. Our analysis of the published data confirms the smallest possible size of this population of the nominative subspecies. Thus, the population of the secret toad-headed agama on the Sarykum sandy massif may be a typical example of an island shift, in which large animals tend to become dwarfs, and small ones to become giants, respectively. In this case, we are dealing with dwarfism of the largest species of *Phrynocephalus* genus in the isolated territory of the Sarykum sandy massif. It should be noted that immature individuals of the populations have no dimensional differences from other populations of the habitat, which may indicate the physiological dimensional optimum of this age group.

**Keywords:** secret toad-headed agama, individual sizes, island rule, Sarykum


**Funding:** The study was carried out within the framework of the Strategic Academic Leadership Program of the Peoples' Friendship University of Russia named after Patrice Lumumba.

*Ethics approval and consent to participate:* Animal protocols were approved by the Ethics Committee of Medical Institute of the Peoples' Friendship University of Russia named after Patrice Lumumba (protocol No. 4 dated January 20, 2022).

*Competing interests:* The authors have declared that no competing interests exist.

**For citation:** Polynova G. V., Polynova O. E. Specific features of the size structure of marginal populations of the nominative subspecies of the secret toad-headed agama (*Phrynocephalus mystaceus mystaceus*) (Agamidae, Reptilia). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 1, pp. 52–63 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-52-63>

---

 *Corresponding author.* Institute of Ecology of the Peoples' Friendship University of Russia named after Patrice Lumumba, Russia.

*ORCID and e-mail addresses:* Galina V. Polynova: <https://orcid.org/0000-0003-0217-5771>, [galinapolynova@mail.ru](mailto:galinapolynova@mail.ru); Olga E. Polynova: <https://orcid.org/0000-0001-8856-545X>, [olgapolynova@yandex.ru](mailto:olgapolynova@yandex.ru).

## REFERENCES

- Ananjeva N. B. On the generic independence of the long-eared roundhead *Megalochilus mystaceus* (Pallas, 1776). *Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR*, 1986, vol. 157, pp. 4–13 (in Russian).
- Ananjeva N. B., Mazanaeva K. F. The secret toadheaded agama *Phrynocephalus mystaceus* Pallas, 1776 (populations of the Pre-Caucasus). In: *Red Data Book of Russian Federation. Animals*. 2nd edition. Moscow, VNIIE Ecology Publ., 2021, pp. 439–440 (in Russian).
- Bogdanov O. P. *The Fauna of the Uzbek SSR. Vol. 1. Amphibians and Reptiles*. Tashkent, AN UzSSR Publ., 1960. 260 p. (in Russian).
- Brushko Z. K. *Lizards of Kazakhstan Deserts*. Almaty, Konjik, 1995. 232 p. (in Russian).
- Geptner V. G. *Obshchaya zoogeografiya* [General Zoogeography]. Moscow, Biomedgiz, 1936. 548 p. (in Russian).
- Idrisov I. A. On the history of the formation and development of the Sarykum sand massif. *Proceedings of the Dagestan Nature Reserve*, 2010, iss. 3, pp. 19–27 (in Russian).
- Krasnaya kniga Astrakhanskoi oblasti* [Red Book of the Astrakhan Region]. Astrakhan, Astrakhan State University Publ., 2014. 413 p. (in Russian).
- Krasnaya kniga Kalmykii: v 2 t. T. 1. Zhivotnye* [Red Data Book of the Republic of Kalmyk: in 2 vols. Vol. 1. Animals]. Elista, Dzhangar, 2013. 200 p. (in Russian).
- Krasnaya kniga Respubliki Dagestan* [Red Data Book of the Republic of Dagestan]. Mahachkala, Dzhamaludinov M. A., 2020. 800 p. (in Russian).
- Krasnaya kniga Stavropol'skogo kraja: Redkie i nakhodiashchiesia pod ugrozoi ischeznoventiia vidy rastenii i zhivotnykh. T. 2. Zhivotnye. Otv. red. S. I. Sigida* [Sigida S. I., ed. Red Book of Stavropol Krai: Rare and Endangered Species of Plants and Animals. Vol. 2. Animals]. Stavropol, Poligrafservis, 2002. 216 p. (in Russian).
- Krasnaya kniga Chechenskoi Respubliki. Redkie i nakhodiashchiesia pod ugrozoi ischeznoventiia vidy rastenii i zhivotnykh* [Red Book of the Chechen Republic. Rare and Endangered Species of Plants and Animals]. Grozny, Yuzhnyi izdatel'skii dom, 2007. 432 p. (in Russian).
- Naimark E. B. Island dwarfs and giants – the result of the action of a complex of ecological and evolutionary factors. *Elements*, 2021. Available at: [https://elementy.ru/novosti\\_nauki/433805/Ostrovnye\\_karliki\\_i\\_giganty\\_rezultat\\_deystviya\\_kompleksa\\_ekologicheskikh\\_i\\_evolyutsionnykh\\_faktorov](https://elementy.ru/novosti_nauki/433805/Ostrovnye_karliki_i_giganty_rezultat_deystviya_kompleksa_ekologicheskikh_i_evolyutsionnykh_faktorov) (accessed March 16, 2023) (in Russian).
- Paraskiv K. P. *Presmykayushchiesia Kazakhstana* [Reptiles of Kazakhstan]. Alma-Ata, Academy of Sciences of the Kazakh SSR Publ., 1956. 228 p. (in Russian).
- Polynova G. V., Lobachev V. S. Territorial relations of the toad-headed agama (*Phrynocephalus mystaceus*). *Zoologicheskii zhurnal*, 1981, vol. 59, no. 11, pp. 1649–1657 (in Russian).
- Polynova G. V., Polynova O. E. On the extinction of the intra-population group of the lizard *Phrynocephalus mystaceus mystaceus* (Pallas, 1776) in the overgrown semi-deserts of the Astrakhan region. *Principy ekologii*, 2021, no. 1, pp. 43–51 (in Russian). <https://doi.org/10.15393/j1.art.2021.10442>
- Polynova G. V., Polynova O. E. Foster's or island rule in populations of *Phrynocephalus mystaceus* and *Eremias velox* (Reptilia, Lacertilia) on the sandy massif Sarykum. *Current Studies in Herpetology*, 2023, vol. 23, iss. 3–4, pp. 154–159 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2023-23-4-154-159>
- Semenov D. V., Shenbrot G. I. Secret toadheaded agamids of the fauna of the USSR. Description of a new subspecies of the long-eared roundhead with notes on the taxonomic status of *Phrynocephalus mystaceus* (Reptilia, Agamidae). *Zoologicheskii zhurnal*, 1990, vol. 69, no. 5, pp. 76–81 (in Russian).
- Sergeev A. M. Materials on postembryonic growth of reptiles. *Zoologicheskii zhurnal*, 1939, vol. 28, no. 5, pp. 888–903 (in Russian).

Smirina E. M., Roitberg E. S. On investigations of the reptilian growth in the directions suggested by A. M. Sergeev. *Zoologicheskii zhurnal*, 2012, vol. 91, no. 11, pp. 1291–1301 (in Russian).

Khonyakina Z. P. Materials on reproduction and molting of the toad-headed agama (*Phrynocephalus mystaceus* Pall.) in Dagestan. *Scientific Notes of Dagestan University. Biology Sciences*, 1961, vol. 7, pt. 2, pp. 105–133 (in Russian).

Khonyakina Z. P. Populations of the Toad-headed agama in Dagestan. In: *Gerpetologiya. Otv. red. Ya. Kh. Turakulov* [Turakulov Ya. Kh., ed. Herpetology]. Tashkent, Nauka Uzbek SSR, 1965, pp. 40–42 (in Russian).

Khonyakina Z. P. Life span and population dynamics of Toad-headed agama in Dagestan. *Voprosy fiziologii, biokhimii, zoologii i parazitologii* [Problems of Physiology, Biochemistry, Zoology and Parasitology]. Makhachkala, Dagknigoizdat, 1967, iss. 2, pp. 94–96 (in Russian).

Chernov S. A. Fauna of the Tajik SSR. Reptiles. *Proceedings of the Institute of Zoology and Parasitology, Academy of Sciences of the Tajik SSR*, 1959, vol. 98, 204 p. (in Russian).

Shammakov S. *Reptiles of Plain Turkmenistan*. Ashgabat, Ylym, 1981. 312 p. (in Russian).

Benítez-López A., Santini L., Gallego-Zamorano J., Mila B., Walkden P., Huijbregts M. A. J., Tobias J. A. The island rule explains consistent patterns of body size evolution in terrestrial vertebrates. *Nature Ecology & Evolution*, 2021, vol. 5, iss. 6, pp. 768–756. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01426-y>

Dujsebayaeva T., Ananjeva N. B., Sattorov T., Nazarov R., Doronin I., Melnikov D., Shestopal A., Nuridjanov D., Tuniyev B., Aghasyan A., Orlov N. L., Tuniyev S., Anderson S., Shi L., Guo X., Wang Y. *Phrynocephalus mystaceus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2019*, 2019, article no. e.T157250A744631. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T157250A744631.en>

Macey R. J., Schulte J. A. II, Ananjeva N. B., van Dyke E. T., Wang Y., Orlov N., Shafei S., Robinson M. D., Dujsebayaeva T., Freund G. S., Fischer C. M., Liu D., Papenfuss T. J. A molecular phylogenetic hypothesis for the Asian agamid lizard genus *Phrynocephalus* reveals discrete biogeographic clades implicated by plate tectonics. *Zootaxa*, 2018, vol. 4467, no. 1, pp. 1–81. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4467.1.1>

Solovyeva E. N., Dunayev E. A., Nazarov R. A., Radjabizadeh M., Poyarkov N. A. Molecular and morphological differentiation of secret toad-headed agama, *Phrynocephalus mystaceus*, with the description of a new subspecies from Iran (Reptilia, Agamidae). *ZooKeys*, 2018, iss. 748, pp. 97–129. <https://doi.org/10.3897/zookeys.748.20507>



Оригинальная статья

УДК 630.453:595.7(571.51)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-64-78>

## ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕЗЕРВАЦИЙ СИБИРСКОГО ШЕЛКОПРЯДА (*DENDROLIMUS SIBIRICUS*) (INSECTA, LASIOCAMPIDAE) В УСЛОВИЯХ АЛТАЕ-САЯНСКОГО ГОРНО-ТАЕЖНОГО ЛЕСНОГО РАЙОНА

С. М. Сулытсон ✉, П. В. Михайлов, А. А. Горошко, Д. А. Демидко,  
Н. Н. Кулакова, О. А. Слинкина, А. И. Татаринцев

ФГБОУ ВО «Сибирский государственный университет науки и технологий  
имени академика М. Ф. Решетнева»

Россия, 660037, г. Красноярск, проспект им. газеты «Красноярский рабочий», д. 31

Поступила в редакцию 12.03.2023 г., после доработки 30.06.2023 г., принята 02.07.2023 г., опубликована 20.03.2024 г.

**Аннотация.** Статья посвящена актуальной проблеме массового размножения сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov, 1908). Исследование направлено на совершенствование системы лесопатологического мониторинга с помощью выявления устойчивости участков лесной территории к воздействию опасного фитофага. Приведены результаты анализа природы экологически оптимальных местообитаний для жизнедеятельности сибирского шелкопряда на ранних стадиях и в период массового размножения в условиях горных южно-таежных темнохвойных насаждений Красноярского края. Исследование проведено по данным материалов дистанционного зондирования, совмещенного с результатами натурного обследования поврежденных участков с популяционной характеристикой фитофага. В основу характеристики местообитаний положен тип леса и лесоводственно-таксационные показатели насаждений. В результате анализа экологических условий для размножения вредителя произведена дифференциация насаждений по уровню устойчивости к воздействию фитофага. Первичные резервации – зеленомошниковая группа типов леса, вторичные – травяная группа типов леса, третичные – сырые местообитания в понижениях рельефа местности (приручейный, травяно-болотный тип леса). Выявлена динамика плотности сибирского шелкопряда в связи со структурными особенностями древостоев. Результаты позволяют территориально обеспечить слежение за динамикой и устойчивостью чувствительных к воздействию фитофага лесных участков.

**Ключевые слова:** сибирский шелкопряд, Landsat, лесопатологический мониторинг, массовое размножение фитофага, дефолиация крон, сосна сибирская кедровая, пихта сибирская, плотность популяции, тип леса

---

✉ Для корреспонденции. Лаборатория «Защита леса» Сибирского государственного университета науки и технологий имени академика М. Ф. Решетнева.

ORCID и e-mail адреса: Сулытсон Светлана Михайловна: <https://orcid.org/0000-0001-5679-1874>, [sultson2011@yandex.ru](mailto:sultson2011@yandex.ru); Михайлов Павел Владимирович: <https://orcid.org/0000-0003-3967-0709>, [mihaylov.p.v@mail.ru](mailto:mihaylov.p.v@mail.ru); Горошко Андрей Александрович: <https://orcid.org/0000-0001-6461-144X>, [utrom3@gmail.com](mailto:utrom3@gmail.com); Демидко Денис Александрович: <https://orcid.org/0000-0001-6538-9828>, [sawer\\_beetle@mail.ru](mailto:sawer_beetle@mail.ru); Кулакова Надежда Николаевна: <https://orcid.org/0000-0001-6900-5115>, [Nadezha21@mail.ru](mailto:Nadezha21@mail.ru); Слинкина Ольга Александровна: <https://orcid.org/0000-0001-9453-318X>, [sloa@mail.ru](mailto:sloa@mail.ru); Татаринцев Андрей Иванович: <https://orcid.org/0000-0003-2969-8740>, [lespat@mail.ru](mailto:lespat@mail.ru).

© Сулытсон С. М., Михайлов П. В., Горошко А. А., Демидко Д. А., Кулакова Н. Н., Слинкина О. А., Татаринцев А. И., 2024

**Финансирование.** Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России на выполнение коллективом научной лаборатории «Защита леса» Сибирского государственного университета науки и технологий имени акад. М. Ф. Решетнева проекта «Фундаментальные основы защиты лесов от энтомо- и фитовредителей в Сибири» (№ FEFE-2020-0014).

*Соблюдение этических норм.* Исследования проводили без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых.

*Конфликт интересов.* Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Для цитирования.** Сулытсон С. М., Михайлов П. В., Горошко А. А., Демидко Д. А., Кулакова Н. Н., Слинкина О. А., Татарицев А. И. Экологическая характеристика резерваций сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus*) (Insecta, Lasiocampidae) в условиях Алтае-Саянского горно-таежного лесного района // Поволжский экологический журнал. 2024. № 1. С. 64 – 78. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-64-78>

### ВВЕДЕНИЕ

Важным этапом системы надзора за насекомыми – вредителями леса является изучение закономерностей ландшафтно-экологической приуроченности очагов в конкретном регионе (Ильинский, 1952; Ряполов, 1985; Бех, Данченко, 2008; Лямцев, 2018). Чтобы своевременно обнаружить начальные стадии поражения лесов насекомыми-вредителями, необходимо знать: в каких местах формируются ядра очагов и какова их природная структура (Ряполов, 1985; Лямцев, 2018). Знание местоположения участков лесов с низкой устойчивостью в границах определенного природного ландшафта в сочетании с методами дистанционного мониторинга открывает большие возможности для получения оперативной информации о состоянии лесов и своевременного принятия мер по борьбе с сибирским шелкопрядом.

Об особенностях пространственной структуры распространения вспышки в период подъема численности сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov, 1908), а также о характере его резерваций до сих пор нет единого мнения. Резервациями принято считать такие насаждения, в которых в годы между вспышками отдельные виды вредителей сохраняются в максимальных количествах, численность истребляющих их паразитов, хищников и болезней держится на наиболее низком уровне и все остальные условия наиболее близки к оптимальным. Размножение вредителей в подобных насаждениях во время вспышки идет наиболее быстрыми темпами, и поэтому они являются первичными очагами вспышки (Ильинский, 1952; Колтунов и др., 2010; Kharuk et al., 2020). Принято считать, что для эффективного мониторинга необходимы наблюдения за резервациями сибирского шелкопряда, поскольку с этих мест возникают первичные очаги (Болдаруев, 1960; Ряполов, 1985; Лямцев, 2018; Foster et al., 2013; Egan et al., 2019).

Цель данной статьи – идентификация природных характеристик участков темнойхвойных насаждений, являющихся местом начала развития вспышки численности сибирского шелкопряда в условиях Алтае-Саянского горно-таежного лесного района.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве объекта изучения была выбрана область недавней (2019 – 2020 гг.) повышенной активности сибирского шелкопряда в границах темнохвойных южных горно-таежных лесов Восточного Саяна (Красноярский край, Ирбейское лесничество, Кунгусское участковое лесничество). Ландшафтный комплекс территориально относится к Южно-Сибирской горной лесорастительной зоне, Алтае-Саянскому горно-таежному лесному району. Климат района резко континентальный. Продолжительность вегетационного периода в среднем составляет 149 – 151 день. Среднегодовое количество осадков около 527 мм. Рельеф горный.

Основной кормовой культурой *D. sibiricus* в данном регионе является пихта и кедр. Породный состав во всех случаях смешанный и представлен преимущественно темнохвойными породами (*Pinus sibirica* Du Tour, 1803; *Abies sibirica* Ledeb., 1833; *Picea obovata* Ledeb., 1833). Незначительную долю (1, 2 ед.) во всех случаях составляют *Pinus sylvestris* L., 1753 и *Larix sibirica* Ledeb., 1833. В большинстве вариантов в состав древостоев входят лиственные породы (*Betula pendula* Roth, 1788 и *Populus tremula* L., 1753), которые не являются кормовыми культурами *D. sibiricus* и потенциально повышают устойчивость лесного участка к воздействию фитофага.

Основным типом леса в границах исследуемой территории (219930 га) являются черничниковые (15%) и бадановые (12%) темнохвойные формации. Меньшую площадь занимают багульниково-бадановый (11%), зеленомошниковый (8%), осочково-разнотравный (2%), приручейный (2%), зеленомошно-багульниковый (1%) и травяно-болотный (0.3%) типы леса.

Динамика развития вспышки рассмотрена по материалам спутниковых данных (Foster et al., 2013; Egan et al., 2019; Bright et al., 2020; Kharuk et al., 2020). Для анализа развития вспышки сибирского шелкопряда использовался временной ряд спутниковых снимков Landsat – 8, полученных с геопортала Earth Explorer (<https://earthexplorer.usgs.gov/>) с пространственным разрешением Ground Sample Distance (GSD) 30 м. Анализ проведен за период с июня 2018 по август 2020 гг. Количество сцен по данным космоснимков на определённую дату приведены в табл. 1.

**Таблица 1.** Периоды наблюдений

**Table 1.** Observation periods

Снимок / Landsat scene ID	Дата съемки / Scene date
LC08_L1TP_141022_20180812_20180815_01_T1	25.06.2018
LC08_L1TP_141022_20180929_20181009_01_T1	29.09.2018
LC08_L1TP_140022_20190504_20190520_01_T1	04.05.2019
LC08_L1TP_141022_20190730_20190801_01_T1	30.07.2019
LC08_L1TP_140022_20190909_20190917_01_T1	09.09.2019
LC08_L1TP_141022_20200513_20200526_01_T1	13.05.2020

Исследуемый участок ограничен координатами 54.69600° с. ш., 95.74550° в. д.; 55.17220° с. ш., 95.34970° в. д.; 55.17490° с. ш., 96.29150° в. д.; 54.69600° с. ш., 96.29120° в. д.

Детальный анализ развития очага *D. sibiricus* проводился с 29 сентября 2018 г. Эта дата явилась начальным моментом визуальной фиксации на снимках повреждения насаждений в результате объедания крон деревьев гусеницами *D. sibiricus*. Площадь повреждений по наиболее выраженным визуально фазам развития вспышки представлена в табл. 2.

Дополнительно в работе использованы результаты наземных обследований данной территории, проведенных специалистами-лесопатологами Центра защиты леса Красноярского края в течение сентября 2019 г. (Обоснование..., 2020). На момент обследования вспышка численности шелкопряда находилась в эруптивной фазе цикла. Данные получены по результатам 140 пробных площадей, подобранных случайным образом. Количество пробных площадей, заложенных в пределах каждого типа леса, пропорционально их представленности. Общая площадь территории обследования составила 5123 га. На каждой пробной площади учтена лесоводственно-таксационная характеристика насаждений. В пределах каждого участка с целью определения степени дефолиации крон обследовано от 31 до 44 учётных дерева. Получение гусениц осуществлялось методом «околоты» 3 – 5 модельных деревьев на каждой пробной площади. Определялась абсолютная численность (плотность) популяции сибирского шелкопряда и возрастная группа (Обоснование..., 2020).

Для оценки кормовой базы вредителя использовался плано-картографический материал лесоустройства и таксационная характеристика насаждений. В основу рассмотрения экологических характеристик участков начала распространения вспышки численности *D. sibiricus* положены границы таксационных выделов и их лесотипологическая характеристика, которая сочетает в себе комплекс однородных экологических факторов по рельефу (экспозиции, крутизне склона), почвенно-гидрологическим условиям и характеру фитоценоза.

Для обработки данных и построения графиков использовался язык статистического программирования R 4.2.2 (R Core Team, 2022) и графическая среда RStudio 2022.07.1 (RStudio Team, 2022). Построение графиков выполнялось при помощи пакета ggplot2 3.4.1 (Wickham, 2016).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Центры инвазий сибирского шелкопряда приурочены к темнохвойным лесным формациям. Значительная дифференциация по уровню устойчивости участков древостоев, в зависимости от лесорастительных условий (типов леса) является наиболее выраженной при формировании данных о резервациях фитофага (Бех, Данченко, 2008). В табл. 3 приведены дифференцированные результаты распределения деревьев по степени дефолиации гусеницами *D. sibiricus* с учетом типа леса и таксационной характеристики насаждений. Возрастная структура гусениц фитофага на момент наблюдения (сентябрь 2019 г.) была представлена преимуще-

**Таблица 2.** Площадь повреждений по данным дистанционного мониторинга

**Table 2.** Damaged area according to remote monitoring data

Дата / Date	Площадь поражения, га / Damaged area, ha
29.09.2018	109.7
30.07.2019	2885.1
09.09.2019	16133.2

ственно особыми третьего и четвертого возрастов. Больные и паразитированные гусеницы отсутствовали (Обоснование..., 2020).

**Таблица 3.** Зависимость степени повреждения темнохвойных лесов сибирским шелкопрядом (*D. sibiricus*) от лесорастительных условий

**Table 3.** Influence of site conditions on the degree of damage to dark coniferous stands (Siberian pine-spruce-/fir-dominated stands) by the Siberian silkmoth (*D. sibiricus*)

Преобладающая порода / Dominant species	Возраст древостоев, лет / Stand age, years	Бонитет / Bonitet class	Относительная полнота / Relative density	Соотношение участков по влажности почвы, % / Sites division by soil moisture, %	Распределение учетных деревьев по степени обедания, % (степень повреждения/количество выделов) / Trees distribution by defoliation level, % (degree of damage/number of mapping units)				Число выделов, шт. / Number of mapping units
					<25	25–49	50–75	>75	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Черничный тип леса / Blueberry forest type									
К/Р	70–220	3–4	0.5–0.9	1* – 100	100	0	0	0	4
					70	10	20	0	9
					65	15	10	10	5
					60	40	0	0	6
					30	0	40	30	8
					25	0	65	10	4
					0	0	0	0	5
Площадь выделов, га / Доля от общей площади поврежденных участков, % / Mapping units area, ha / Proportion in all the damaged area, %									1431 / 27.9
Зеленомошный тип леса / Feather moss forest type									
П/А	100–210	3–4	0.4–0.8	1 – 80 2 – 20	100	0	0	0	5
					70	20	10	0	6
					60	20	10	10	5
					40	30	20	10	8
					0	0	0	0	8
Площадь выделов, га / Доля от общей площади поврежденных участков, % / Mapping units area, ha / Proportion in all the damaged area, %									559 / 10.9
Бадановый тип леса / Bergenia forest type									
К/Р	140–180	4	0.6–0.8	1 – 100	80	10	10	0	9
					65	15	20	0	7
					40	40	20	0	6
					0	0	0	0	5
Площадь выделов, га / Доля от общей площади поврежденных участков, % / Mapping units area, ha / Proportion in all the damaged area, %									668 / 13.0
Вейниково-крупнотравный тип леса / Reed grass/tall herb forest type									
П/А	70–220	4	0.4–0.6	1 – 100	100	0	0	0	4
					95	15	0	0	3
					85	10	5	0	5
					85	5	10	0	3
					60	30	10	0	3
					50	30	10	10	4
					30	60	10	0	1
					0	0	0	0	1
Площадь выделов, га / Доля от общей площади поврежденных участков, % / Mapping units area, ha / Proportion in all the damaged area, %									1748 / 34.1

Окончание табл. 3  
Table 3. Continuation

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	Осочково-разнотравный тип леса / Sedge/herb-rich forest type								
K/P	120–220	3	0.5–0.6	1 – 100	100	0	0	0	4
					90	10	0	0	3
Площадь выделов, га / Доля от общей площади поврежденных участков, % / Mapping units area, ha / Proportion in all the damaged area, %									131 / 2.5
Приручейный тип леса / Stream forest type									
E/S	130–210	3–4	0.5–0.6	3 – 80	100	0	0	0	2
				2 – 10	90	0	0	0	3
				1 – 10					
Площадь выделов, га / Доля от общей площади поврежденных участков, % / Mapping units area, ha / Proportion in all the damaged area, %									512 / 10.0
Травяно-болотный тип леса / Herbs/swamp forest type									
E/S	110	5	0.5–0.6	3 – 100	85	15	0	0	1
					0	0	0	0	3

*Примечание.* \*Влажность почвы: 1 – свежая, 2 – влажная, 3 – сырая; К – сосна кедровая сибирская, П – пихта сибирская, Е – ель сибирская.

*Note.* \* Soil moisture: 1 – slightly moist, 2 – moist, 3 – wet; P – Siberian pine *Pinus sibirica*, A – Siberian fir *Abies sibirica*, S – Siberian spruce *Picea obovate*.

Анализ показывает неоднородность структуры повреждений в различных типах леса. Частота случаев значительной и сильной (до 75% и более) дефолиации крон деревьев преимущественно характерна для черничного типа леса, а также зеленомошного. В бадановой и войничково-крупнотравной темнохвойных формациях преобладают деревья с дефолиацией крон до 50%, что свидетельствует о более позднем повреждении этих участков в процессе развития вспышки. Слабые повреждения (до 25%) свойственны осочково-разнотравному типу леса и местообитаниям с влажными и сырыми почвами (приручейный и травяно-болотный тип леса). Абсолютные показатели заселенности гусеницами сибирского шелкопряда также показывают значительные отличия между типами леса. На участках, приуроченных к свежим местообитаниям, количество гусениц на одно модельное дерево достигает 2000 и более, во влажных (сырых) местообитаниях – до 400 гусениц (Обоснование..., 2020).

Сопоставление наземных результатов с данными космоснимков в дальнейшем процессе развития вспышки подтвердило наибольшие повреждения участков лесов черничного, зеленомошного, баданового и войничково-крупнотравного типов леса (табл. 4). В анализ были включены выделы с повреждениями более 15% площади.

В результате детальный анализ первичных очагов вспышки показал, что поврежденные древостои представлены в основном пихтарниками черничными и зеленомошными (зеленомошная группа типов леса) (Sultson et al., 2021). Пихтарники черничные преимущественно концентрируются на склонах южной экспозиции. Кедровники черничные широко представлены на северных, северо-западных и северо-восточных склонах. Исследованиями экологии *D. sibiricus* доказана приуроченность резерваций к данной группе типов леса (Флоров, 1948; Журавлев,

1960; Рожков, 1965; Кондаков, 1974; Гродницкий и др., 2002; Бех, Данченко, 2008; Kharuk et al., 2020). Насаждения, в живом напочвенном покрове которых преобладают зеленые мхи, характеризуются наиболее дренированными и прогреваемыми участками, произрастающими на рыхлых, относительно свежих и пористых, без признаков оглеения дерново-подзолистых почвах (Ряполов, 1985, 2001).

**Таблица 4.** Динамика повреждения темнохвойных древостоев по данным космоснимков на определенную дату

**Table 4.** Dynamics of damage to dark coniferous stands according to satellite imagery on a specific date

Тип леса / Forest type	Площадь повреждений / Damaged area	
	га / ha	%
30.07.2019		
Черничный / Blueberry	1078.8	37.4
Зеленомошный / Feather moss	707.1	24.5
Вейниково-крупнотравный / Reed grass/tall herb	527.4	18.3
Бадановый / Bergenia	460.3	16.0
Приручейный / Stream	82.7	2.8
Осочково-разнотравный / Sedge/herb-rich	17.1	0.6
Травяно-болотный / Herbs/swamp	11.6	0.4
Общая площадь повреждений / Total damaged area	2885.0	100
09.09.2019		
Черничный / Blueberry	6248.8	38.7
Зеленомошный / Feather moss	3795.8	23.5
Вейниково-крупнотравный / Reed grass/tall herb	3067.0	19.0
Бадановый / Bergenia	2433.9	15.1
Приручейный / Stream	467.9	2.9
Осочково-разнотравный / Sedge/herb-rich	95.6	0.6
Травяно-болотный / Herbs/swamp	24.3	0.2
Общая площадь повреждений / Total damaged area	16133.3	100

На лесных участках, расположенных на склонах южных экспозиций, наблюдается более ранний сход снежного покрова, чем на других формах рельефа, и более поздние осенние заморозки, что увеличивает продолжительность питания гусениц вредителя в кронах деревьев. Аэрация, гидротермический режим почвы и мощность подстилки определяют здесь лучшие условия для зимовки гусениц сибирского шелкопряда (Флоров, 1948; Ильинский, 1952; Рожков, 1965; Исаев и др., 1984). Выход гусениц после зимовки, как правило, начинается, когда температура под моховой подстилкой достигнет  $+2^{\circ}\text{C}$ , а температура воздуха  $+7^{\circ}\text{C}$ . При понижении температуры почвы до  $+1^{\circ}\text{C}$  и до  $0^{\circ}\text{C}$  выход гусениц прекращается (Флоров, 1948). Зимуют гусеницы под моховой подстилкой не ближе, чем на 17 – 18 см от поверхности. Наличие оптимальных условий гидротермических режимов напочвенного и почвенного покровов, значительных запасов основной кормовой породы вредителя (*A. sibirica* и *P. sibirica*) способствует ускоренному развитию гусениц сибирского шелкопряда и повышенной выживаемости в кронах и в подстилке. Учитывая масштабы распространения зеленомошной группы типов леса (черничный 15% от покрытой лесом площади, зеленомошный – 8%), необходимо

заклучить, что такие природные комплексы являются первоочередными объектами для надзора за вредителями в период между вспышками размножения.

В процессе хронологии разрастания очагов во времени установлено, что несколько позднее в зону повреждений попадают близлежащие участки темнохвойных лесов травяной группы типов леса, расположенные на склонах различных экспозиций. Преимущественно это кедровники бадановые на крутых склонах и пихтарники вейниково-крупнотравные, произрастающие на выположенных участках рельефа и склонах южной экспозиции. Как правило, в очагах сильная дефолиация крон всегда осуществляется собственной микропопуляцией сибирского шелкопряда, а не мигрантами, хотя уровень миграционной активности гусениц в период вспышки численности очень высок (Флоров, 1948; Рожков, 1965; Кондаков, 1974; Гродницкий и др., 2002; Foster et al., 2013). Одной из причин быстрого распространения и расселения сибирского шелкопряда по лесу является наличие больших площадей хвойных насаждений, а также рельеф местности (Рожков, 1965; Бех, Данченко, 2008; Foster et al., 2013). В данном случае бадановая группа типов леса чаще всего встречается на крутых склонах, произрастающих на слабопodzolistых среднemocных каменистых почвах. А. С. Исаевым с соавторами (1984, 2008), которыми установлено, что очаги вредителя практически не возникают на крутых эрозийных склонах, маломощных почвах, щебнистых отложениях, отсюда следует, что массовое заселение территории этих участков гусеницами фитофага произошло в процессе миграции вредителя. Согласно литературным данным вейниково-крупнотравные темнохвойные формации с малой долей вероятности могут выступать благоприятными местами для зимовки гусениц (Рожков, 1965; Кондаков, 1974). Однако температурно-влажностный режим таких участков, обусловленный рельефом местности в момент развития вспышки в совокупности с наличием кормовой базы, создает экологически оптимальные местообитания при расселении популяции фитофага в момент вспышки. Таким образом, бадановый и вейниково-крупнотравный типы леса следует рассматривать как вторичные или субоптимальные местообитания.

К третичным резервациям на исследуемой территории следует отнести участки приручейного и травяно-болотного типов леса. Экологические составляющие данных местообитаний нельзя назвать благоприятными для жизнедеятельности фитофага. *D. sibiricus* избегает сырых, холодных местообитаний, заболоченных участков, формирующихся, как правило, в пониженных участках рельефа типа сточных котловин и днищ рек с еловыми лесами (Молчанов, 1961; Исаев и др., 1984; Ряполов, 1985, Гродницкий и др., 2002; Foster et al., 2013). Такие участки фитофаг заселяет неохотно, и если в период лета бабочки шелкопряда и отложат в таких насаждениях свои яйца, то плотность заселения в них никогда не бывает большой (Журавлев, 1960). Также низкие показатели плотности популяции и повреждений древостоев характерны для осочково-разнотравного типа леса, произрастающего на свежих почвах. Участки данного типа леса потенциально также могут рассматриваться как третичные резервации в момент развития вспышки, на которые приходится всего 2% покрытой лесом площади.

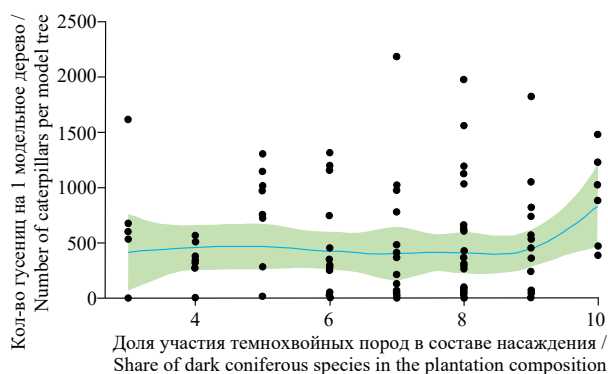
Отдельной частью исследования явилась попытка проследить зависимость плотности популяции фитофага в зависимости от структуры лесного массива (по-



родного состава, полноты древостоя), так как от данного фактора зависит не только площадь кормовой базы, но и формируется определенный микроклимат, который может предопределять благоприятность существования популяции вредителя под пологом определенных древостоев. Исследуемая часть повреждённых *D. sibiricus* насаждений представлена средневозрастными, спелыми и перестойными темновойными формациями, произрастающими в среднепродуктивных лесорастительных условиях (3, 4 класс бонитета). Относительная полнота древостоя варьирует в диапазоне от 0.4 до 0.9 (см. табл. 3).

На рис. 1 показана зависимость плотности популяции (количества гусениц на одно модельное дерево) фитофага в зависимости от доли участия темновойной породы (*P. sibirica* и *A. sibirica*) в общем составе древостоя. Анализ диаграммы показывает закономерные увеличения численности гусениц с увеличением в составе доли *P. sibirica* и *A. sibirica*, что является справедливым при освоении фитофагом кормовой базы. При доле участия *P. sibirica* и *A. sibirica* до 4 единиц плотность популяции не превышает 600 гусениц на одно модельное дерево. При увеличении доли темновой породы (от 5 единиц и более) плотность популяции превышает данный предел в 3.6 раза и достигает более 2000 штук на одно модельное дерево.

Отрицательное влияние на расселение *D. sibiricus* оказывает примесь лиственных пород. Наличие вблизи очага заражения больших площадей березовых древостоев (с участием в составе от 6 единиц) совершенно прекращает распространение вредителя (Флоров, 1948; Бех, Данченко, 2008; Колтунов и др., 2010; Kharuk et al., 2020). Также в работах отмечается, что хвоя *P. obovata* менее привлекательна для *D. sibiricus* (Журавлев, 1960). Присутствие ели в составе является индикатором неблагоприятных условий для развития фитофага. По данным А. С. Исаева с соавторами (1984), в сильно поврежденных насаждениях участие ели в составе не



**Рис. 1.** Плотность популяции сибирского шелкопряда в зависимости от доли участия темновойной породы (*Pinus sibirica* и *Abies sibirica*) в общем составе древостоя  
**Fig. 1.** Siberian silkmoth population density depending on the share that host species (*Pinus sibirica* and *Abies sibirica*) take in the stands composition

превышает одной единицы, при больших значениях степень повреждения снижается. П. П. Окуневым для района исследований отмечается характерная особенность наименьшей степени повреждения *P. sylvestris*, по сравнению с другими хвойными породами (Окунев, 1955). В данном случае аналогичные закономерности выявлены при анализе плотности популяции *D. sibiricus* в пределах каждого типа леса. Как показали наблюдения, существенно плотность популяции возрастает, когда

доля кормовой породы (*P. sibirica* и *A. sibirica*) составляет от 5 до 10 единиц в составе. При увеличении в составе доли *P. obovata*, *P. sylvestris*, *B. pendula* и *P. tremula* плотность популяции снижается.

С относительной полнотой древостоя связаны температурно-влажностные условия местообитаний фитофага. Степень заселенности исследуемых насаждений гусеницами сибирского шелкопряда в зависимости от данного показателя представлена на рис. 2.

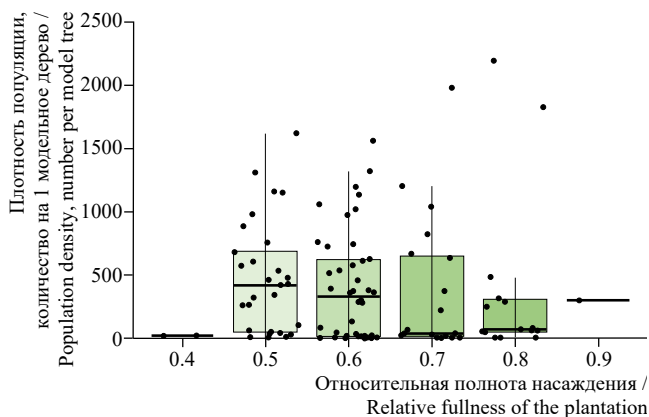
Анализ результатов показывает преимущественную заселенность гусеницами сибирского шелкопряда среднеполнотных насаждений с относительной полнотой от 0.5 до 0.7. Низкий показатель плотности популяции фитофага характерен для участков леса с полнотой 0.4 и 0.9.

Полученные результаты согласуются с исследованиями, проведенными ранее (Флоров, 1948; Исаев, Ряполов, 1979; Исаев и др., 1984; Ряполов, 1985; Гродницкий и др., 2002; Бех, Данченко, 2008). В совокупности факторов данное явление обусловлено особенностями строения темнохвойных древостоев, которые лишь иногда представлены рединами с полнотой 0.4 и менее. Низкая плотность гусениц сибирского шелкопряда наблюдалась с относительной полнотой древостоя равной 0.9, поскольку минимальные температуры с увеличением густоты (относительной полноты) древостоя уменьшаются (Молчанов, 1961).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходя из комплексного анализа природных характеристик повреждённых насаждений для исследуемой территории сформировалась картина вероятных резерваций фитофага, которые сочетают в себе оптимальные экологические условия для его размножения и распространения. Данные участки необходимо рассматривать как первоочередные объекты мониторинга.

В рамках изучения природной особенности развития вспышки численности *D. sibiricus* в условиях южных горно-таежных лесов Красноярского края выявлены закономерности ландшафтной приуроченности участков повреждённых насаждений к определённым элементам рельефа и типам леса. Первичными резервациями сибирского шелкопряда выступают черничные и зеленомошные типы леса, располагающиеся на пологих склонах. Отсутствует однозначная позиция по экспозиции



**Рис. 2.** Зависимость плотности популяции сибирского шелкопряда от относительной полноты древостоя

**Fig. 2.** Dependence of the Siberian silkmoth population density on the relative stand density

склона. Участки расположены как на южных, так и иных экспозициях в силу масштабного распространения зеленомошной группы типов леса по исследуемой территории. Вторичными резервациями, к которым следует отнести участки с дальнейшими повреждениями в процессе развития вспышки, являются травяные типы леса – бадановый, на крутых склонах, вейниково-крупнотравный, осочково-разнотравный. Третичные резервации представлены сырыми и влажными местообитаниями, которые включают травяно-болотный и приручейный типы леса. Структурными признаками стадий с максимальной заселенностью гусеницами фитофага являются породный состав с долей участия к *P. sibirica* и *A. sibirica* от пяти единиц и более, относительной полнотой от 0.5 до 0.7, возрастное состояние, соответствующее стадии средневозрастной, спелой или перестойной группе возраста. Дифференцированный анализ в каждом типе резерваций позволяет по комплексу признаков прогнозировать устойчивость насаждения при массовом размножении опасного вредителя и своевременно применить необходимые лесозащитные мероприятия.

*Авторы выражают благодарность Центру защиты леса Красноярского края за предоставленную информацию, а также Красноярскому центру коллективного пользования Федерального исследовательского центра Сибирского отделения Российской академии наук за предоставленное оборудование.*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бех И. А., Данченко А. М. Параметры устойчивости темнохвойно-кедровых лесов равнинной тайги Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2008. № 1 (2). С. 57 – 62.
- Болдаруев В. О. Итоги и перспективы изучения и истребления сибирского шелкопряда в Восточной Сибири // Материалы по проблемам сибирского шелкопряда. Новосибирск: Изд-во Сиб. отд-ния АН СССР, 1960. С. 3 – 10.
- Гродницкий Д. Л., Разнобарский В. Г., Солдатов В. В., Ремарчук Н. П. Деградация древостоев в таежных шелкопрядицах // Сибирский экологический журнал. 2002. Т. 9, спец. вып. 1. С. 3 – 12.
- Журавлёв Г. П. Рекомендации по надзору за сибирским шелкопрядом в лесах Дальнего Востока. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 1960. 33 с.
- Ильинский А. И. Надзор за хвое- и листогрызущими вредителями в лесах и прогноз их массовых размножений: наставление. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 144 с.
- Исаев А. С., Ряполов В. Я. Анализ ландшафтно-экологической приуроченности очагов сибирского шелкопряда с применением аэрокосмической съемки // Исследование таежных ландшафтов дистанционными методами. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. С. 152 – 167.
- Исаев А. С., Хлебопрос Р. Г., Недорезов Л. В., Гительзон И. И. Динамика численности лесных насекомых. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. 223 с.
- Исаев А. С., Суховольский В. Г., Бузыкин А. И., Овчинникова Т. М. Сукцессионные процессы в лесных сообществах: модели фазовых переходов // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. 25, № 1-2. С. 9 – 15.
- Кондаков Ю. П. Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда // Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. С. 206 – 265.

Колтунов Е. В., Бахвалов С. А., Мартемьянов В. В. Факторы и экологические механизмы популяционной динамики лесных насекомых-филлофагов. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. 296 с.

Лямцев Н. И. Прогнозирование массовых размножений непарного шелкопряда, угрозы повреждения дубрав и необходимости защитных мероприятий. Пушкино: ВНИИЛМ, 2018. 84 с.

Молчанов А. А. Лес и климат. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 278 с.

Обоснование проведения химических мероприятий по уничтожению или подавлению численности сибирского шелкопряда авиационным способом в насаждениях Ирбейского и Саянского лесничеств Красноярского края в 2020 году / ФБУ «Рослесозащита» «ЦЗЛ Красноярского края». Красноярск, 2020. 74 с.

Окунев П. П. Географическое распространение и зоны вредности сибирского шелкопряда // Географический сборник. Т. 5. Географические вопросы лесного хозяйства. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 13 – 24.

Рожков А. С. Массовое размножение сибирского шелкопряда и меры борьбы с ним. М.: Наука, 1965. 180 с.

Ряполов В. Я. Методика составления карт повреждаемости лесов насекомыми-вредителями // География и природные ресурсы. 1985. № 2. С. 97 – 106.

Ряполов В. Я. Формирование избыточно-плотных популяций чёрного пихтового усача в очагах хвоегрызущих насекомых и его численность в разреженных популяциях // Леса Урала и хозяйство в них. 2001. № 21. С. 319 – 333.

Флоров Д. Н. Вредитель сибирских лесов (сибирский шелкопряд). Иркутск: Иркутское обл. изд-во, 1948. 132 с.

Bright B. C., Hudak A. T., Egan J. M., Jorgensen C. L., Rex F. E., Hicke J. A., Arjan J. H. Meddens using satellite imagery to evaluate bark beetle-caused tree mortality reported in aerial surveys in a mixed conifer forest in Northern Idaho, USA // Forests. 2020. Vol. 11, № 5. Article number 529. <https://doi.org/10.3390/f11050529>

Egan J. M., Kaiden J., Lestina J., Stasey A., Jenne J. L. Techniques to Enhance Assessment and Reporting of Pest Damage Estimated with Aerial Detection Surveys. Missoula, USA: U.S. Department of Agriculture, 2019. 33 p. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.34512.94729>

Foster J. R., Townsend P. A., Mladenoff D. J. Spatial dynamics of a gypsy moth defoliation outbreak and dependence on habitat characteristics // Landscape Ecology. 2013. Vol. 28, iss. 7. P. 1307 – 1320.

Kharuk V. I., Im S. T., Soldatov V. V. Siberian silkmouth outbreaks surpassed geoclimatic barrier in Siberian Mountains // Journal of Mountain Science. 2020. Vol. 17, iss. 8. P. 1891 – 1900. <https://doi.org/10.1007/s11629-020-5989-3>

R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2022. Available at: <https://www.R-project.org/> (accessed October 10, 2022).

RStudio Team RStudio: Integrated Development Environment for R. Boston: RStudio, PBC, 2022. Available at: <http://www.rstudio.com/> (accessed October 10, 2022).

Sultson S. M., Goroshko A. A., Mikhaylov P. V., Demidko D. A., Ponomarev E. I., Verkhovets S. V. Improving the monitoring system towards early detection and prediction of the Siberian moth outbreaks in Eastern Siberia // Proceedings of the 1st International Electronic Conference on Entomology. Basel: MDPI, 2021. Article number 10403. <https://doi.org/10.3390/IECE-10403>

Wickham H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. New York: Springer-Verlag, 2016. Available at: <https://ggplot2.tidyverse.org> (accessed October 10, 2022).

## Ecological characteristics of the siberian silkmoth (*Dendrolimus sibiricus*) (Insecta, Lasiocampidae) habitat in the Sayan montane conifer forests ecoregion

S. M. Sultson , P. V. Mikhailov, A. A. Goroshko, D. A. Demidko,  
N. N. Kulakova, O. A. Slinkina, A. I. Tatarintsev

*Reshetnev Siberian State University of Science and Technology  
31 Krasnoyarskiy rabochiy avenue, Krasnoyarsk 660037, Russia*

Received: March 12, 2023 / revised: June 30, 2023 / accepted: July 2, 2023 / published: March 20, 2024

**Abstract.** The article is devoted to studying the siberian silkmoth (*Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov, 1908) outbreaks, which is highly relevant today. The study was aimed at improving the system of forest pathology monitoring by revealing factors contributing to forest stand resistance to the pest attacks. We analyze the habitat conditions that are favorable for the siberian silkmoth in the early stages of its development and during the outbreak in dark coniferous taiga in the mountains of Southern Siberia (particularly, the Krasnoyarsk region). The research was based on remote sensing data combined with field data obtained in disturbed forests where we also conducted a pest population assessment. The habitat characteristics were based on the forest type and silvicultural and forest inventory details. We analyzed environmental conditions and their influence on the pest reproduction. As a result, we divided the forest stands by their resistance to insect attacks. Primary habitats are stands with moss-covered forest floor, secondary habitats are stands with herbs-covered forest floor, and tertiary habitats are depressions with wet soils (forests along streams or swamp forests). We revealed the *D. sibiricus* population density dynamics related to the forest stands structure. The present research lets us determine forest sites vulnerable to pest attacks and conduct spatial monitoring of their dynamics and resistance.


**Keywords:** *Dendrolimus sibiricus*, Landsat, forest pathology monitoring, out-breaks, defoliation, *Pinus sibirica*, *Abies sibirica*, population density, forest type

**Funding.** The work was carried out within the framework of the state assignment of the Ministry of Education and Science of Russia for the team of the scientific laboratory “Forest Protection” of the Reshetnev Siberian State University of Science and Technology Project “Fundamental Bases of Forest Protection from Entomo- and Phytopests in Siberia” (No. FEFE-2020-0014).

*Ethics approval and consent to participate:* This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

*Competing interests:* The authors have declared that no competing interests exist.

---

 **Corresponding author.** Laboratory “Forest Protection” of the Reshetnev Siberian State University of Science and Technology, Russia.

**ORCID and e-mail addresses:** Svetlana M. Sultson: <https://orcid.org/0000-0001-5679-1874>, [sultson2011@yandex.ru](mailto:sultson2011@yandex.ru); Pavel V. Mikhailov: <https://orcid.org/0000-0003-3967-0709>, [mihaylov.p.v@mail.ru](mailto:mihaylov.p.v@mail.ru); Andrey A. Goroshko: <https://orcid.org/0000-0001-6461-144X>, [utrom3@gmail.com](mailto:utrom3@gmail.com); Denis A. Demidko: <https://orcid.org/0000-0001-6538-9828>, [sawer\\_beetle@mail.ru](mailto:sawer_beetle@mail.ru); Nadezhda N. Kulakova: <https://orcid.org/0000-0001-6900-5115>, [Nadezha21@mail.ru](mailto:Nadezha21@mail.ru); Olga A. Slinkina: <https://orcid.org/0000-0001-9453-318X>, [sloa@mail.ru](mailto:sloa@mail.ru); Andrey I. Tatarintsev: <https://orcid.org/0000-0003-2969-8740>, [lespat@mail.ru](mailto:lespat@mail.ru).

**For citation:** Sultson S. M., Mikhailov P. V., Goroshko A. A., Demidko D. A., Kulakova N. N., Slinkina O. A., Tatarintsev A. I. Ecological characteristics of the siberian silkmoth (*Dendrolimus sibiricus*) (Insecta, Lasiocampidae) habitat in the Sayan montane conifer forests ecoregion. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 1, pp. 64–78 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-64-78>

## REFERENCES

- Beh I. A., Danchenko A. M. Parameters of sustainability of taiga dark coniferous – Siberian stone pine forests in West Siberian Plane. *Tomsk State University Journal of Biology*, 2008, no. 1 (2), pp. 57–62 (in Russian).
- Boldaruev V. O. Results and prospects of the study and control of the Siberian silk moth in Eastern Siberia. In: *Materialy po problemam sibirskogo shelkopriada* [Materials on the Problems of the Siberian Silkworm]. Novosibirsk, Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences Publ., 1960, pp. 3–10 (in Russian).
- Grodnitsky D. L., Raznobarsky V. G., Soldatov V. V., Remarchuk N. P. Degradation of tree stands in taiga forests, damaged by silk worms. *Contemporary Problems of Ecology*, 2002, vol. 9, spec. iss. 1, pp. 3–12 (in Russian).
- Zhuravlev G. P. *Rekomendatsii po nadzoru za sibirskim shelkopriadam v lesakh Dal'nego Vostoka* [Recommendations on Surveillance of Siberian Silkworm in the Forests of the Far East]. Khabarovsk, Far East Research Institute of Forestry Publ., 1960. 33 p. (in Russian).
- Ilyinsky A. I. *Nadzor za khvoe- i listogryzushchimi vrediteliami v lesakh i prognoz ikh massovykh razmnozhenii: nastavlenie* [Surveillance of Coniferous and Leaf-eating Pests in Forests and Forecast of Their Mass Reproduction: Instruction]. Moscow, Leningrad, Goslesbumizdat, 1952. 144 p. (in Russian).
- Isaev A. S., Ryapolov V. Ya. Analysis of landscape-ecological confinement of Siberian silkworm foci using aerospace imagery. In: *Issledovanie taezhnykh landshaftov distantsionnymi metodami* [Research of Taiga Landscapes by Remote Sensing Methods]. Novosibirsk, Nauka, 1979, pp. 152–167 (in Russian).
- Isaev A. S., Khlebopros R. G., Nedorezov L. V., Gitelzon I. I. *Dinamika chislennosti lesnykh nasekomykh* [Dynamics of the Number of Forest Insects]. Novosibirsk, Nauka, 1984. 223 p. (in Russian).
- Isaev A. S., Sukhovolsky V. G., Buzykin A. I., Ovchinnikova T. M. Successional processes in forest communities: Models of phase transitions. *Conifers of the Boreal Area*, 2008, vol. 25, no. 1-2, pp. 9–15 (in Russian).
- Kondakov Yu. P. Regularities of mass reproduction of Siberian silkworm. In: *Ekologiya populatsii lesnykh zhivotnykh Sibiri* [Ecology of Populations of Forest Animals of Siberia]. Novosibirsk, Nauka, 1974, pp. 206–265 (in Russian).
- Koltunov E. V., Bakhvalov S. A., Martemyanov V. V. *Faktory i ekologicheskie mekhanizmy populatsionnoi dinamiki lesnykh nasekomykh-fillofagov* [Factors and Ecological Mechanisms of Population Dynamics of Forest Insect Phylophages]. Novosibirsk, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publ., 2010. 296 p. (in Russian).
- Lyamtsev N. I. *Prognozirovaniye massovykh razmnozhenii neparnogo shelkopriada, ugrozy povrezhdeniya dubrav i neobkhodimosti zashchitnykh meropriyatii* [Forecasting Mass Reproduction of Gypsy Moths, Threat of Damage to Oak Forests and the Need for Protective Measures]. Pushkino, All-Russian Research Institute of Forestry and Mechanization of Forestry Publ., 2018. 84 p. (in Russian).
- Molchanov A. A. *Les i klimat* [Forest and Climate]. Moscow, Izdatel'stvo AN SSSR, 1961. 278 p. (in Russian).

*Obosnovanie provedeniia khimicheskikh meropriatii po unichtozheniiu ili podavleniiu chislennosti sibirskogo shelkopriada aviatsionnym sposobom v nasazhdeniakh Irbeyskogo i Saianskogo lesnichestv Krasnoyarskogo kraia v 2020 godu* [Justification of Chemical Measures to Destroy or Suppress the Number of Siberian Silkworm by Aviation in the Plantations of Irbeysk and Sayansk Lesnichestvo Krasnoyarsk Region in 2020]. Krasnoyarsk, FBU "Roslesozaschita" Forest Protection Center of Krasnoyarsk region Publ., 2020. 74 p. (in Russian).

Okunev P. P. Geographical distribution and pest zones of Siberian silkworm. In: *Geograficheskii sbornik. T. 5. Geograficheskie voprosy lesnogo khoziaistva* [Geographical Collection. Vol. 5. Geographical Questions of Forestry]. Moscow, Leningrad, Izdatel'stvo AN SSSR, 1955, pp. 13–24 (in Russian).

Rozhkov A. S. *Massovoe razmnozhenie sibirskogo shelkopriada i mery bor'by s nim* [Mass Reproduction of Siberian Silkworm and Measures to Combat It]. Moscow, Nauka, 1965. 180 p. (in Russian).

Ryapolov V. Ya. Methodology of drawing up maps of forest damage by insect pests. *Geography and Natural Resources*, 1985, no. 2, pp. 97–106 (in Russian).

Ryapolov V. Ya. Formation of excessively dense populations of the black fir moustache in the foci of coniferous insects and its abundance in sparse populations. *Lesa Urala i khoziaistvo v nikh*, 2001, no. 21, pp. 319–333 (in Russian).

Florov D. N. *Vreditel' sibirskikh lesov (sibirskii shelkopriad)* [Pest of Siberian Forests (Siberian Silkworm)]. Irkutsk, Irkutskoe oblastnoe izdatel'stvo, 1948. 132 p. (in Russian).

Bright B. C., Hudak A. T., Egan J. M., Jorgensen C. L., Rex F. E., Hicke J. A., Arjan J. H. Meddens using satellite imagery to evaluate bark beetle-caused tree mortality reported in aerial surveys in a mixed conifer forest in Northern Idaho, USA. *Forests*, 2020, vol. 11, no. 5, article no. 529. <https://doi.org/10.3390/f11050529>

Egan J. M., Kaiden J., Lestina J., Stasey A., Jenne J. L. *Techniques to Enhance Assessment and Reporting of Pest Damage Estimated with Aerial Detection Surveys*. Missoula, USA, U.S. Department of Agriculture, 2019. 33 p. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.34512.94729>

Foster J. R., Townsend P. A., Mladenoff D. J. Spatial dynamics of a gypsy moth defoliation outbreak and dependence on habitat characteristics. *Landscape Ecology*, 2013, vol. 28, iss. 7, pp. 1307–1320.

Kharuk V. I., Im S. T., Soldatov V. V. Siberian silkworm outbreaks surpassed geoclimatic barrier in Siberian Mountains. *Journal of Mountain Science*, 2020, vol. 17, iss. 8, pp. 1891–1900. <https://doi.org/10.1007/s11629-020-5989-3>

*R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing, 2022. Available at: <https://www.R-project.org/> (accessed October 10, 2022).

*RStudio Team RStudio: Integrated Development Environment for R*. Boston, RStudio, PBC, 2022. Available at: <http://www.rstudio.com/> (accessed October 10, 2022).

Sultson S. M., Goroshko A. A., Mikhaylov P. V., Demidko D. A., Ponomarev E. I., Verkhovets S. V. Improving the monitoring system towards early detection and prediction of the Siberian moth outbreaks in Eastern Siberia. In: *Proceedings of the 1st International Electronic Conference on Entomology*. Basel, MDPI, 2021, article no. 10403. <https://doi.org/10.3390/IECE-10403>

Wickham H. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York, Springer-Verlag, 2016. Available at: <https://ggplot2.tidyverse.org> (accessed October 10, 2022).

Оригинальная статья

УДК 574.24:59.009

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-79-97>

## ДИНАМИКА ТЕМПЕРАТУРЫ ТЕЛА ХОМЯКА РАДДЕ (*MESOCRICETUS RADDEI*) (CRICETIDAE, RODENTIA) В ТЕЧЕНИЕ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ

М. М. Чунков <sup>1✉</sup>, Д. К. Омарова <sup>1</sup>, А. В. Суров <sup>2</sup>,  
К. З. Омаров <sup>1</sup>, Н. Ю. Феоктистова <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Прикаспийский институт биологических ресурсов  
Дагестанского федерального исследовательского центра РАН  
Россия, 367000, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, д. 45

<sup>2</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН  
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33

Поступила в редакцию 21.11.2023 г., после доработки 26.12.2023 г., принята 26.12.2023 г., опубликована 20.03.2024 г.

**Аннотация.** В условиях, приближенных к естественным (зарытая в землю сетчатая клеть, где животные могли самостоятельно устраивать норы), исследовали динамику температуры тела хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) в период зимней спячки в горном Дагестане. Семи взрослым животным (трем самкам и четырем самцам) внутрибрюшинно имплантировали термонакопители, которые записывали температуру тела с интервалом 30 мин. Все особи успешно перезимовали и демонстрировали регулярные эпизоды гипотермии. Средняя продолжительность периода гетеротермии  $192 \pm 6.8$  суток, одного эпизода гипотермии –  $155.3 \pm 6.2$  ч, а нормотермии –  $16.5 \pm 1.2$  ч. Минимальная температура тела достигала  $+0.5^\circ\text{C}$ . Показано, что температура тела и длительность эпизодов гипотермии отрицательно коррелируют с температурой внутри норы. Обсуждаются особенности спячки хомяка Радде в сравнении с другими зимоспящими видами грызунов.

**Ключевые слова:** температура тела, спячка, гипотермия, нормотермия, гетеротермия

**Финансирование.** Работа выполнена в рамках Государственного задания Прикаспийского института биологических ресурсов – обособленного подразделения Дагестанского федерального исследовательского центра РАН (№ 122032200288-0).

**Соблюдение этических норм.** Исследования животных проводили согласно рекомендациям национального стандарта Российской Федерации «Принципы надлежащей лабораторной практики» (ГОСТ Р 53434-2009). Протоколы с использованием животных были одобрены Комиссией по биоэтике Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (протокол № 45 от 08.04.2021 г.).

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

---

✉ Для корреспонденции. Лаборатория экологии животных Прикаспийского института биологических ресурсов Дагестанского федерального исследовательского центра РАН.

ORCID и e-mail адреса: Чунков Магомед Магомедрасулович: <https://orcid.org/0000-0002-5950-9069>, [chunkov@mail.ru](mailto:chunkov@mail.ru); Омарова Джамиля Камильевна: <https://orcid.org/0000-0002-4985-3480>, [omarovadk@mail.ru](mailto:omarovadk@mail.ru); Суров Алексей Васильевич: <https://orcid.org/0000-0003-2030-8910>, [Allocricetulus@gmail.com](mailto:Allocricetulus@gmail.com); Омаров Камиль Зубаирович: <https://orcid.org/0000-0001-6354-920X>, [omarovkz@mail.ru](mailto:omarovkz@mail.ru); Феоктистова Наталья Юрьевна: <https://orcid.org/0000-0003-4010-2880>, [feoktistovanyu@gmail.com](mailto:feoktistovanyu@gmail.com).



**Для цитирования.** Чунков М. М., Омарова Д. К., Суков А. В., Омаров К. З., Феоктистова Н. Ю. Динамика температуры тела хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) (Cricetidae, Rodentia) в течение зимней спячки // Поволжский экологический журнал. 2024. № 1. С. 79 – 97. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-79-97>

## ВВЕДЕНИЕ

Считается, что зимняя спячка является одной из наиболее эффективных адаптаций, позволяющих экономить энергию в холодное время года у гомойотермных животных умеренных и арктических широт (Биологические ритмы, 1984; Geiser, Brigham, 2012; Nowack et al., 2017). В зависимости от видовой принадлежности снижение температуры тела во время зимней спячки позволяет снизить расход энергии от 10 до 70% (Heldmaier et al., 2004; Lovegrove, 2012). Гипотермия зарегистрирована почти у 100 видов млекопитающих, принадлежащих к 11 отрядам, и обычно это явление связано с наступлением неблагоприятных внешних условий (Ануфриев, 2008; Toien et al., 2011; Ruf, Geiser, 2015). На ход зимней спячки оказывают непосредственное влияние такие экзогенные факторы, как температура, освещенность, отсутствие корма. В ряде работ показано, что выживаемость зимоспящих видов грызунов (сибирский бурндук *Tamias sibiricus*, длиннохвостый суслик *Urocyon undulatus*, хомяк Радде *Mesocricetus raddei*) зависит от упитанности зверьков (Магомедов и др., 2001; Ануфриев, Архипов, 2004). Сроки залегания, продолжительность и другие характеристики спячки могут сильно варьировать даже у представителей одного вида (Калабухов, 1956; Ануфриев, 2008). Не вызывает сомнений также и тот факт, что на особенности спячки влияет состояние животных в другие периоды года: сроки размножения, ускоренное развитие и накопление жира, интенсивность питания и изменение массы тела даже на малокалорийных кормах, концентрация половых гормонов, биохимические показатели крови и др. (Магомедов, Омаров, 1994; Омаров, 1995; Ануфриев, 2008; Феоктистова, 2008; Ушакова и др., 2010; Кузнецова, 2019; Вехник, 2022). Изучение особенностей спячки важно не только в плане сезонных адаптаций зимоспящих видов, но и для решения задач, связанных с сохранением этих видов.

В подсемействе *Cricetinae* описаны разные формы спячки. Для представителей рода *Allocricetulus* характерна нестандартная спячка, с эпизодами гипотермии длительностью не более 48 ч и нерегулярной нормотермией (Феоктистова и др., 2013; Клевезаль и др., 2015). Обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*) относится к факультативным гибернаторам, спячка у него может продолжаться до семи дней, при этом температура тела опускается до значений окружающей среды. Периоды нормотермии также наступают с неравными промежутками (Суков, Феоктистова, 2023). Хомяк Радде (*Mesocricetus raddei* Nehring, 1894) – объект данного исследования, по-видимому, относится к облигатным гибернаторам, для которых спячка – обязательный период жизненного цикла, поэтому он должен отличаться от перечисленных выше видов хомяков и по характеру гипотермии сближаться с истинными гибернаторами, такими как сурки и суслики.

Хомяк Радде – эндемик Кавказа, в настоящее время он сильно сократил свою численность, и включен в ряд региональных красных книг – Красную книгу Став-

ропольского края и Республики Калмыкия. Выделяют три подвида *M. raddei nigriculus* Nehr. (1894), *M. raddei avaricus* Ogn. et Heptn. (1927) и *M. raddei raddei* Nehr. (1894), первый из которых обитает в равнинной части Предкавказья, два других – в горах (Виноградов, 1952).

*M. raddei avaricus* ведет одиночный образ жизни, с периодом активности 4 – 5 месяцев в году (Магомедов, Омаров, 1995). Взрослые самцы залегают в спячку в конце августа, а взрослые самки сохраняют активность обычно до конца сентября. Сеголетки активны ещё дольше – до первых заморозков (конец октября) (Магомедов, Омаров, 1994, 1995). Пробуждение зверьков приходится на конец апреля – начало мая и зависит от погодных условий. К концу мая спячку завершают все особи, как молодые, так и взрослые. Этот параметр зависит от климатических условий конкретного года, а также региональных особенностей (Яковлев, Колесников, 1954; Омаров, 1995).

Помимо снижения температуры тела важной экологической адаптацией некоторых видов, впадающих в спячку, является запасание корма (Свириденко, 1957; French, 2000; Day, Bartness, 2003; Humphries et al., 2003). Если для факультативных гибернаторов запасание корма является естественной потребностью, то для видов с облигатной спячкой, которые практически не питаются в течение зимы, функция запасания кормов неочевидна.

С уходом зимоспящих животных в нору в осенне-зимний период у них нарушаются связи с экзогенными факторами, управляющими суточными ритмами. В частности, исчезает фотопериодизм, сглаживаются суточные колебания температуры и влажности и др. Основными факторами, позволяющими синхронизировать эндогенные ритмы с сезонными изменениями внешней среды, остаются лишь температура в почве и, в меньшей степени, атмосферное давление и влажность почвы (Ануфриев, 2008). Хомяк Радде хорошо адаптирован к условиям зимовки в условиях горного Дагестана, где зимние температуры могут опускаться до  $-25^{\circ}\text{C}$ , однако температура в норе, на глубине 1.5 м, не снижается ниже нулевых значений.

Ранее была выявлена зависимость между глубиной спячки и температурой окружающей среды у летучих мышей, у четырёх видов бурундуков рода *Eutamias*, у европейских ежей (*Erinaceus europaeus*), европейских сусликов (*Spermophilus citellus*) и альпийских сурков (*Marmota marmota*) (Kristoffersson, Soivio, 1964; Heller, Poulson, 1970; Ortmann, Heldmaier, 2000; Hut et al., 2002). Зависимость продолжительности периодов гипотермии от температуры тела в спячке выявлена также у золотистого суслика (*Spermophilus lateralis*) в интервале температур от 2 до  $22^{\circ}\text{C}$ . Показано, что с понижением температуры тела увеличивалась продолжительность периодов оцепенений, и она имела логарифмический характер (Twente, Twente, 1965, 1967). Сравнительный анализ четырёх видов беличих: бурундука (*T. sibiricus*), длиннохвостого суслика, черношапочного сурка (*Marmota camtschatica*) и берингийского суслика (*Spermophilus parryi*) показал, что у всех них имеется относительно небольшой интервал температуры тела (от  $1^{\circ}$  до  $-1^{\circ}\text{C}$ ), в который отмечены наиболее продолжительные периоды гипотермии, и зависимость температуры тела от температуры среды отчётливо выражена. При этом зона температурного оптимума во время спячки у всех видов близка к температуре поч-

вы в их коренных местообитаниях на протяжении большей части зимовки (Ануфриев, 2020).

Целью данного исследования было выявление влияния температуры окружающей среды на формирование ритмов зимней спячки хомяка Радде в условиях, приближенных к естественным.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проведено в период с 2011 по 2022 гг. в с. Хунзах (42°33'17" с.ш., 46°42'57" в.д., высота 1695 м н.у.м.) Хунзахского района Республики Дагестан, где наблюдали за зимовкой 7 особей (четырёх самцов и трех самок) хомяка Радде (подвид *M. raddei avaricus*), отловленных в агроландшафтах селения Мочох (42°40'30" с.ш., 46°37'55" в.д., высота 1670 м н.у.м.) того же района.

Отловленных в течение лета животных содержали поодиночке в клетках (100×30×30 см) с деревянным домиком внутри при естественном световом режиме. В августе-сентябре под наркозом животным имплантировали термонакопители. Масса термонакопителя составляет 1.5 г, точность измерения – не ниже 0.2°C, продолжительность работы от одного элемента питания около года (Петровский и др., 2008). Для наркоза использовали препарат ксиланит (1.5 мг/кг веса животного). Через несколько дней после проведения операции животных выпускали в экспериментальный сетчатый короб из оцинкованной сетки (размер 150×100×100 см, ячей 1×1 см), который был зарыт в землю так, чтобы 30 см его высоты оставалась свободной, а остальной объём был заполнен землей. В коробе хомяки имели возможность самостоятельно устроить нору и подготовить зимовочную камеру.

Животных в избытке обеспечивали кормом (зерновой смесью и овощами), а также гнездовым материалом. Зимовочные короба проверяли не реже одного раза в два-три дня на наличие следов выхода животных на поверхность. Осенью о выходах зверьков на поверхность судили по исчезновению корма, зимой и весной отслеживали открывание входных отверстий, которые обычно закрыты пробками, и по появлению новых выбросов.

После выхода из спячки (март – апрель) хомяков отлавливали, термонакопители изымали (также под наркозом) и считывали записанную информацию.

При расчете бюджета зимней спячки мы использовали деление на пассивный период – гипотермия и активный период – нормотермия. За эпизод гипотермии мы принимали временной интервал от начала устойчивого снижения температуры тела на 0.2°C за 60 мин до начала следующего устойчивого повышения температуры тела на 0.2°C за 60 мин продолжительностью не менее 24 ч. Эпизод нормотермии, соответственно, считали с момента возникновения тенденции к устойчивому повышению температуры тела со скоростью не менее 0.2°C за 60 мин до следующего устойчивого понижения, не менее чем на 0.2°C за 60 мин (Рутовская и др., 2019).

Для регистрации изменения температуры почвы на примерную глубину зимовочной норы мы закапывали почвенный термонакопитель. Связь продолжительности и других характеристик спячки с температурой почвы оценивали в период с декабря по март, когда наблюдались самые продолжительные эпизоды гипотер-

мии. Каждый эпизод гипотермии сопоставляли со средней температурой в норе. Определяли количество эпизодов гипотермии в интервале 15 – 14°C, затем 14 – 13°C, 13 – 12°C и т.д. Таким образом, в интервале от +15 до +3°C в норе было всего проанализировано 193 эпизода гипотермии.

Усреднение температуры тела зверька в каждый эпизод гипотермии проводили от момента завершения снижения температуры тела животного до начала ее повышения. Температура в норе усреднялась за такой же период времени. Сравнения проводили однофакторным дисперсионным анализом (ANOVA). Корреляции считали по непараметрическому критерию Спирмена.

Данные термонакопителей считаны и обработаны в программах Ecologger 2.3 и Excel 2010 (Microsoft Corp.).

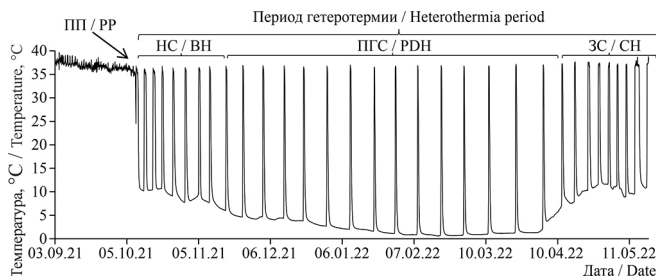
## РЕЗУЛЬТАТЫ

Зимняя спячка со снижением температуры тела до 0.5 – 5°C была зафиксирована у всех экспериментальных животных. Периоду спячки, а также окончательному выходу из неё предшествовали периоды с несколькими понижениями температуры тела на 5 – 7°C, и у разных особей их длительность различалась. Такой подготовительный период занимал около двух недель.

С каждым следующим эпизодом гипотермии температура тела опускалась все ниже, пока не достигала минимальных значений. Эпизоды гипотермии прерывались кратковременными подъемами температуры до нормальных значений (около 36.5°C) (нормотермия) (рис. 1, 2).

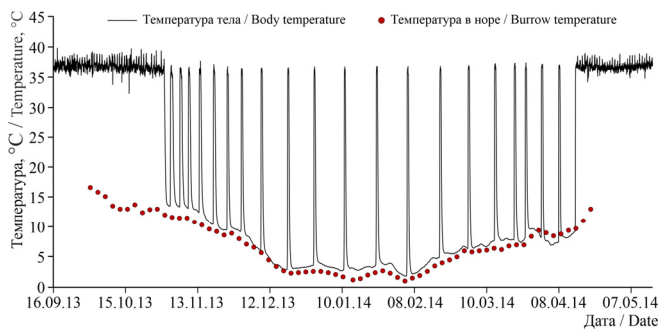
Продолжительность эпизодов гипотермии постепенно увеличивалась к середине зимы и в дальнейшем плавно сокращалась до выхода из спячки весной. Минимальные значения температуры тела также снижались к середине зимы, достигая 0.5 – 2°C, а затем нарастали. При этом продолжительность эпизодов нормотермии на протяжении всей спячки практически не менялась и длилась всегда менее суток.

В течение каждого эпизода гипотермии снижение температуры тела хомяков длилось от 4 до 26 ч (в среднем  $16.9 \pm 1.2$  ч, число всех проанализированных эпизодов гипотермии ( $n = 193$ ), среднее число эпизодов в расчете на одно животное составляло  $27.4 \pm 1.5$ , при этом скорость снижения температуры –  $1.61 \pm 0.13^\circ\text{C}/\text{ч}$ . Этот процесс является пассивным, что подтверждается наличием достоверной отрицательной кор-



**Рис. 1.** Динамика температуры тела самки № 4058: ПП – подготовительный период, HC – начало спячки, ПГС – период глубокой спячки, ЗС – завершение спячки

**Fig. 1.** Body temperature dynamics of female No. 4058: PP – preparatory period, BH – beginning of hibernation, PDH – period of deep hibernation, CH – completion of hibernation



**Рис. 2.** Динамика температуры тела самца № 1040 и температуры в норе

**Fig. 2.** Dynamics of the body temperature of male No. 1040 and temperature in the burrow

что чем ниже температура в норе, тем продолжительнее эпизоды гипотермии, что также подтверждается достоверной отрицательной корреляцией ( $R = -0.83$ ,  $n = 124$ ,  $p < 0.001$ ; рис. 3).

На рис. 4 показана связь продолжительности эпизодов гипотермии с температурой тела экспериментальных животных. Как видим, длительность интервалов гипотермии положительно коррелирует с температурой тела и аппроксимируется линейной прямой. Наиболее продолжительные усредненные эпизоды гипотермии наблюдаются в интервале между 1 – 3°C и составляют примерно 255 ч.

реляции скорости снижения температуры тела с температурой окружающей среды ( $R = -0.45$ ,  $n = 124$ ,  $p < 0.001$ ).

Продолжительность эпизода гипотермии варьировала от нескольких часов до 300 ч и составляла в среднем  $155.3 \pm 6.2$  ( $n = 193$ ) часов (таблица). Сопоставление динамики температуры тела с температурой в норе показало,

Параметры зимней спячки хомяков Радде, 2010 – 2022 гг. ( $X \pm Sx$ )

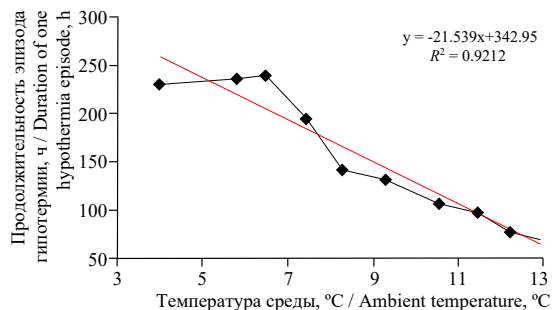
**Table.** Winter hibernation parameters of Ciscaucasian hamster, 2010–2022 ( $X \pm Sx$ )

№ чипа / пол / Chip no. / sex	Количество / Number		Средняя продолжительность эпизода гипотермии, ч / Average duration of hypothermia episode, h	Суммарное время, проведённое в состоянии гипотермии, сут. / Total time spent in hypothermia, days	Средняя продолжительность эпизода нормотермии, ч / Average duration episode of normothermia, h	Общее время проведённое в состоянии нормотермии, сут. / Total time spent in the state of normothermia, days	Общая продолжительность периода гетеротермии, сут. / Total duration of heterothermia period, days
	эпизодов гипотермии / hypothermia episodes	эпизодов нормотермии / episodes of normothermia					
49 / самка / female	8	7	$155.2 \pm 19.4$	–	$19.6 \pm 3.2$	–	185
1040 / самец / male	21	20	$178.6 \pm 18.2$	$156.3 \pm 4.9$	$13.6 \pm 0.5$	$11.9 \pm 0.9$	170
1440 / самец / male	25	24	$168.5 \pm 13.1$	$178.6 \pm 6.5$	$19.9 \pm 2.1$	$19.9 \pm 1.5$	199
4063 / самец / male	29	28	$145.9 \pm 11.9$	$171.3 \pm 8$	$12.5 \pm 1.1$	$14.1 \pm 0.7$	186
4058 / самка / female	32	31	$156.5 \pm 12.5$	$196.6 \pm 6$	$14.6 \pm 0.6$	$16.5 \pm 1.3$	215
4063# / самец / male	30	29	$137.8 \pm 12.3$	$166.7 \pm 5.3$	$16.6 \pm 2.7$	$20.1 \pm 1.1$	188
1534 / самка / female	24	25	$149.1 \pm 17.5$	$150 \pm 7.3$	$20.2 \pm 1.9$	$20.5 \pm 1.8$	172
Итого: средняя / Total: average	$27.4 \pm 1.5$	$26.7 \pm 1.4$	$155.3 \pm 6.2$	$174.4 \pm 7.3$	$16.5 \pm 1.2$	$17.5 \pm 1.3$	$192 \pm 6.8$

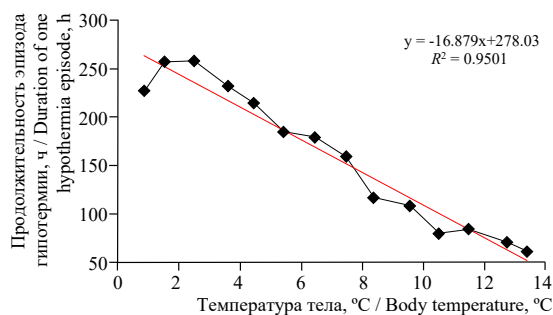
Температура тела хомяков в состоянии гипотермии составляла в среднем  $6.2 \pm 0.3^\circ\text{C}$ ,  $n = 124$  и изменялась в диапазоне от  $0.5$  до  $25^\circ\text{C}$ . Зависимость температуры тела от температуры в норе, по форме графической кривой, аппроксимируется линейной зависимостью ( $R = 0.86$ ,  $n = 113$ ,  $p > 0.0001$ ) (рис. 5). Наиболее низкая температура тела в эпизоде гипотермии зарегистрирована у взрослой самки № 4058 в феврале и доходила до  $0.5^\circ\text{C}$ , в то время как у других животных температура тела не опускалась ниже  $1^\circ\text{C}$ .

При саморазогревании температура тела поднимается с  $3 - 6^\circ\text{C}$  до  $36.6^\circ\text{C}$  относительно быстро и в среднем составляет  $4.7 \pm 0.3^\circ\text{C}/\text{ч}$  ( $n = 124$ ). Скорость разогрева составляла в среднем  $6.2 \pm 0.2^\circ\text{C}/\text{ч}$  и имела положительную корреляцию с температурой норы ( $R = 0.36$ ,  $n = 124$ ,  $p = 0.001$ ). Хомяки также демонстрируют индивидуальные различия как в длительности ( $F_{(7,48)} = 5.49$ ,  $p = 0.001$ ), так и в скорости разогрева ( $F_{(7,48)} = 5.49$ ,  $p = 0.001$ ).

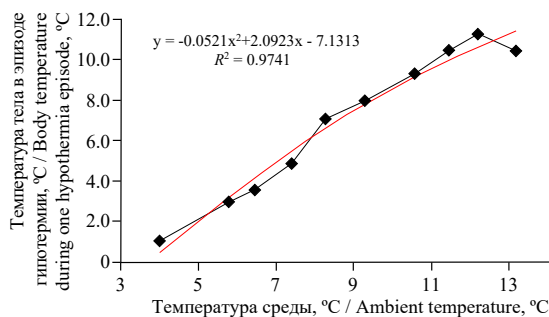
Среднее количество эпизодов нормотермии составило  $26.7 \pm 1.4$  ( $n = 187$ ) (см. таблицу). Однако средняя продолжительность эпизода нормотермии в одни и те же месяцы (с октября по май) достоверно не различалась между зверьками ( $n = 187$ ,  $F_{(6,49)} = 1.12$ ,  $p = 0.36$ ). В то же время средняя продолжительность эпизода нормотермии достоверно различалась по месяцам ( $n = 187$ ,  $F_{(7,48)} = 4.67$ ,  $p = 0.00047$ ). Так, два первых месяца спячки (октябрь и ноябрь) ( $17.6 - 24.8$  ч) вместе с последними двумя месяцами апрель и май ( $15.5 - 24.6$  ч) отличались по продолжительности с января по март ( $12.5 - 13.2$  ч) ( $MS = 38.872$ ,  $df = 48.000$ ,  $p < 0.05$ ) (см. рис. 5). Средняя продолжительность эпизода нормотермии составила  $16.5 \pm 1.2$  ( $n = 187$ ) ч (см. таблицу), при средней температуре тела  $36.3 \pm 0.09^\circ\text{C}$ . Продолжительность эпизода нормотермии не различалась между зверьками и в течение первых 7–9 периодов уменьшалась от 25 до



**Рис. 3.** Зависимость продолжительности эпизодов гипотермии хомяка Радде от температуры в норе  
**Fig. 3.** Dependence of the duration of hypothermia episodes in the Ciscaucasian hamster on the temperature in the burrow



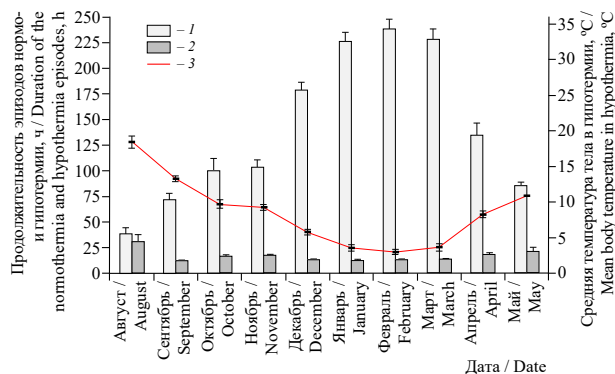
**Рис. 4.** Зависимость продолжительности эпизодов гипотермии от температуры тела у хомяка Радде в спячке  
**Fig. 4.** Dependence of the duration of hypothermia episodes on the body temperature in hibernating Ciscaucasian hamster



**Рис. 5.** Зависимость температуры тела от температуры в норе в период гетеротермии

**Fig. 5.** Dependence of the body temperature on the burrow temperature during one period of heterothermia

$F_{(6,49)} = 0.32$ ,  $p = 0.894$ ). Максимально глубокая и продолжительная гипотермия отмечалась в период с декабря по март (Post Hoc Tests MS = 886.48, df = 40.000,  $p = 0.00013$ ) (рис. 6).



**Рис. 6.** Длительность эпизодов гипотермии (1), нормотермии (2) и изменение температуры тела (3) в течение спячки

**Fig. 6.** Duration of the hypothermia (1) and normothermia (2) episodes and changes in the body temperature (3) during hibernation

ки. За все время наблюдений удалось обнаружить только один выход у самца № 1440, который был зафиксирован в середине апреля, однако в последующем он впал в спячку и вышел из нее окончательно только 21 мая.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Период спячки обычно определяют либо по времени, когда животное постоянно находится в своём убежище, как правило, под землёй (если у исследователя нет возможности постоянно измерять температуру тела), либо по интервалу между

15 ч. Затем в течение последующих 11 – 13 периодов менялась незначительно в пределах 10 – 13 ч, а в течение последних 5 – 7 периодов повышалась с 13 до 24 ч.

Среднее количество эпизодов гипотермии составило  $27.4 \pm 1.5$  ( $n = 193$ ) (см. таблицу). Средняя продолжительность эпизода гипотермии различалась по месяцам ( $n = 166$ ,  $F_{(7,48)} = 37.4$ ,  $p < 0.00001$ ) (см. рис. 5). При этом достоверная индивидуальная изменчивость по этому параметру отсутствовала ( $n = 166$ ,

Если на начальном этапе температура в нормотермии доходила до  $36.5^\circ\text{C}$ , то с постепенным увеличением длительности эпизода гипотермии она снижалась и в середине декабря составляла  $36.0^\circ\text{C}$ . С января температура в периоды нормотермии начинала постепенно подниматься и доходила в мае до  $36.9^\circ\text{C}$ .

Во время эпизодов нормотермии хомяки обычно не выходили из норы и оставались под землей вплоть до окончания спячки.

первым значительным снижением температуры тела и окончательным восстановлением нормального метаболизма (Калабухов, 1985; Michener, 1992; Hut et al., 2002). Результаты нашего исследования показали, что в условиях, приближенных к естественным, хомяк Радде в горном Дагестане впадает в истинную спячку со значительным снижением температуры, длительными (до 300 ч) периодами гипотермии и короткими (менее суток) – нормотермии. В результате общий период спячки (гетеротермии) достигал 192 сут. Все это время животные находились в зимовочной норе. В отличие от хомяка Радде некоторые другие виды, например, обыкновенный хомяк, может достаточно долго (несколько месяцев) находиться в норе, не выходя на поверхность, но при этом температура его тела может оставаться в пределах суточных колебаний (37 – 38°C) (Суров, Феоктистова, 2023). По нашим наблюдениям, перед первыми погружениями в гипотермию хомяк Радде также может проводить 5 – 10 дней под землёй, не выходя на поверхность, а в конце спячки – до трех суток.

У других истинных гибернаторов: лесного сурка (*Marmota monax*) (Zervanos, Salsbury, 2003), аляскинского сурка (*Marmota broweri*) (Lee et al., 2009) и анатолийского суслика (*Spermophilus xanthoprymnus*) (Gür et al., 2009) в период спячки также не фиксировались выходы на поверхность. Но у факультативного гибернатора – обыкновенного хомяка приемлемы оба варианта (он может выходить на поверхность в течение зимы или постоянно находиться в норе). Одной из причин такого поведения считают доступность и калорийность кормов (Wassmer, 2004; Sultz, Milesi, 2017; Siutz et al., 2017; Surov et al., 2019). Существенным фактором может быть и физиология конкретного вида, позволяющая ему перестраивать метаболизм в соответствии с доступностью кормов и температурой среды. При этом сделанные осенью запасы истинно зимоспящими видами, в отличие от торпящих и факультативных гибернаторов, практически не используются в течение зимы.

Как мы отметили выше, только в начале и в редких случаях в конце периода гетеротермии для хомяка Радде были характерны непродолжительные эпизоды гипотермии с незначительным снижением температуры тела. Подобная картина зафиксирована и у других облигатных гибернаторов: анатолийского суслика (Gür et al., 2009), черношапочного сурка (*M. camtschatica*) (Ануфриев и др., 2012), длиннохвостого суслика (Ануфриев, Ядрихинский, 2019) и др. Это также отличает истинных гибернаторов от факультативных и торпящих видов. Так, у хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermani*) в течение всего гетеротермного периода (а не только в начале и в конце) глубокая спячка может чередоваться с небольшими понижениями температуры (Ушакова и др., 2010). А для хомячков родов *Cricetulus* и *Phodopus* характерны только торпоры, частота которых максимальна в середине зимы (Ушакова и др., 2012).

Продолжительность эпизодов гипотермии и нормотермии у арктического суслика (*S. parryi*), длиннохвостого суслика (Ануфриев, Ядрихинский, 2019) и черношапочного сурка (*M. camtschatica*) (Ануфриев и др., 2012) практически идентична эпизодам гипотермии и нормотермии хомяка Радде с той лишь разницей, что у всех трех видов эпизоды гипотермии в самый продолжительный период доходят до 400 – 450 ч, в то время как у хомяка Радде и близкородственного вида хомяка Брандта (*Mesocricetus brandti*) (Zaytseva et al., 2020) не превышают 300 ч, а про-



должительность эпизодов нормотермии у этих видов в большинстве случаев совпадает.

Показано, что зимоспящие виды в конце летнего (активного) периода удваивают или утраивают потребление пищи (Luman et al., 1982; Dark, 2005). Безусловно, серьезным отличием хомяка Радде от многих других облигатных гибернаторов является способность заготавливать корма в норе и возможность их использовать во время спячки и сразу после выхода из неё. Анализ питания хомяка Радде показал, что уровень потребления корма существенно меняется в различные сезоны года. В активный период (июль – сентябрь) взрослый хомяк Радде потребляет  $18.7 \pm 0.9$  г пшеницы. С момента пробуждения и до наступления первых холодов интенсивность питания поддерживается на максимальном уровне. Начиная с октября–ноября суточная активность хомяков резко снижается, соответственно падает и интенсивность питания, которая до полного наступления спячки поддерживается на уровне  $5.0 \pm 0.40$  г сухого вещества в сутки. Во время спячки использование пищи приходится на периоды их кратковременного пробуждения – один раз в 5 – 10 дней. Средний уровень суточного потребления в период спячки колеблется в пределах  $0.12 \pm 0.04$  до  $0.87 \pm 0.06$  г сухого вещества на особь (Магомедов, Омаров, 1994). Наши прошлые исследования показали, что продолжительность сезона спячки хомяка Радде в природе достигает 200 – 220 суток, а количество запасённого корма в норах составляет у взрослых хомяков 2.8 – 5.3 кг зерна в сухом весе (Омаров, 1995). Вышеприведенные данные позволяют заключить, что в период спячки хомяком Радде используется не более 4 – 7% зимних запасов. Можно предположить, что основную роль в переживании зимних условий играет уровень накопленного жира, а зимние запасы приобретают решающее значение весной, после пробуждения зверьков из спячки, которое происходит в конце апреля – начале мая. Важно, что хомяки выходят из спячки на месяц раньше начала вегетации в горах. В это время (май) в желудках хомяков обнаруживаются в основном зерновые корма, которые в природе в это время отсутствуют (Магомедов, Омаров, 1995). Вероятно, такая стратегия использования большей части зимних запасов (70 – 80%) в весенний период является адаптацией зимоспящих видов к условиям короткого вегетационного периода в горах (Магомедов, Омаров, 1994). Это дает возможность хомяку Радде как минимум на один месяц увеличить период активности, позволяя хомякам на месяц раньше начать размножение, что в конечном итоге обеспечивает выживаемость большей части сеголеток за счёт увеличения времени наживовки.

Общее время, проведённое в состоянии нормотермии, в период гетеротермии составляет для хомяка Радде 9.2%, и он занимает промежуточное положение между золотистым сусликом, у которого на нормотермию в среднем приходилось 5 – 6% (Torke, Twente, 1977), и белогрудым ежом (*Erinaceus roumanicus*) – 16.4% (Рутовская и др., 2019).

В большинстве случаев на протяжении зимней спячки температура тела хомяка Радде снижается до температуры близкой к внешней среде. Интересно, что в отличие от белогрудого ежа (*E. roumanicus*) (Рутовская и др., 2019), черношапочного сурка (Ануфриев и др., 2012), длиннохвостого и арктического сусликов

(Ануфриев, 2008; Соломонов и др., 2012; Ануфриев, Ядрихинский, 2019), хомяк Радде при минусовых значениях температуры окружающей среды не способен выходить из спячки и погибает (Чунков, Омаров, 2021). В природе хомяки Радде не сталкиваются со столь низкими температурами. В средней и южных областях России температура почвы на глубине около метра не опускается ниже 0°C.

Интересно, что характер протекания спячки самки хомяка Брандта (*M. brandti*), перезимовавшей в условиях аналогичного эксперимента, сходен с картиной спячки хомяков Радде. Так, средняя продолжительность эпизодов гипотермии составила  $162.4 \pm 12.9$  ч, а эпизодов нормотермии  $13.4 \pm 0.8$  ч. В среднем она провела в состоянии гетеротермии больше 185 суток (Zaytseva et al., 2020).

Зависимость температуры тела хомяка Радде от температуры в норе имеет практически линейную зависимость (см. рис. 4). Аналогичные результаты были получены на других зимоспящих видах: длиннохвостом и арктическом суслике и черношапочном сурке в Якутии (Ануфриев, Ядрихинский, 2019).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, характер спячки хомяка Радде в целом соответствует картине других облигатных гибернаторов. Температура в норе непосредственно влияет на формирование ритмов спячки, где только плюсовые значения температуры среды являются благоприятными для успешного её прохождения. Можно предположить, что отмеченные у хомяка Радде очень короткие периоды нормотермии позволяют экономнее расходовать энергию. При этом запасы корма в период спячки зверёк практически не использует.

Полученные результаты объясняют адаптационный смысл облигатной стратегии зимней спячки у горного вида, которому для выживания в условиях короткого вегетационного периода важно увеличить период активности за счет сохранения большей части зимних запасов на весну.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ануфриев А. И. Механизмы зимней спячки мелких млекопитающих Якутии. Новосибирск: Изд-во Сиб. отд-ния РАН, 2008. 158 с.

Ануфриев А. И. Температурная регуляция ритмов зимней спячки // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2020. Т. 25, № 1. С. 60 – 67. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2020-25-1-6>

Ануфриев А. И., Архипов Г. Г. Влияние размеров и массы тела на характер зимовки у зимоспящих семейства Sciuridae северо-востока России // Экология. 2004. № 3. С. 218 – 222.

Ануфриев А. И., Ядрихинский В. Ф. Температурная регуляция процессов зимней спячки у длиннохвостого суслика *Spermophilus undulatus* Pallas, 1778 // Принципы экологии. 2019. № 3. С. 12 – 23.

Ануфриев А. И., Соломонов Н. Г., Ядрихинский В. Ф., Охлопков И. М. Зимняя спячка черношапочного сурка *Marmota camtschatica* с температурой тела 0°C и -1°C // Доклады академии наук. 2012. Т. 447, № 6. С. 682 – 686.

Биологические ритмы / под ред. Ю. Ашофф. М.: Мир, 1984. Т. 2. 262 с.

Вехник В. А. Адаптации вида к обитанию на периферии ареала: обзор особенностей биологии полчка (*Glis glis* Linnaeus, 1766) в самой восточной популяции // Биосфера. 2022. Т. 14, № 1. С. 43 – 51. <http://dx.doi.org/10.24855/biosfera.v14i1.665>.

- Виноградов Б. С., Громов И. М. Грызуны фауны СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 299 с.
- Калабухов Н. И. Спячка животных. Харьков: Изд-во Харьк. ун-та, 1956. 269 с.
- Калабухов Н. И. Спячка млекопитающих. М.: Наука, 1985. 264 с.
- Клевезаль Г. А., Феоктистова Н. Ю., Щепоткин Д. В., Суров А. В. Особенности записи зимней спячки на поверхности резцов хомячков рода *Allocricetulus* // Зоологический журнал. 2015. Т. 94, № 2. С. 259 – 272. <http://dx.doi.org/10.7868/S0044513415020075>
- Кузнецова Е. В. Эколого-физиологические адаптации представителей подсемейства *Cricetinae* к осенне-зимним условиям: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2019. 24 с.
- Магомедов М.-Р. Д., Омаров К. З. Интенсивность питания и энергетические потребности хомяка Радде в различные периоды жизнедеятельности // Экология. 1994. № 4. С. 39 – 45.
- Магомедов М.-Р. Д., Омаров К. З. Особенности питания и состояния природной популяции хомяка Радде (*Mesocricetus raddei avaricus*) в агроландшафтах горного Дагестана // Зоологический журнал. 1995. Т. 74, № 3. С. 123 – 133.
- Магомедов М.-Р. Д., Омаров К. З., Гасанова С. М. Трофические и территориально зависимые механизмы регуляции плотности населения хомяка Радде *Mesocricetus raddei* (Rodentia, Cricetidae). 2. Регуляция зимней смертности // Зоологический журнал. 2001. Т. 80, № 1. С. 90 – 96.
- Омаров К. З. Особенности экологии хомяка Радде в агроландшафтах горного Дагестана в связи со спецификой кормовой базы: дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 220 с.
- Петровский Д. В., Новиков Е. А., Мошкин М. П. Динамика температуры тела обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*, Rodentia, Cricetidae) в зимний период // Зоологический журнал. 2008. Т. 87, № 12. С. 1504 – 1508.
- Рутовская М. В., Диатроптов М. Е., Кузнецова Е. В., Ануфриев А. И., Феоктистова Н. Ю., Суров А. В. Динамика температуры тела белогрудого ежа (*Erinaceus roumanicus*) во время зимней спячки // Зоологический журнал. 2019. Т. 98, № 5. С. 556 – 566. <http://dx.doi.org/10.1134/S004451341905009X>
- Свириденко П. А. Запасание корма животными. Киев: Изд-во АН УССР, 1957. 33 с.
- Соломонов Н. Г., Ануфриев А. И., Охлопков И. М. Ритмы зимней спячки арктического суслика *Spermophilus parryi* при температуре тела ниже нуля // Наука и образование. 2012. № 2. С. 60 – 64.
- Суров А. В., Феоктистова Н. Ю. Обыкновенный хомяк *Cricetus cricetus* (Linnaeus 1758). М.: РАН, 2023. 312 с.
- Ушакова М. В., Феоктистова Н. Ю., Петровский Д. В., Гуреева А. В., Найдено С. В., Суров А. В. Особенности зимней спячки хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859) из Саратовского Заволжья // Поволжский экологический журнал. 2010. № 4. С. 415 – 422.
- Ушакова М. В., Кропоткина М. В., Феоктистова Н. Ю., Суров А. В. Торпор у хомячков (Rodentia, Cricetinae) // Экология. 2012. № 1. С. 65 – 69.
- Феоктистова Н. Ю. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 414 с.
- Феоктистова Н. Ю., Найдено С. В., Суров А. В., Менчинский К. М. Эколого-физиологические особенности сезонной биологии монгольского хомячка (*Allocricetulus curtatus* Allan, 1940, Cricetinae, Rodentia) // Экология. 2013. № 1. С. 60 – 64. <https://doi.org/10.7868/S0367059713010058>
- Чунков М. М., Омаров К. З. Сравнительный анализ зимней спячки хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) в лабораторных и естественных условиях // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. 2021. Т. 15, № 1. С. 42 – 48. <https://doi.org/10.31161/1995-0675-2021-15-1-42-48>

Яковлев М. Г., Колесников И. М. Некоторые новые данные по распространению и экологии предкавказского хомяка в Ростовской области // Зоологический журнал. 1954. Т. 33, № 3. С. 693 – 700.

Dark J. Annual lipid cycles in hibernators: Integration of physiology and behavior // Annual Review of Nutrition. 2005. Vol. 25. P. 469 – 497. <https://doi.org/10.1146/annurev.nutr.25.050304.092514>

Day D. E., Bartness T. J. Fasting-induced increases in food hoarding are dependent on the foraging-effort level // Physiology & Behavior. 2003. Vol. 78, iss. 4 – 5. P. 655 – 668. [https://doi.org/10.1016/s0031-9384\(03\)00052-0](https://doi.org/10.1016/s0031-9384(03)00052-0)

French A. R. Interdependency of stored food and changes in body temperature during hibernation of the eastern chipmunk *Tamias striatus* // Journal of Mammalogy. 2000. Vol. 81, iss. 4. P. 979 – 985. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2000\)081%3C0979:IOSFAC%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2000)081%3C0979:IOSFAC%3E2.0.CO;2)

Geiser F., Brigham R. M. The other functions of torpor // Living in a Seasonal World / eds. T. Ruf, C. Biebr, W. Arnold, E. Millesi. Berlin; Heidelberg: Springer, 2012. P. 109 – 121.

Gür M. K., Rafinetti R., Gür H. Daily rhythmicity and hibernation in the Anatolian ground squirrel under natural and laboratory conditions // Journal of Comparative Physiology B. 2009. Vol. 179, iss. 2. P. 155 – 164. <https://doi.org/10.1007/s00360-008-0298-0>

Heldmaier G., Ortman S., Elvert R. Natural hypometabolism during hibernation and daily torpor in mammals // Respiratory Physiology & Neurobiology. 2004. Vol. 141, iss. 3. P. 317 – 329. <https://doi.org/10.1016/j.resp.2004.03.014>

Heller H. C., Poulson T. L. Circannian rhythms – II. Endogenous and exogenous factors controlling reproduction and hibernation in chipmunks (*Eutamias*) and ground squirrels (*Spermophilus*) // Comparative Biochemistry and Physiology. 1970. Vol. 33, iss. 2. P. 357 – 383. [https://doi.org/10.1016/0010-406X\(70\)90356-7](https://doi.org/10.1016/0010-406X(70)90356-7)

Humphries M. M., Thomas D. W., Kramer D. L. The role of energy availability in mammalian hibernation: A cost-benefit approach // Physiological and Biochemical Zoology. 2003. Vol. 76, № 2. P. 165 – 179. <https://doi.org/10.1086/367950>

Hut R. A., Barnes B. M., Daan S. Body temperature patterns before, during, and after semi-natural hibernation in the European ground squirrel // Journal of Comparative Physiology B. 2002. Vol. 172, iss. 1. P. 47 – 58. <https://doi.org/10.1007/s003600100226>

Kristoffersson R., Soivio A. Studies on the periodicity of hibernation in the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.): I. A comparison of induced hypothermia in constant ambient temperatures of 4.5 and 10°C // Annales Zoologici Fennici. 1964. Vol. 1, № 4. P. 370 – 372. <https://www.jstor.org/stable/23730697>

Lee T. N., Barnes B. M., Buck C. L. Body temperature patterns during hibernation in a free-living Alaska marmot (*Marmota flaviventris*) // Ethology Ecology & Evolution. 2009. Vol. 21, iss. 3 – 4. P. 403 – 413. <https://doi.org/10.1080/08927014.2009.9522495>

Lovegrove B. G. The evolution of endothermy in Cenozoic mammals: A plesiomorphic–apomorphic continuum // Biological Reviews. 2012. Vol. 87, iss. 1. P. 128 – 162. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00188.x>

Lyman C. P., Willis J. S., Malan A., Wang L. C. H. Hibernation and Torpor in Mammals and Birds. New York; San Diego: Academic Press, 1982. 332 p.

Michener G. R. Sexual differences in over-winter torpor patterns of Richardson's ground squirrels in natural hibernacula // Oecologia. 1992. Vol. 89, iss. 3. P. 397 – 406. <https://doi.org/10.1007/BF00317418>

Nowack J., Stawski C., Geiser F. More functions of torpor and their roles in a changing world // Journal of Comparative Physiology B. 2017. Vol. 187, iss. 4 – 5. P. 889 – 897. <https://doi.org/10.1007/s00360-017-1100-y>

Ortman S., Heldmaier G. Regulation of body temperature and energy requirements of hibernating Alpine marmots (*Marmota marmota*) // American Journal of Physiology – Regulatory,

Integrative and Comparative Physiology. 2000. Vol. 278, iss. 3. P. 698 – 704. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.2000.278.3.r698>

Ruf T., Geiser F. Daily torpor and hibernation in birds and mammals // Biological Reviews. 2015. Vol. 90, iss. 3. P. 891 – 926. <https://doi.org/10.1111/brev.12137>

Siutz C., Milesi E. Torpor patterns in common hamsters with and without access to food stores // Journal of Comparative Physiology B. 2017. Vol. 187, iss. 5 – 6. P. 881 – 888. <https://doi.org/10.1007/s00360-017-1093-6>

Siutz C., Nemeth M., Wagner K.-H., Quint R., Ruf T., Milesi E. Effects of food store quality on hibernation performance in common hamsters // PLoS ONE. 2017. Vol. 12, iss. 10. Article number e0185913. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185913>

Surov A. V., Zaytseva E. A., Kuptsov A. V., Katzman E. A., Bogomolov P. L., Sayan A. S., Potashnikova E. V., Tovpinetz N. N., Kuznetsova E. V., Tsellarius A. Y., Feoktistova N. Y. Circle of life: The Common hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758) adaptations to urban environment // Integrative Zoology. 2019. Vol. 14, iss. 4. P. 383 – 395. <http://dx.doi.org/10.1111/1749-4877.12394>

Toien O., Blake J., Edgar D. M., Grahn D. A., Heller H. C., Barnes B. M. Hibernation in black bears: Independence of metabolic suppression from body temperature // Science. 2011. Vol. 331, № 6019. P. 906 – 909. <https://doi.org/10.1126/science.1199>

Torke K. G., Twente J. W. Behavior of *Spermophilus lateralis* between periods of hibernation // Journal of Mammalogy. 1977. Vol. 58, iss. 3. P. 385 – 390. <https://doi.org/10.2307/1379337>

Twente J. W., Twente J. A. Concentrations of D-Glucose in the blood of *Citellus lateralis* after known intervals of hibernating periods // Journal of Mammalogy. 1967. Vol. 48, iss. 3. P. 381 – 386. <https://doi.org/10.2307/1377770>

Twente J. W., Twente J. A. Regulation of hibernating periods by temperature // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 1965. Vol. 54, № 4. P. 1044 – 1051. <https://doi.org/10.1073/pnas.54.4.1058>

Wassmer T. Body temperature and above-ground patterns during hibernation in European hamsters (*Cricetus cricetus* L.) // Journal of Zoology. 2004. Vol. 262, iss. 3. P. 281 – 288.

Zaytseva E. A., Chunkov M. M., Omarov K. Z. Hibernation records on the incisor surface in the turkish hamster (*Mesocricetus brandti*) (Rodentia, Cricetidae) // Povolzhskiy Journal of Ecology. 2020. № 1. P. 44 – 51. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-1-44-51>

Zervanos S. M., Salsbury C. M. Seasonal body temperature fluctuations and energetic strategies in free-ranging eastern woodchucks (*Marmota monax*) // Journal of Mammalogy. 2003. Vol. 84, iss. 1. P. 299 – 310. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2003\)084<0299:SBTFAE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2003)084<0299:SBTFAE>2.0.CO;2)

**Body temperature dynamics of the Ciscaucasian hamster  
(*Mesocricetus raddei*) (Cricetidae, Rodentia) during hibernation**

**M. M. Chunkov <sup>1✉</sup>, D. K. Omarova <sup>1</sup>, A. V. Surov <sup>2</sup>,  
K. Z. Omarov <sup>1</sup>, N. Yu. Feoktistova <sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Precaspian Institute of Biological Resources of the Dagestan Federal Research Center,  
Russian Academy of Sciences*

*45 Gadzhieva St., Makhachkala 367000, Russia*

<sup>2</sup> *A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences  
33 Leninsky Prospekt, Moscow 119071, Russia*

Received: November 21, 2023 / revised: December 26, 2023 / accepted: December 26, 2023 / published: March 20, 2024

**Abstract.** The body temperature dynamics of the Ciscaucasian hamster (*Mesocricetus raddei*) during winter hibernation was studied in semi-natural conditions (a mesh cage buried in the ground, where animals could dig burrows) in mountainous Dagestan. Thermologgers were implanted intraperitoneally to seven adult animals (three females and four males) to record body temperature at 30 min intervals. All individuals successfully overwintered and exhibited regular episodes of hypothermia. The average of total duration of one heterothermia period was  $192 \pm 6.8$  days, that of one hypothermia and normothermia episode was  $155.3 \pm 6.2$  h and  $16.5 \pm 1.2$  h, respectively. The minimum body temperature reached  $+0.5^\circ\text{C}$ . It has been shown that the body temperature and the duration of hypothermia episodes are negatively correlated with the temperature inside the burrow. Adaptive hibernation mechanisms of the Ciscaucasian hamster and other hibernating mammalian species are discussed.

**Keywords:** body temperature, hibernation, hypothermia, normothermia, heterothermia

**Funding.** The work was carried out within the framework of the State Assignment of the Precaspian Institute of Biological Resources of the Dagestan Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences (No. 122032200288-0).

*Ethics approval and consent to participate.* Animal studies were performed according to the recommendations of the National standard of the Russian Federation "Principles of Good Laboratory Practice" (GOST P 53434-2009). Animal protocols were approved by the Bioethics Commission of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences (protocol No. 45 dated April 4, 2021).

*Conflict of interest:* The authors have declared that no competing interests exist.

**For citation:** Chunkov M. M., Omarova D. K., Surov A. V., Omarov K. Z., Feoktistova N. Yu. Body temperature dynamics of the Ciscaucasian hamster (*Mesocricetus raddei*) (Cricetidae, Rodentia) during hibernation. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 1, pp. 79–97 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-79-97>

---

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Animal Ecology of the Precaspian Institute of Biological Resources, Dagestan Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Russia.

*ORCID and e-mail addresses:* Magomed M. Chunkov: <https://orcid.org/0000-0002-5950-9069>, chunkov@mail.ru; Dzhamilya K. Omarova: <https://orcid.org/0000-0002-4985-3480>, omarovadk@mail.ru; Alexey V. Surov: <https://orcid.org/0000-0003-2030-8910>, Allocricetulus@gmail.com; Kamil Z. Omarov: <https://orcid.org/0000-0001-6354-920X>, omarovkz@mail.ru; Natalia Yu. Feoktistova: <https://orcid.org/0000-0003-4010-2880>, feoktistovanyu@gmail.com.

## REFERENCES

- Anufriev A. I. *Mekhanizmy zimnei spiachki melkikh mlekopitaiushchikh Yakutii* [Mechanisms of Winter Hibernation of Small Mammals of Yakutia]. Novosibirsk, Izdatel'stvo Sibirskogo otdeleniya RAN, 2008. 158 p. (in Russian).
- Anufriev A. I. Temperature regulation in the rhythm of winter hibernation. *Arctic and Subarctic Natural Resources*, 2020, vol. 25, no. 1, pp. 60–67 (in Russian). <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2020-25-1-6>
- Anufriev A. I., Arkhipov G. G. Influence of body weight and size on the mode of wintering in hibernators of the family Sciuridae in Northeastern Russia. *Russian Journal of Ecology*, 2004, vol. 35, no. 3, pp. 189–193.
- Anufriev A. I., Yadrinhinsky V. F. Temperature regulation of hibernation processes in long-tailed gopher *Spermophilus undulatus* Pallas, 1778. *Principy ekologii*, 2019, no. 3, pp. 12–23 (in Russian).
- Anufriev A. I., Solomonov N. G., Yadrinhinskii V. F., Okhlopov I. M. Hibernation of the black-capped marmot *Marmota camtschatica* with body temperatures of 0 and -1°C. *Doklady Biological Sciences*, 2012, vol. 447, no. 1, pp. 381–385.
- Aschoff Ju., ed. *Biological Rhythms*. Moscow, Mir, 1984, vol. 2. 262 p. (in Russian).
- Vekhnik V. A. Species adaptation to the peripheral habitats of distribution range: A review of peculiarities of the utmost eastern population of the edible dormouse (*Glis glis* L., 1766). *Biosfera*, 2022, vol. 14, no. 1, pp. 43–51 (in Russian). <http://dx.doi.org/10.24855/biosfera.v14i1.665>
- Vinogradov B. S., Gromov I. M. *Gryzuny fauny SSSR* [Rodents of the Fauna of the USSR]. Moscow, Izdatel'stvo AN SSSR, 1952. 299 p. (in Russian).
- Kalabukhov N. I. *Spiachka zhivotnykh* [Hibernation of Animals]. Kharkov, Izdatel'stvo Khar'kovskogo universiteta, 1956. 269 p. (in Russian).
- Kalabukhov N. I. *Spiachka mlekopitaiushchikh* [Hibernation of Mammals]. Moscow, Nauka, 1985. 264 p. (in Russian).
- Klevezal G. A., Feoktistova N. Yu., Shepoptkin D. V., Surov A. V. Record of hibernation on incisors' surface in *Allocricetulus* hamsters. *Zoologicheskii zhurnal*, 2015, vol. 94, no. 2, pp. 259–272 (in Russian). <http://dx.doi.org/10.7868/S0044513415020075>
- Kuznetsova E. V. *Ecological and Physiological Adaptations of Representatives of the Subfamily Cricetinae to Autumn-winter Conditions*. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Moscow, 2019. 24 p. (in Russian).
- Magomedov M.-R. D., Omarov K. Z. Feeding intensity and energy requirements of the Radde hamster in various periods of vital activity. *Ekologiya*, 1994, no. 4, pp. 39–45 (in Russian).
- Magomedov M.-R. D., Omarov K. Z. Features of nutrition and state of the natural population of Radde's hamster (*Mesocricetus raddei avaricus*) in the agrolandscapes of mountainous Dagestan. *Zoologicheskii zhurnal*, 1995, vol. 74, no. 3, pp. 123–133 (in Russian).
- Magomedov M.-R. D., Omarov K. Z., Gasanova S. M. Trophic and territorially dependent mechanisms of regulating density of *Mesocricetus raddei* population (Rodentia, Cricetidae). 2. Regulation of winter mortality. *Zoologicheskii zhurnal*, 2001, vol. 80, no. 1, pp. 90–96 (in Russian).
- Omarov K. Z. *Peculiarities of Radde's Hamster Ecology in Agrolandscapes of Mountainous Dagestan in Connection with the Specificity of Fodder Base*. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Moscow, 1995. 220 p. (in Russian).
- Petrovsky D. V., Novikov E. A., Moshkin M. P. Dynamics of body temperature in the common mole vole (*Ellobius talpinus*, Rodentia, Cricetidae) in winter period. *Zoologicheskii zhurnal*, 2008, vol. 87, no. 12, pp. 1504–1508 (in Russian).
- Rutovskaya M. V., Diatropov M. E., Kuznetsova E. V., Anufriev A. I., Feoktistova N. Yu., Surov A. V. The dynamics of body temperature of the eastern European hedgehog (*Erinaceus*

*roumanicus*) during winter hibernation. *Zoologicheskii zhurnal*, 2019, vol. 98, no. 5, pp. 556–566 (in Russian). <http://dx.doi.org/10.1134/S004451341905009X>

Sviridenko P. A. *Zapasanie korma zhiivotnymi* [Stocking of Fodder by Animals]. Kiev, Izdatel'stvo AN UkrSSR, 1957. 33 p. (in Russian).

Solomonov N. G., Anufriev A. I., Okhlopov I. M. Winter hibernation rhythms of the Arctic ground squirrel *Spermophilus parryi* at a body temperature below zero. *Nauka i obrazovanie*, 2012, no. 1, pp. 60–64 (in Russian).

Surov A. V., Feoktistova N. Yu. *Obyknovennyi khomiak Cricetus cricetus (Linnaeus 1758)* [Common Hamster *Cricetus cricetus* (Linnaeus 1758)]. Moscow, Russian Academy of Sciences Publ., 2023. 312 p. (in Russian).

Ushakova M. V., Feoktistova N. Yu., Petrovski D. V., Gureeva A. V., Najdenko S. V., Surov A. V. Hibernation features of Evermann hamster (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859) in the Saratov Trans-Volga region. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2010, no. 4, pp. 415–422 (in Russian).

Ushakova M. V., Kropotkina M. V., Feoktistova N. Yu., Surov A. V. Daily torpor in hamsters (Rodentia, Cricetinae). *Russian Journal of Ecology*, 2012, vol. 43, no. 1, pp. 62–66.

Feoktistova N. Yu. *Dwarf Hamsters (Phodopus: Cricetinae): Systematics, Phylogeography, Ecology, Physiology, Behaviour, Chemical Communication*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2008. 414 p. (in Russian).

Feoktistova N. Yu., Naidenko S. V., Surov A. V., Menchinskii E. M. Ecological and physiological characteristics of seasonal biology of the Mongolian hamster, *Allocricetulus curtatus* Allan 1940 (Cricetinae, Rodentia). *Russian Journal of Ecology*, 2013, vol. 44, no. 1, pp. 56–59. <https://doi.org/10.1134/S1067413613010050>

Chunkov M. M., Omarov K. Z. Comparative analysis of Radde's hamster (*Mesocricetus raddei*) winter hibernation in laboratory and in vivo. *Dagestan State Pedagogical University. Journal. Natural and Exact Sciences*, 2021, vol. 15, no. 1, pp. 42–48 (in Russian). <https://doi.org/10.31161/1995-0675-2021-15-1-42-48>

Yakovlev M. G., Kolesnikov I. M. Some new data on the distribution and ecology of the Pre-Caucasian hamster in the Rostov oblast. *Zoologicheskii zhurnal*, 1954, vol. 33, no. 3, pp. 693–700 (in Russian).

Dark J. Annual lipid cycles in hibernators: Integration of physiology and behavior. *Annual Review of Nutrition*, 2005, vol. 25, pp. 469–497. <https://doi.org/10.1146/annurev.nutr.25.050304.092514>

Day D. E., Bartness T. J. Fasting-induced increases in food hoarding are dependent on the foraging-effort level. *Physiology & Behavior*, 2003, vol. 78, iss. 4–5, pp. 655–668. [https://doi.org/10.1016/s0031-9384\(03\)00052-0](https://doi.org/10.1016/s0031-9384(03)00052-0)

French A. R. Interdependency of stored food and changes in body temperature during hibernation of the eastern chipmunk *Tamias striatus*. *Journal of Mammalogy*, 2000, vol. 81, iss. 4, pp. 979–985. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2000\)081%3C0979:IOSFAC%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2000)081%3C0979:IOSFAC%3E2.0.CO;2)

Geiser F., Brigham R. M. The other functions of torpor. In: Ruf T., Bieber C., Arnold W., Millesi E., eds. *Living in a Seasonal World*. Berlin, Heidelberg, Springer, 2012, pp. 109–121.

Gür M. K., Rafinetti R., Gür H. Daily rhythmicity and hibernation in the Anatolian ground squirrel under natural and laboratory conditions. *Journal of Comparative Physiology B*, 2009, vol. 179, iss. 2, pp. 155–164. <https://doi.org/10.1007/s00360-008-0298-0>

Heldmaier G., Ortmann S., Elvert R. Natural hypometabolism during hibernation and daily torpor in mammals. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 2004, vol. 141, iss. 3, pp. 317–329. <https://doi.org/10.1016/j.resp.2004.03.014>

Heller H. C., Poulson T. L. Circannian rhythms – II. Endogenous and exogenous factors controlling reproduction and hibernation in chipmunks (*Eutamias*) and ground squirrels (*Spermophilus*)



lus). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1970, vol. 33, iss. 2, pp. 357–383. [https://doi.org/10.1016/0010-406X\(70\)90356-7](https://doi.org/10.1016/0010-406X(70)90356-7)

Humphries M. M., Thomas D. W., Kramer D. L. The role of energy availability in mammalian hibernation: A cost-benefit approach. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2003, vol. 76, no. 2, pp. 165–179. <https://doi.org/10.1086/367950>

Hut R. A., Barnes B. M., Daan S. Body temperature patterns before, during, and after semi-natural hibernation in the European ground squirrel. *Journal of Comparative Physiology B*, 2002, vol. 172, iss. 1, pp. 47–58. <https://doi.org/10.1007/s003600100226>

Kristoffersson R., Soivio A. Studies on the periodicity of hibernation in the hedgehog (*Eri-naceus europaeus* L.): I. A comparison of induced hypothermia in constant ambient temperatures of 4.5 and 10°C. *Annales Zoologici Fennici*, 1964, vol. 1, no. 4, pp. 370–372. <https://www.jstor.org/stable/23730697>

Lee T. N., Barnes B. M., Buck C. L. Body temperature patterns during hibernation in a free-living Alaska marmot (*Marmota broweri*). *Ethology Ecology & Evolution*, 2009, vol. 21, iss. 3–4, pp. 403–413. <https://doi.org/10.1080/08927014.2009.9522495>

Lovegrove B. G. The evolution of endothermy in Cenozoic mammals: A plesiomorphic–apomorphic continuum. *Biological Reviews*, 2012, vol. 87, iss. 1, pp. 128–162. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00188.x>

Lyman C. P., Willis J. S., Malan A., Wang L. C. H. *Hibernation and Torpor in Mammals and Birds*. New York, San Diego, Academic Press, 1982. 332 p.

Michener G. R. Sexual differences in over-winter torpor patterns of Richardson's ground squirrels in natural hibernacula. *Oecologia*, 1992, vol. 89, iss. 3, pp. 397–406. <https://doi.org/10.1007/BF00317418>

Nowack J., Stawski C., Geiser F. More functions of torpor and their roles in a changing world. *Journal of Comparative Physiology B*, 2017, vol. 187, iss. 4–5, pp. 889–897. <https://doi.org/10.1007/s00360-017-1100-y>

Ortmann S., Heldmaier G. Regulation of body temperature and energy requirements of hibernating Alpine marmots (*Marmota marmota*). *American Journal of Physiology – Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 2000, vol. 278, iss. 3, pp. 698–704. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.2000.278.3.r698>

Ruf T., Geiser F. Daily torpor and hibernation in birds and mammals. *Biological Reviews*, 2015, vol. 90, iss. 3, pp. 891–926. <https://doi.org/10.1111/brv.12137>

Siutz C., Milesi E. Torpor patterns in common hamsters with and without access to food stores. *Journal of Comparative Physiology B*, 2017, vol. 187, iss. 5–6, pp. 881–888. <https://doi.org/10.1007/s00360-017-1093-6>

Siutz C., Nemeth M., Wagner K.-H., Quint R., Ruf T., Milesi E. Effects of food store quality on hibernation performance in common hamsters. *PLoS ONE*, 2017, vol. 12, iss. 10, article no. e0185913. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185913>

Surov A. V., Zaytseva E. A., Kuptsov A. V., Katzman E. A., Bogomolov P. L., Sayan A. S., Potashnikova E. V., Tovpinetz N. N., Kuznetsova E. V., Tselarius A. Y., Feoktistova N. Y. Circle of life: The Common hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758) adaptations to urban environment. *Integrative Zoology*, 2019, vol. 14, iss. 4, pp. 383–395. <http://dx.doi.org/10.1111/1749-4877.12394>

Toien O., Blake J., Edgar D. M., Grahm D. A., Heller H. C., Barnes B. M. Hibernation in black bears: Independence of metabolic suppression from body temperature. *Science*, 2011, vol. 331, no. 6019, pp. 906–909. <https://doi.org/10.1126/science.1199>

Torke K. G., Twente J. W. Behavior of *Spermophilus lateralis* between periods of hibernation. *Journal of Mammalogy*, 1977, vol. 58, iss. 3, pp. 385–390. <https://doi.org/10.2307/1379337>

Twente J. W., Twente J. A. Concentrations of D-Glucose in the blood of *Citellus lateralis* after known intervals of hibernating periods. *Journal of Mammalogy*, 1967, vol. 48, iss. 3, pp. 381–386. <https://doi.org/10.2307/1377770>

Twente J. W., Twente J. A. Regulation of hibernating periods by temperature. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1965, vol. 54, no. 4, pp. 1044–1051. <https://doi.org/10.1073/pnas.54.4.1058>

Wassmer T. Body temperature and above-ground patterns during hibernation in European hamsters (*Cricetus cricetus* L.). *Journal of Zoology*, 2004, vol. 262, iss. 3, pp. 281–288.

Zaytseva E. A., Chunkov M. M., Omarov K. Z. Hibernation records on the incisor surface in the turkish hamster (*Mesocricetus brandti*) (Rodentia, Cricetidae). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2020, no. 1, pp. 44–51. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-1-44-51>

Zervanos S. M., Salsbury C. M. Seasonal body temperature fluctuations and energetic strategies in free-ranging eastern woodchucks (*Marmota monax*). *Journal of Mammalogy*, 2003, vol. 84, iss. 1, pp. 299–310. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2003\)084<0299:SBTFAE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2003)084<0299:SBTFAE>2.0.CO;2)

Оригинальная статья

УДК 631.46:579.26.579.64

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-98-114>

## РАСПРОСТРАНЕНИЕ УСТОЙЧИВЫХ К АНТИБИОТИКАМ АКТИНОБАКТЕРИЙ В ПОЧВАХ, ПОДВЕРЖЕННЫХ РАЗНЫМ ВИДАМ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ

И. Г. Широких<sup>1, 2✉</sup>, Е. А. Гембицкая<sup>1</sup>, Т. Я. Ашихмина<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого  
Россия, 610007, г. Киров, ул. Ленина, д. 166а

<sup>2</sup> Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН  
Россия, 167982, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28

Поступила в редакцию 08.08.2023 г., после доработки 03.10.2023 г., принята 06.10.2023 г., опубликована 20.03.2024 г.

**Аннотация.** Исследовали спектры устойчивости к определённому набору антибиотиков и частоты встречаемости резистентных штаммов среди типичных почвенных бактерий – актиномицетов. Использовали равные по объёму выборки изолятов из дерново-подзолистой почвы, отобранной на участках, типизирующих различные виды хозяйственной деятельности: производственные территории фанерного завода и химического комбината, территория медицинского учреждения, площадка сбора и хранения ТБО (твёрдых бытовых отходов). В общей сложности получено 58 изолятов с признаками, характерными для актиномицетов рода *Streptomyces* секций *Cinereus*, *Helvolo-Flavus* и *Albus*. Установлено, что различные виды хозяйственной деятельности приводят к специфическим изменениям антибиотического резистенса, которым характеризуется почва естественного злаково-разнотравного луга (фон). В образце, отобранном на территории химического комбината, чаще, чем в почве фонового участка, встречались изоляты с устойчивостью к налидиксовой кислоте, амоксициллину и цефтриаксону. В почвенных образцах, отобранных на участке сбора ТБО и территории медицинского учреждения значимо ( $P < 0.05$ ) выше доля штаммов, резистентных к налидиксовой кислоте, линкомицину и азитромицину, а в образце с территории фанерного завода – к налидиксовой кислоте и амоксициллину. Определены группы антибиотиков (хинолоны – налидиксовая кислота и  $\beta$ -лактамы – амоксициллин и цефтриаксон), устойчивость к которым у изолятов стрептомицетов из почв, задействованных в хозяйственной деятельности, была значимо выше, чем у почвенных изолятов с фоновой территории. Полученные данные указывают на необходимость мониторинга в распространении устойчивости к антибиотикам в почвах, подверженных не только риску накопления остаточных концентраций антибиотиков, но и иным последствиям антропогенных воздействий.

**Ключевые слова:** дерново-подзолистая почва, антропогенное воздействие, антибактериальные препараты, *Streptomyces*, антибиотический резистент

**Финансирование.** Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН по теме «Структура и состояние компонентов техногенных эко-

✉ Для корреспонденции. Лаборатория биотехнологии растений и микроорганизмов Федерального аграрного научного центра Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого.

ORCID и e-mail адреса: Широких Ирина Геннадьевна: <https://orcid.org/0000-0002-3319-2729>, [irgenal@mail.ru](mailto:irgenal@mail.ru); Гембицкая Екатерина Александровна: <https://orcid.org/0009-0000-4091-1237>, [ekgemb@mail.ru](mailto:ekgemb@mail.ru); Ашихмина Тамара Яковлевна: <https://orcid.org/0000-0003-4919-0047>, [ecolab2@gmail.com](mailto:ecolab2@gmail.com).

## РАСПРОСТРАНЕНИЕ УСТОЙЧИВЫХ К АНТИБИОТИКАМ АКТИНОБАКТЕРИЙ

систем подзоны южной тайги» (государственная регистрация в ЕГИСУ № 122040100032-5) и государственного задания ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого» (№ FNWE-2022-0005).

*Соблюдение этических норм.* В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

*Конфликт интересов.* Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Для цитирования.** Широких И. Г., Гембицкая Е. А., Ашихмина Т. Я. Распространение устойчивых к антибиотикам актинобактерий в почвах, подверженных разным видам антропогенного воздействия // Поволжский экологический журнал. 2024. № 1. С. 98 – 114. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-98-114>

### ВВЕДЕНИЕ

Устойчивость к антибиотикам – это глобальное явление, которое стало одной из наиболее острых проблем здравоохранения во всем мире и, по оценкам, к 2050 г. может привести к 10 миллионам смертей, если сохранится нынешняя тенденция к ненадлежащему и чрезмерному использованию антимикробных средств (O'Neill, 2014). Повышение уровня устойчивости бактерий к антибиотикам, несмотря на то, что их открытие спасло бесчисленное количество жизней за последние 80 лет, в наше время ставит под угрозу дальнейший прогресс в медицине, сельском хозяйстве и экономике в целом (Ikhimiukor et al., 2022).

Проблема особо обострилась в связи с пандемией COVID-19 и ускоренным образованием антибиотикорезистентных внутрибольничных штаммов (Aljeldah, 2022). Всемирная организация здравоохранения (ВОЗ) выразила обеспокоенность тем, что пандемия могла свести на нет все усилия, которые на протяжении многих лет были предприняты во всем мире для снижения устойчивости к антибиотикам (Getahun et al., 2020). Пандемия COVID-19 не только существенно сказалась на системе здравоохранения, но и препятствовала отслеживанию внутрибольничных бактериальных инфекций, вызываемых устойчивыми к антибиотикам штаммами (Afshinneko et al., 2021; Livermore, 2021).

Распространение устойчивости к антибиотикам традиционно связывают с отбором, происходящим в результате применения антибиотических соединений в медицине, растениеводстве и ветеринарии. Однако ряд исследований показал, что ее глобальное распространение может быть связано также с естественными резервуарами окружающей среды (Finley et al., 2013). Интерес к микробным сообществам окружающей среды как потенциальному резервуару новых генов устойчивости значительно возрос в связи с увеличением распространения бактерий с множественной лекарственной устойчивостью и сокращением числа клинически эффективных антибиотиков (Walsh, Duffy, 2013).

Почва, как естественная среда обитания микроорганизмов, содержит соответствующую генетическую информацию об устойчивости к антибиотикам, которую в современной научной литературе принято называть ризистомом (Kozhevin et al., 2013). Исходя из гипотезы резистома, многие гены устойчивости к антибиотикам, ассоциированные с патогенами, возникли у почвенных бактерий, продуцирующих

антибиотики, и достигли патогенов путем горизонтального переноса генов (D'Costa et al., 2006). При этом важнейшую роль в распространении антибиотикорезистентности среди микробных популяций играет активность мобильных генетических элементов (транспозоны, интегроны, IS-элементы, плазмиды, бактериофаги, генные островки) (Зверева, Бойченко, 2010). Гены устойчивости, как правило, приобретаются бактериями путем трансформации (поглощение гена резистентности из окружающей среды), трансдукции (перенос гена резистентности из бактериофага) и бактериальной конъюгации (перенос гена резистентности между штаммами близкородственных бактерий) (Wright, 2010; Blair et al., 2015).

По-видимому, антибиотики, как и гены резистентности к ним, естественным образом функционировали в природных микробных сообществах как средства сигналинга, коммуникации и конкурентной защиты задолго до появления человека как биологического вида. Именно из природных микробиомов эволюционно происходит генетический материал, определяющий устойчивость современных патогенов к антибиотикам (D'Costa et al., 2011; Cytryn, 2013).

На антибиотикорезистентность бактерий в окружающей среде могут оказывать влияние такие физико-химические факторы, как температура, доступность кислорода, pH почвенного раствора, содержание солей и трофические характеристики почвы (Kozhevin et al., 2013). Так, в недавних исследованиях показано, что удобрения растительного происхождения стимулируют в почве «внутреннюю» резистентность к антибиотикам за счет улучшения питания местных бактерий (Liu et al., 2024). Известно о повышении антибиотикостойчивости вследствие загрязнения почвы соединениями аммония (Gaze et al., 2005), меди (Berg et al., 2005; Hu et al., 2016) и тяжелых металлов (Knapp et al., 2011). Долговременное воздействие на почву никеля способствует увеличению потенциала горизонтального переноса генов антибиотикорезистентности (Hu et al., 2017).

В связи с этим необходимо обратить внимание и на другие неосознанные риски, связанные с трансформацией природных микробиомов в результате хозяйственной деятельности, поскольку резистентность клинически значимых бактерий происходит и эволюционирует из естественного резистома.

Цель работы – сравнительная характеристика распространения антибиотикорезистентных актиномицетов в почвах, подвергаемых разным видам хозяйственного воздействия.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве индикаторной группы микроорганизмов в работе использовали типичные почвенные бактерии – актиномицеты. Для них характерны высокие уровни устойчивости как средство самозащиты от разрушения собственными антибиотиками. Роль актиномицетов в формировании почвенного антибиотического резистома отмечалась в литературе неоднократно (D'Costa et al., 2007, 2011; Fatahi-Bafghi, 2019).

Для выделения актиномицетов в чистые культуры были использованы почвенные образцы, отобранные в центральной части Кировской области, расположенной на северо-западной окраине Вятско-Камской провинции подзоны дерново-подзолистых почв южной тайги.

Участки отбора проб имели площадь около 100 м<sup>2</sup> каждый и были расположены на производственных территориях Мурашинского фанерного завода и Кирово-Чепецкого химического комбината, на территории медицинского учреждения, на площадке сбора и хранения твердых бытовых отходов (ТБО). Фоновым служил участок природного злаково-разнотравного луга. Образцы отбирали стандартным методом конверта, из верхнего почвенного слоя до глубины 10 см. Для каждого участка объединяли по пять индивидуальных проб, массой не менее 100 г.

Культуры актиномицетов выделяли при посеве из разведений почвенных суспензий на казеин-глицериновый агар (КГА) (Добровольская и др., 2010). Для ограничения роста немиецелиальных бактерий использовали селективный приём: прогревание почвы при 70°C в течение 4 ч. Инкубация посевов происходила при 28°C в течение двух недель, после чего проводили дифференцированный учёт выросших колоний по морфотипам и выделение культур для дальнейшей работы. Изоляты хранили в пробирках со скошенной овсяной средой при 4°C. После процедуры очистки принадлежность выделенных актиномицетов к определенному роду устанавливали, используя культуральные и морфологические признаки. Морфологические свойства исследовали при помощи светового микроскопа Leica DM 2500 (Carl Zeiss, Германия).

Из каждого образца при микробиологическом посеве было получено не менее 11 изолятов с типичными для рода *Streptomyces* культуральными и морфологическими признаками (Определитель бактерий Берджи, 1997). Выборочно штаммы идентифицировали с помощью метода молекулярной филогении. Первичный сравнительный анализ полученных нуклеотидных последовательностей фрагмента гена 16S рРНК (ООО «Синтол», г. Москва) с последовательностями из базы данных GenBank проводили с помощью программы NCBI BLAST (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/blast>). Парное выравнивание последовательностей осуществляли с помощью программы LALIGN ([https://embnet.vital-it.ch/software/LALIGN\\_form.html](https://embnet.vital-it.ch/software/LALIGN_form.html)).

Для определения чувствительности выделенных культур к антибиотикам использовали диски индикаторные ДИ-ПЛС-50-01 по ТУ 9398-001-39484474-2000 (НИЦФ, Россия, СПб) с антибиотиками в следующих концентрациях: 30 мкг канамицин (КАН); 20 мкг амоксициллин (АКЦ); 30 мкг налидиксовая кислота (НК); 1.25 / 23.75 мкг триметоприм/сульфаметоксазол (ТС); 30 мкг тетрациклин (ТЕТ); 30 мкг стрептомицин (СТР), 5 мкг рифампицин (РФМ); 300 ЕД полимиксин (ПОЛ); 15 мкг линкомицин (ЛНК), 15 мкг азитромицин (АРН), 30 мкг цефтриаксон (ЦРО), 10 мкг гентамицин (ГНЦ). Фиксировали величину диаметров зон ингибирования роста изолятов каждым антибиотиком в соответствии с инструкцией к тест-системе.

По результатам измерения зон ингибирования роста антибиотиками была построена тепловая карта с использованием электронного сервиса NG-CHM BUILDER (Ryan et al., 2019).

В выборках изолятов равного объёма, полученных из почв с различным хозяйственным использованием, определяли также долю/встречаемость (%) резистентных к каждому антибиотику штаммов.

Обработку результатов осуществляли методами непараметрической статистики Statistics Kingdom (2017).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Среднее количество актиномицетов, вырастающих на КГА при посеве из разведений почвенных суспензий, изменялось в зависимости от участка отбора пробы от десятков тысяч до сотен тысяч колониеобразующих единиц (КОЕ) в пересчете на 1 г в.-с. почвы (таблица).

Количественные показатели актинобиоты исследуемых почв

**Table.** Quantitative indicators of actinobionts in the studied soils

Обследуемая территория / Surveyed area	Общая численность прокариот, тыс. КОЕ/г в.-с. почвы / Total number of prokaryotes, thousand CFU/g a.-d. soil	Численность актиномицетов, тыс. КОЕ/г в.-с. почвы / Number of actinomycetes, thousand CFU/g a.-d. soil	Доля актиномицетов в прокариотном комплексе, % / The share of actinomycetes in the total number of prokaryotes, %	Количество выделенных для исследования культур, шт. / Number of cultures allocated for research, pcs.
Медицинское учреждение / Medical institution	398±23.8	232.5±10.5	46.73	12
Фанерный завод / Plywood Factory	396±25.7	32±2.0	8.08	12
Химический комбинат / Chemical Plant	169±38.0	24±5.0	14.20	12
Площадка сбора ТБО / Solid waste collection site	1368±68.3	54±0.5	3.95	11
Злаково-разнотравный луг / Grass-herb meadow	648±5.3	28±0.9	4.32	11

Наибольшей численностью актиномицетов (232.5±10.5 тыс. КОЕ/г) характеризовалась почва, отобранная на территории медицинского учреждения, тогда как максимальная общая численность прокариот (1368±68.3 тыс. КОЕ/г) обнаружена на площадке сбора и хранения ТБО. Доля актиномицетов в прокариотном комплексе исследуемых почв (3.9 – 46.7%) также варьировала в зависимости от конкретного микробиома.

В посевах преобладали колонии, микроскопия которых выявила типичные для рода *Streptomyces* морфологические признаки: нефрагментированный мицелий, длинные цепочки спор – на воздушном и отсутствие спор – на субстратном мицелии (Определитель бактерий Берджи, 1997). В общей сложности из исследуемых почв было выделено в чистую культуру 58 бактерий с характерными для рода *Streptomyces* морфологическими признаками. Выборочный анализ фрагментов гена 16S рРНК у изолятов данного морфотипа подтвердил, что выделенные культуры являются представителями рода *Streptomyces*, семейства Streptomycetaceae, порядка Kitasatosporales, класса Actinomycetes, филума Actinomycetota.

Культивирование штаммов на диагностических средах, согласно определителю (Гаузе и др., 1983), показало, что основным фон в исследуемых почвах состав-

ляют стрептомицеты, принадлежащие цветовым секциям и сериям *Cinereus Achromogenes*, *Cinereus Aureus*, *Helvolo-Flavus Helvolus*, достаточно часто встречались виды из серий *Albus Albus*, *Albus Albocoloratus*, *Cinereus Chromogenes*. Эти результаты согласуются с данными наших предыдущих исследований актинобиоты дерново-подзолистых почв умеренной зоны, в которых также преобладали виды, относящиеся к данным секциям и сериям (Широких и др., 2014; Завьялова и др., 2021). Таким образом, стрептомицетные комплексы исследуемых почв по численности и таксономическому составу не имели особенностей и соответствовали ранее выполненным описаниям комплексов актиномицетов в зональных дерново-подзолистых почвах (Звягинцев, Зенова, 2001).

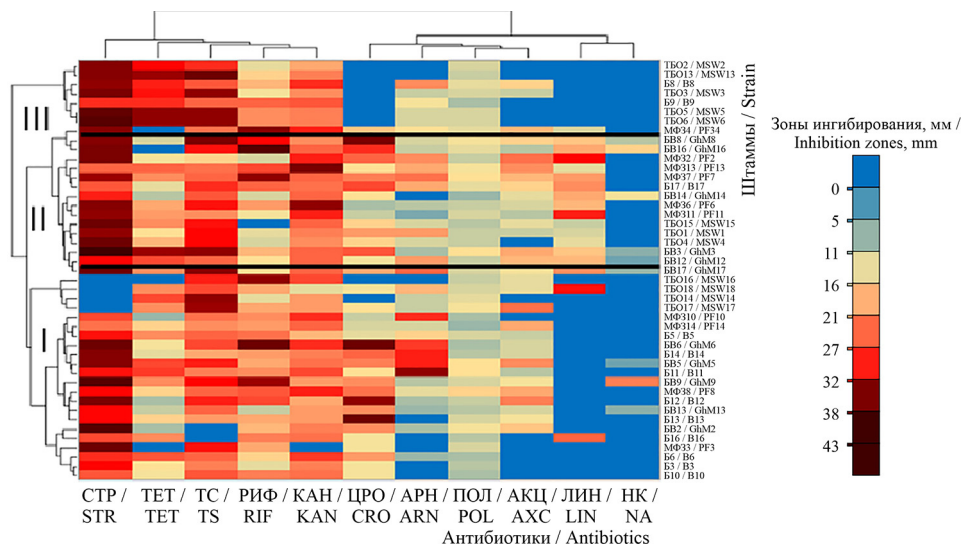
Далее у полученных стрептомицетных изолятов определяли чувствительность / резистентность к антибиотикам из различных классов и разных механизмов действия. Для этого регистрировали величины зон ингибирования роста каждой культуры отдельными антибиотическими препаратами. Совокупность полученных данных визуализировали в виде тепловых карт при помощи NG-CHM BUILDER. Принадлежность отдельных изолятов к почвам с различным хозяйственным воздействием отображена на картах следующим образом: участок фоновой территории (БВ), территория фанерного завода (МФЗ), площадка сбора твердых бытовых отходов (ТБО), территория медицинского учреждения (Б) (рис. 1), территория химического комбината (КЧ) (рис. 2).

Величина зон ингибирования актиномицетов различными антибиотиками изменялась от 0 до 43 мм, что на тепловой карте показано переходом от холодного синего к теплomu красному цвету. При построении тепловой карты совокупность изолятов из почв различного хозяйственного назначения была разделена автоматизированным алгоритмом на три кластера. В первом кластере преобладали штаммы, выделенные из почвы в пределах территории медицинского учреждения (40.9%), во втором кластере – изоляты из почвы естественного злаково-разнотравного луга (фон) (40%). В третий кластер вошли в основном штаммы, выделенные из образца, отобранного на площадке сбора и хранения ТБО (62.5%), и в нем полностью отсутствуют штаммы, полученные из фоновой почвы.

Полученные для почв с различным антропогенным воздействием данные о чувствительности/резистентности их актинобиоты к антибиотикам из различных классов и разных механизмов действия позволили также кластеризировать и сами антибиотические препараты. В первом кластере представлены антибиотики, резистентность к которым при антропогенном воздействии значительно выше, чем у изолятов из фоновой почвы: налидиксовая кислота и линкомицин. Второй кластер объединил препараты, резистентность к которым у изолятов тоже высокая, но в меньшей степени, чем к предыдущим препаратам – это амоксициллин, азитромицин и цефтриаксон. В третий кластер вошли антибиотики, к которым у актиномицетов проявилась чувствительность: СТР, КАН, РИФ, ТС и ТЕТ.

Тепловая карта, построенная для выявления антибиотиков, в отношении которых проявляют резистентность штаммы из образца, отобранного на территории химического комбината, показала, что все тест-антибиотики автоматизированным алгоритмом распределены между двух кластеров (см. рис. 2). Первый объединил



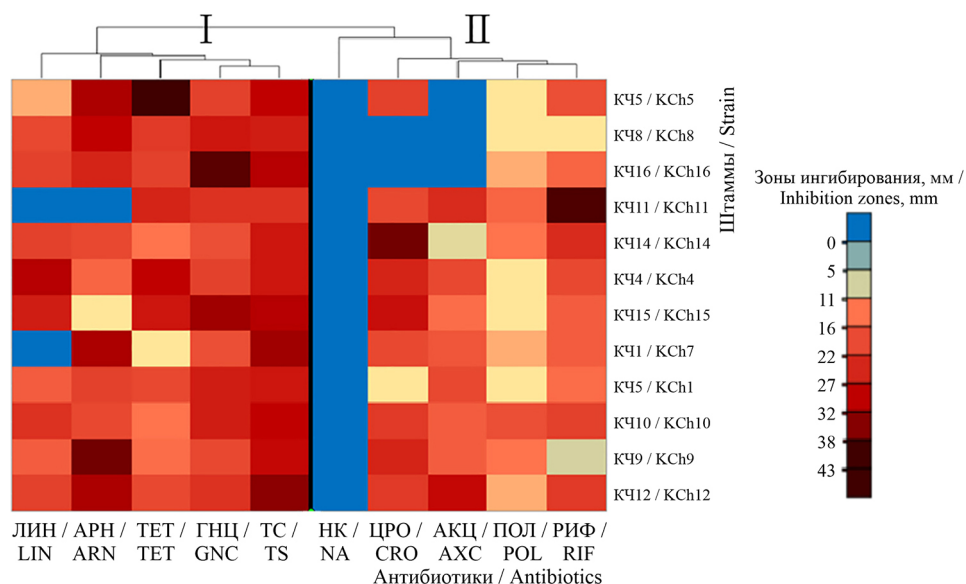


**Рис. 1.** Тепловая карта, отражающая различия в чувствительности / резистентности к 11 тест-антибиотикам (СТР – стрептомицин, ТЕТ – тетрациклин, ТС – триметоприм / сульфаметоксазол, РИФ – рифампицин, КАН – канамицин, ЦРО – цефтриаксон, АРН – азитромицин, ПОЛ – полимиксин, АКЦ – амоксициллин, ЛИН – линкомицин, НК – налидиксовая кислота) изолятов из почв, подвергнутых различным видам хозяйственного воздействия (ТБО – площадка сбора и хранения твердых бытовых отходов, Б – территория медицинского учреждения, МФЗ – территория фанерного завода, БВ – естественный злаково-разнотравный луг)

**Fig. 1.** Heat map reflecting differences in sensitivity / resistance to 11 test antibiotics (STR – streptomycin, TET – tetracycline, TS – trimethoprim / sulfamethoxazole, RIF – rifampicin, KAN – kanamycin, CRO – ceftriaxone, ARN – azithromycin, POL – polymyxin, AXC – amoxicillin, LIN – lincomycin, and NA – nalidixic acid) of isolates from soils subjected to various types of economic impact (MSW – the site of collection and storage of municipal solid waste, B – the territory of a medical institution, PF – the territory of a plywood factory, GhM – a natural grass-herb meadow)

препараты ТС, ТЕТ и гентамицин (из группы аминогликозидов), в отношении которых чувствительность изолятов, судя по величине зон ингибирования (20 – 45 мм), была достаточно высокой. Во второй кластер вошли антибиотики, к которым изоляты проявили резистентность: рифампицин,  $\beta$ -лактамы антибиотики амоксициллин и цефтриаксон, пептидный антибиотик полимиксин и налидиксовая кислота из группы хинолонов.

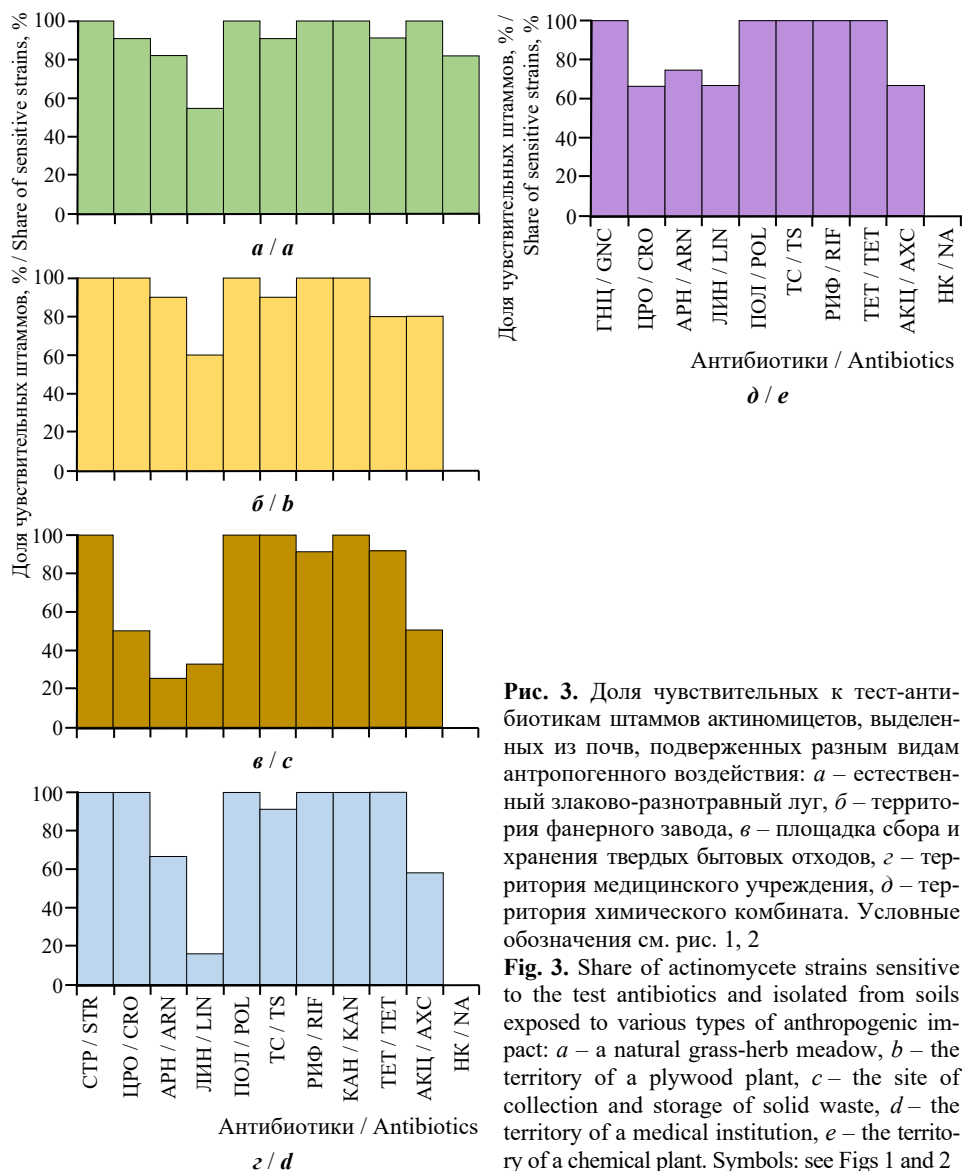
Наряду с анализом изменчивости зон ингибирования роста изолятов одним и тем же набором тест-антибиотиков, для выявления различий антибиотических резистомов между фоновой почвой и почвами участков, типизирующих различные виды хозяйственной деятельности, определяли частоту встречаемости/долю изолятов, чувствительных к антибактериальным препаратам. По результатам анализа, проведенного в выборках культур равного объема, полученных из каждого образца, были построены антибиотикограммы, отражающие долю штаммов, чувствительных к тест-антибиотикам в каждом почвенном образце (рис. 3). Выяснилось,



**Рис. 2.** Тепловая карта, отражающая различия в чувствительности / резистентности к 10 тест-антибиотикам (ЛИН – линкомицин, АРН – азитромицин, ТЕТ – тетрациклин, ГНЦ – гентамицин, ТС – триметоприм / сульфаметоксазол, НК – налидиксовая кислота, ЦРО – цефтриаксон, АКЦ – амоксициллин, ПОЛ – полимиксин, РИФ – рифампицин) изолятов из почвы, отобранной на территории химического комбината (КЧ)

**Fig. 2.** Heat map reflecting differences in sensitivity / resistance to 10 test antibiotics (LIN – lincomycin, ARN – azithromycin, TET – tetracycline, GNC – gentamicin, TS – trimethoprim / sulfamethoxazole, NA – nalidixic acid, CRO – ceftriaxone, AXC – amoxicillin, POL – polymyxin, RIF – rifampicin) of isolates from soil sampled on the territory of a chemical plant (KCh)

что по сравнению с фоном во всех почвах, испытывающих хозяйственное воздействие, отсутствуют штаммы, чувствительные к налидиксовой кислоте. В выборках стрептомицетов, выделенных из этих почв, существенно меньше доля изолятов, чувствительных к амоксициллину (на 20 – 50%). Встречаемость чувствительных штаммов к другому  $\beta$ -лактамному антибиотику цефтриаксону в выборках стрептомицетов с площадки сбора ТБО и территории химического комбината была ниже по сравнению с аналогичным показателем для фоновой почвы на 60 и 20% соответственно. В большинстве выборок стрептомицетных культур, выделенных из почв, задействованных в хозяйственной деятельности, наблюдали меньшую, чем в фоновой почве, долю штаммов, чувствительных также к азитромицину (на 5 – 50%). Встречаемость почвенных изолятов с чувствительностью к линкомицину в выборках с территории медицинского учреждения и площадки сбора ТБО была ниже по сравнению с фоном на 20 – 40%, тогда как в почвах, отобранных на территории промышленных предприятий – фанерного завода и химического комбината такая тенденция не прослеживалась.



**Рис. 3.** Доля чувствительных к тест-антибиотикам штаммов актиномицетов, выделенных из почв, подверженных разным видам антропогенного воздействия: *а* – естественный злаково-разнотравный луг, *б* – территория фанерного завода, *в* – площадка сбора и хранения твердых бытовых отходов, *г* – территория медицинского учреждения, *д* – территория химического комбината. Условные обозначения см. рис. 1, 2

**Fig. 3.** Share of actinomycete strains sensitive to the test antibiotics and isolated from soils exposed to various types of anthropogenic impact: *a* – a natural grass-herb meadow, *b* – the territory of a plywood plant, *c* – the site of collection and storage of solid waste, *d* – the territory of a medical institution, *e* – the territory of a chemical plant. Symbols: see Figs 1 and 2

Сочетание в оценке антибиотических резистомов двух показателей – изменчивости зон ингибирования роста изолятов антибиотическими препаратами и относительной доли/частоты встречаемости изолятов с чувствительностью к этим же препаратам в выборках равного объема, позволило выявить антибиотики, рези-

стентность к которым среди почвенных бактерий рода *Streptomyces* значимо выше в почвах, подверженных различным видам хозяйственного использования – это налидиксовая кислота (группа хинолонов), амоксициллин (группа  $\beta$ -лактамов) и азитромицин (группа макролидов). Среди почвенных изолятов, полученных с участка сбора ТБО и на территории медицинского учреждения, по сравнению с фоном значимо ( $P < 0.05$ ) выше доля штаммов, резистентных к линкомицину и азитромицину.

Наземные резервуары устойчивости к антибиотикам традиционно связаны с антропогенной деятельностью, такой как внесение навоза и твердых бытовых отходов, орошение сточными водами или применение антибиотических соединений в растениеводстве и ветеринарии (Сазыкин и др., 2021). Все это способствует накоплению в почвах антибиотических соединений в остаточных концентрациях, которые служат селективным фоном к направленному отбору устойчивых бактерий и генов антибиотикорезистентности, способствуя эволюции существующих и появлению новых детерминант устойчивости (Berglund, 2015). Но влияние экологического состояния почвы на природные резистомы не ограничивается лишь антибиотиками. Многие исследования показали, что антибиотики и тяжелые металлы, как экологические токсиканты, сталкиваясь в клетках с одними и теми же мишенями, инициируют путь к апоптозу или же, напротив, способствуют эволюционному развитию одних и тех же механизмов устойчивости в результате коселекции соответствующих детерминант резистентности (Kozhevin et al., 2013; Seiler, Berendonk, 2012). Из литературы известно, что распространению устойчивости в почвенных популяциях микроорганизмов способствуют также многие другие поллютанты (Ажогина и др., 2020), в их числе ароматические углеводороды (Sun et al., 2015), пестициды (Ramakrishnan et al., 2019), микропластик (Lu et al., 2020) и пр., суммарное влияние которых на природный резистом в условиях *in situ* сложно разграничить. Оценка антибиотикоустойчивости природных изолятов актинобактерий с использованием двух предложенных показателей позволит своевременно выявлять изменения почвенных резистомов, обусловленные комплексом загрязняющих веществ, в зависимости от вида антропогенного воздействия.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В связи с угрожающими темпами глобального распространения устойчивости патогенов к антимикробным препаратам, в частности, антибиотикам, гены антибиотикорезистентности рассматриваются в настоящее время как новый класс антропогенных биологических поллютантов, которые способны накапливаться в окружающей среде. Природным резервуаром антибиотикорезистентности является почва, где посредством мобильных генетических элементов может осуществляться горизонтальный перенос генов в клинически значимые патогенные виды, что создает риски для эффективности антибиотиков как лекарственных средств. Использование двух предложенных в работе показателей – изменчивости зон ингибирования роста антибиотиками и относительной доли / частоты встречаемости природных изолятов с чувствительностью к этим же препаратам в выборках равного объема, позволило выявить изменения почвенных резистомов в почвах, подвер-

женных разным видам хозяйственной деятельности. В результате исследований, выполненных на индикаторной группе почвенных актиномицетов, определены группы антибиотиков – хинолоны и  $\beta$ -лактамы – устойчивость к которым у природных изолятов значимо выше, чем у изолятов из почвы фоновой территории, если они получены из почв, подверженных разным видам хозяйственной деятельности.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ажогова Т. Н., Скугорева С. Г., Аль-Раммахи А. А. К., Гненная Н. В., Сазыкина М. А., Сазыкин И. С. Влияние поллютантов на распространение генов устойчивости к антибиотикам в окружающей среде // Теоретическая и прикладная экология. 2020. № 3. С. 6 – 14. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2020-3-006-014>

Гаузе Г. Ф., Преображенская Т. П., Свешикова М. А., Терехова Л. П., Максимова Т. С. Определитель актиномицетов. Роды *Streptomyces*, *Streptovorticillium*, *Chainia*. М.: Наука, 1983. 248 с.

Добровольская Т. Г., Головченко А. В., Лысак Л. В., Зенова Г. М. Физикохимия и биология торфа. Методы оценки численности и разнообразия бактериальных и актиномицетных комплексов торфяных почв. Томск: Издательство ТГПУ, 2010. 97 с.

Завьялова Н. Е., Широких И. Г., Васбиева М. Т., Фомин Д. С. Влияние различных типов землепользования на прокариотные сообщества и стабилизацию органического вещества дерново-подзолистой почвы // Почвоведение. 2021. № 2. С. 232 – 239. <https://doi.org/10.31857/S0032180X21020167>

Зверева В. В., Бойченко М. Н. Медицинская микробиология, вирусология и иммунология: в 2 т. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2010. Т. 1. 448 с.

Звягинцев Д. Г., Зенова Г. М. Экология актиномицетов. М.: ГЕОС, 2001. 256 с.

Сазыкин И. С., Хмелевцова Л. Е., Селиверстова Е. Ю., Сазыкина М. А. Влияние антибиотиков, используемых в животноводстве, на распространение лекарственной устойчивости бактерий (обзор) // Прикладная биохимия и микробиология. 2021. Т. 57, № 1. С. 24 – 35. <https://doi.org/10.31857/S0555109921010335>

Определитель бактерий Берджи: в 2 т. / под ред. Дж. Хоулт, Н. Криг, П. Снит, Дж. Стейли, С. С. Уилльямс. М.: Мир, 1997. Т. 2. 800 с.

Широких И. Г., Соловьева Е. С., Ашихмина Т. Я. Комплексы актиномицетов в почвах промышленной и селитебной зон Кирова // Почвоведение. 2014. № 2. С. 203 – 209. <https://doi.org/10.7868/S0032180X13100122>

Afshinnkoo E., Bhattacharya C., Burguete-García A., Castro-Nallar E., Deng Y., Desnues C., Dias-Neto E., Elhaik E., Iraola G., Jang S. COVID-19 drug practices risk antimicrobial resistance evolution // The Lancet Microbe. 2021. Vol. 2, no. 4. P. 135 – 136. [https://doi.org/10.1016/S2666-5247\(21\)00039-2](https://doi.org/10.1016/S2666-5247(21)00039-2)

Aljeldah M. M. Antimicrobial resistance and its Spread Antimicrobial resistance and its Spread is a global threat // Antibiotics. 2022. Vol. 11, iss. 8. Article number 1082. <https://doi.org/10.3390/antibiotics11081082>

Berg J., Tom-Petersen A., Nybroe O. Copper amendment of agricultural soil selects for bacterial antibiotic resistance in the field // Letters in Applied Microbiology. 2005. Vol. 40, iss. 2. P. 146 – 151. <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2004.01650.x>

Berglund B. Environmental dissemination of antibiotic resistance genes and correlation to anthropogenic contamination with antibiotics // Infection Ecology & Epidemiology. 2015. Vol. 5, iss. 1. Article number 28564. <https://doi.org/10.3402/iee.v5.28564>

Blair J. M., Webber M. A., Baylay A. J., Ogbolu D. O., Piddock L. J. Molecular mechanisms of antibiotic resistance // *Nature Reviews Microbiology*. 2015. Vol. 13, iss. 1. P. 42 – 51. <https://doi.org/10.1038/nrmicro3380>

Cytryn E. The soil resistome: The anthropogenic, the native, and the unknown // *Soil Biology and Biochemistry*. 2013. Vol. 63. P. 18 – 23. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.03.017>

D'Costa V. M., Griffiths E., Wright G. D. Expanding the soil antibiotic resistome: Exploring environmental diversity // *Current Opinion in Microbiology*. 2007. Vol. 10, iss. 5. P. 481 – 489. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2007.08.009>

D'Costa V. M., McGrann K. M., Hughes D. W., Wright G. D. Sampling the antibiotic resistome // *Science*. 2006. Vol. 311, № 5759. P. 374 – 377. <https://doi.org/10.1126/science.1120800>

D'Costa V. M., King C. E., Kalan L., Morar M., Sung W. W., Schwarz C., Froese D., Zazula G., Calmels F., Debruyne R., Golding G. B., Poinar H. N., Wright G. D. Antibiotic resistance is ancient // *Nature*. 2011. Vol. 477, № 7365. P. 457 – 461. <https://doi.org/10.1038/nature10388>

Fatahi-Bafghi M. Antibiotic resistance genes in the Actinobacteria phylum // *European Journal of Clinical Microbiology & Infectious Diseases*. 2019. Vol. 38, iss. 9. P. 1599 – 1624. <https://doi.org/10.1007/s10096-019-03580-5>

Finley R. L., Collignon P., Larsson D. J., McEwen S. A., Li X. Z., Gaze W. H., Topp E. The scourge of antibiotic resistance: The important role of the environment // *Clinical Infectious Diseases*. 2013. Vol. 57, iss. 5. P. 704 – 710. <https://doi.org/10.1093/cid/cit355>

Gaze W. H., Abdousslam N., Hawkey P. M., Wellington E. M. H. Incidence of class 1 integrons in a quaternary ammonium compound-polluted environment // *Antimicrobial Agents and Chemotherapy*. 2005. Vol. 49, iss. 5. P. 1802 – 1807. <https://doi.org/10.1128/AAC.49.5.1802-1807.2005>

Getahun H., Smith I., Trivedi K., Paulin S., Balkhy H. H. Tackling antimicrobial resistance in the COVID-19 pandemic // *Bulletin of the World Health Organization*. 2020. Vol. 98, iss. 7. P. 442 – 442A. <https://doi.org/10.2471/BLT.20.268573>

Hu H. W., Wang J. T., Li J., Li J. J., Ma Y. B., Chen D., He J. Z. Field-based evidence for copper contamination induced changes of antibiotic resistance in agricultural soils // *Environmental Microbiology*. 2016. Vol. 18, iss. 11. P. 3896 – 3909. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13370>

Hu H. W., Wang J. T., Li J., Shi X. Z., Ma Y. B., Chen D., He J. Z. Long-term nickel contamination increases the occurrence of antibiotic resistance genes in agricultural soils // *Environmental Science & Technology*. 2017. Vol. 51, iss. 2. P. 790 – 800. <https://doi.org/10.1021/acs.est.6b03383>

Ikhimiukor O. O., Odih E. E., Donado-Godoy P., Okeke I. N. A bottom-up view of antimicrobial resistance transmission in developing countries // *Nature Microbiology*. 2022. Vol. 7, iss. 6. P. 757 – 765. <https://doi.org/10.1038/s41564-022-01124-w>

Knapp C. W., McCluskey S. M., Singh B. K., Campbell C. D., Hudson G., Graham D. W. L. Antibiotic resistance gene abundances correlate with metal and geochemical conditions in archived Scottish soils // *PLoS ONE*. 2011. Vol. 6, iss. 11. Article number e27300. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0027300>

Kozhevina P. A., Vinogradova K. A., Bulgakova V. G. The soil antibiotic resistome // *Moscow University Soil Science Bulletin*. 2013. Vol. 68, iss. 2. P. 53 – 59. <https://doi.org/10.3103/S014768741302004X>

Liu S., Han Z., Zhu D., Luan X., Deng L., Dong L., Zhang Y. Field-based evidence for the enrichment of intrinsic antibiotic resistome stimulated by plant-derived fertilizer in agricultural soil // *Journal of Environmental Sciences*. 2024. Vol. 135. P. 728 – 740. <https://doi.org/10.1016/j.jes.2022.08.009>

Livermore D. M. Antibiotic resistance during and beyond COVID-19 // *JAC-Antimicrobial Resistance*. 2021. Vol. 3, suppl. 1. P. 5 – 16. <https://doi.org/10.1093/jacamr/dlab109>

*Lu X. M., Lu P. Z., Liu X. P.* Fate and abundance of antibiotic resistance genes on microplastics in facility vegetable soil // *Science of the Total Environment*. 2020. Vol. 709. Article number 136276. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.136276>

*O'Neill J.* Antimicrobial resistance: Tackling a crisis for the health and wealth of nations // *The Review on Antimicrobial Resistance*. 2014. Vol. 20. P. 1 – 16.

*Ramakrishnan B., Venkateswarlu K., Sethunathan N., Megharaj M.* Local applications but global implications: Can pesticides drive microorganisms to develop antimicrobial resistance? // *Science of the Total Environment*. 2019. Vol. 654. P. 177 – 189. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.11.041>

*Ryan M. C., Stucky M., Wakefield C., Melott J. M., Akbani R., Weinstein J. N., Broom B. M.* Interactive clustered heat map builder: An easy web-based tool for creating sophisticated clustered heat maps // *F1000Research*. 2019. Vol. 8. Article number 1750. <https://doi.org/10.12688/f1000research.20590.2>

*Seiler C., Berendonk T. U.* Heavy metal driven co-selection of antibiotic resistance in soil and water bodies impacted by agriculture and aquaculture // *Frontiers in Microbiology*. 2012. Vol. 3. Article number 399. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00399>

*Sun M., Ye M., Wu J., Feng Y., Shen F., Tian D., Liu K., Hu F., Li H., Jiang X., Yang L., Kengara F.* Impact of bioaccessible pyrene on the abundance of antibiotic resistance genes during *Sphingobium* sp.-and sphorolipid-enhanced bioremediation in soil // *Journal of Hazardous Materials*. 2015. Vol. 300. P. 121 – 128. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2015.06.065>

*Walsh F., Duffly B.* The culturable soil antibiotic resistome: A community of multi-drug resistant bacteria // *PloS ONE*. 2013. Vol. 8, iss. 6. Article number e65567. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065567>

*Wright G. D.* Q&A: Antibiotic resistance: Where does it come from and what can we do about it? // *BMC Biology*. 2010. Vol. 8. Article number 123. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-8-123>

## Spread of antibiotic-resistant actinobacteria in soils exposed to various types of anthropogenic impact

I. G. Shirokikh <sup>1, 2✉</sup>, E. A. Gembitskaya <sup>1</sup>, T. Ya. Ashikhmina <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Federal Agrarian Scientific Center of the North-East named after N. V. Rudnitsky  
166a Lenin St., Kirov 610007, Russia

<sup>2</sup> Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of RAS  
28 Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Republic of Komi 167982, Russia

Received: August 8, 2023 / revised: October 3, 2023 / accepted: October 6, 2023 / published: March 20, 2024

**Abstract.** The work investigated the spectra of resistance to a certain set of antibiotics and the frequency of occurrence of resistant strains among typical soil bacteria – actinomycetes. Equal samples of isolates from sod-podzolic soil were used, selected at sites typifying various types of economic activity, namely: the production areas of a plywood factory and a chemical plant, the territory of a medical institution, and a solid waste collection and storage site. A total of 58 isolates with features characteristic of actinomycetes of the genus *Streptomyces* of the sections *Cinereus*, *Helvolo-Flavus* and *Albus* were obtained. It has been established that various types of economic activity lead to specific changes in the antibiotic resistance, which characterizes the soil of a natural grass-grass meadow (back-ground). Isolates with resistance to nalidixic acid, amoxicillin and ceftriaxone were found in the sample taken on the territory of the chemical plant more often than in the soil of the background site. The proportion of strains resistant to nalidixic acid, lincomycin and azithromycin was significantly ( $P < 0.05$ ) higher in the soil samples taken at the MSW collection site and the territory of the medical institution, while those resistant to nalidixic acid and amoxicillin were in the sample from the plywood factory. Groups of antibiotics (quinolones – nalidixic acid, and  $\beta$ -lactams – amoxicillin and ceftriaxone) were identified, the resistance to which in streptomyces isolates from soils involved in economic activity was significantly higher than in soil isolates from the background territory. The data obtained in the work indicate the need to monitor the spread of antibiotic resistance in soils that are not only at risk of accumulation of residual concentrations of antibiotics, but also other consequences of anthropogenic influences.

**Keywords:** sod-podzolic soil, anthropogenic impact, antibacterial drugs, *Streptomyces*, antibiotic resistance

**Funding.** The work was carried out within the framework of the state assignment of the Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences on the theme “Structure and Condition of Components of Anthropogenic Ecosystems of the Southern Taiga Subzone” (state registration in EGISU No. 122040100032-5) and the state assignment of Federal Agrarian Scientific Center of the North-East named after N. V. Rudnitsky (No. FNWE-2022-0005).

*Ethics approval and consent to participate:* This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

*Competing interests:* The authors have declared that no competing interests exist.

---

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Plant and Microorganism Biotechnology, Federal Agrarian Scientific Center of the North-East named after N. V. Rudnitsky, Russia.

*ORCID and e-mail addresses:* Irina G. Shirokikh: <https://orcid.org/0000-0002-3319-2729>, [irgenal@mail.ru](mailto:irgenal@mail.ru); Ekaterina A. Gembitskaya: <https://orcid.org/0009-0000-4091-1237>, [ekgemb@mail.ru](mailto:ekgemb@mail.ru); Tamara Ya. Ashikhmina: <https://orcid.org/0000-0003-4919-0047>, [ecolab2@gmail.com](mailto:ecolab2@gmail.com).



**For citation:** Shirokikh I. G., Gembitskaya E. A., Ashikhmina T. Ya. Spread of antibiotic-resistant actinobacteria in soils exposed to various types of anthropogenic impact. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 1, pp. 98–114 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-98-114>

## REFERENCES

- Azhogina T. N., Skugoreva S. G., Al-Rammahi A. A. K., Gnennaya N. V., Sazykina M. A., Sazykin I. S. Influence of pollutants on the spread of antibiotic resistance genes in the environment. *Theoretical and Applied Ecology*, 2020, no. 3, pp. 6–14 (in Russian). <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2020-3-006-014>
- Gause G. F., Preobrazhenskaya T. P., Sveshnikova M. A., Terekhova L. P., Maksimova T. S. *Opredelitel' aktinomisetov. Rody Streptomyces, Streptovorticillium, Chainia* [The Determinant of Actinomycetes. Genera of *Streptomyces*, *Streptovorticillium*, *Chainia*]. Moscow, Nauka, 1983. 248 p. (in Russian).
- Dobrovolskaya T. G., Golovchenko A. V., Lysak L. V., Zenova G. M. *Fizikokhimiya i biologiya torfa. Metody otsenki chislennosti i raznoobraziya bakterial'nykh i aktinomisetnykh kompleksov torfianyykh pochv* [Physicochemistry and Biology of Peat. Methods for Estimating the Abundance and Diversity of Bacterial and Actinomycete Complexes of Peat Soils]. Tomsk, Tomsk State Pedagogical University Publ., 2010. 97 p. (in Russian).
- Zavyalova N. E., Shirokikh I. G., Vasbieva M. T., Fomin D. S. Influence of different types of land use on prokaryotic communities and organic matter stabilization in soddy-podzolic soil. *Eurasian Soil Science*, 2021, vol. 54, no. 2, pp. 232–239. <https://doi.org/10.1134/S1064229321020162>
- Zvereva V. V., Boychenko M. N. *Meditinskaya mikrobiologiya, virusologiya i immunologiya: v 2 t.* [Medical Microbiology, Virology and Immunology: in 2 vols]. Moscow, GEOTAR-Media, 2010, vol. 1. 448 p. (in Russian).
- Zvyagintsev D. G., Zenova G. M. *Ekologiya aktinomisetov* [Ecology of Actinomycetes]. Moscow, GEOS, 2001. 256 p. (in Russian).
- Sazykin I. S., Khmelevtsova L. E., Seliverstova E. Y., Sazykina M. A. Effect of antibiotics used in animal husbandry on the distribution of bacterial drug resistance (review). *Applied Biochemistry and Microbiology*, 2021, vol. 57, no. 1, pp. 20–30. <https://doi.org/10.1134/S0003683821010166>
- Hoult J., Krieg N., Snit P., Staley J., Williams S. S., eds. *The Determinant of Bergi Bacteria*: in 2 vols. Moscow, Mir, 1997, vol. 2. 800 p. (in Russian).
- Shirokikh I. G., Solov'eva E. S., Ashikhmina T. Y. Actinomycete complexes in soils of industrial and residential zones in the city of Kirov. *Eurasian Soil Science*, 2014, vol. 47, no. 3, pp. 89–95. <https://doi.org/10.1134/S1064229313100062>
- Afshinnkoo E., Bhattacharya C., Burguete-García A., Castro-Nallar E., Deng Y., Desnues C., Dias-Neto E., Elhaik E., Iraola G., Jang S. COVID-19 drug practices risk antimicrobial resistance evolution. *The Lancet Microbe*, 2021, vol. 2, no. 4, pp. 135–136. [https://doi.org/10.1016/S2666-5247\(21\)00039-2](https://doi.org/10.1016/S2666-5247(21)00039-2)
- Aljeldah M. M. Antimicrobial resistance and its Spread Antimicrobial resistance and its Spread is a global threat. *Antibiotics*, 2022, vol. 11, iss. 8, article no. 1082. <https://doi.org/10.3390/antibiotics11081082>
- Berg J., Tom-Petersen A., Nybroe O. Copper amendment of agricultural soil selects for bacterial antibiotic resistance in the field. *Letters in Applied Microbiology*, 2005, vol. 40, iss. 2, pp. 146–151. <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2004.01650.x>
- Berglund B. Environmental dissemination of antibiotic resistance genes and correlation to anthropogenic contamination with antibiotics. *Infection Ecology & Epidemiology*, 2015, vol. 5, iss. 1, article no. 28564. <https://doi.org/10.3402/iee.v5.28564>

Blair J. M., Webber M. A., Baylay A. J., Ogbolu D. O., Piddock L. J. Molecular mechanisms of antibiotic resistance. *Nature Reviews Microbiology*, 2015, vol. 13, iss. 1, pp. 42–51. <https://doi.org/10.1038/nrmicro3380>

Cytryn E. The soil resistome: The anthropogenic, the native, and the unknown. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, vol. 63, pp. 18–23. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.03.017>

D'Costa V. M., Griffiths E., Wright G. D. Expanding the soil antibiotic resistome: Exploring environmental diversity. *Current Opinion in Microbiology*, 2007, vol. 10, iss. 5, pp. 481–489. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2007.08.009>

D'Costa V. M., McGrann K. M., Hughes D. W., Wright G. D. Sampling the antibiotic resistome. *Science*, 2006, vol. 311, no. 5759, pp. 374–377. <https://doi.org/10.1126/science.1120800>

D'Costa V. M., King C. E., Kalan L., Morar M., Sung W. W., Schwarz C., Froese D., Zazula G., Calmels F., Debruyne R., Golding G. B., Poinar H. N., Wright G. D. Antibiotic resistance is ancient. *Nature*, 2011, vol. 477, no. 7365, pp. 457–461. <https://doi.org/10.1038/nature10388>

Fatahi-Bafghi M. Antibiotic resistance genes in the Actinobacteria phylum. *European Journal of Clinical Microbiology & Infectious Diseases*, 2019, vol. 38, iss. 9, pp. 1599–1624. <https://doi.org/10.1007/s10096-019-03580-5>

Finley R. L., Collignon P., Larsson D. J., McEwen S. A., Li X. Z., Gaze W. H., Topp E. The scourge of antibiotic resistance: The important role of the environment. *Clinical Infectious Diseases*, 2013, vol. 57, iss. 5, pp. 704–710. <https://doi.org/10.1093/cid/cit355>

Gaze W. H., Abdouslam N., Hawkey P. M., Wellington E. M. H. Incidence of class 1 integrons in a quaternary ammonium compound-polluted environment. *Antimicrobial Agents and Chemotherapy*, 2005, vol. 49, iss. 5, pp. 1802–1807. <https://doi.org/10.1128/AAC.49.5.1802-1807.2005>

Getahun H., Smith I., Trivedi K., Paulin S., Balkhy H. H. Tackling antimicrobial resistance in the COVID-19 pandemic. *Bulletin of the World Health Organization*, 2020, vol. 98, iss. 7, pp. 442–442A. <https://doi.org/10.2471/BLT.20.268573>

Hu H. W., Wang J. T., Li J., Li J. J., Ma Y. B., Chen D., He J. Z. Field-based evidence for copper contamination induced changes of antibiotic resistance in agricultural soils. *Environmental Microbiology*, 2016, vol. 18, iss. 11, pp. 3896–3909. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13370>

Hu H. W., Wang J. T., Li J., Shi X. Z., Ma Y. B., Chen D., He J. Z. Long-term nickel contamination increases the occurrence of antibiotic resistance genes in agricultural soils. *Environmental Science & Technology*, 2017, vol. 51, iss. 2, pp. 790–800. <https://doi.org/10.1021/acs.est.6b03383>

Ikhimiukor O. O., Odih E. E., Donado-Godoy P., Okeke I. N. A bottom-up view of antimicrobial resistance transmission in developing countries. *Nature Microbiology*, 2022, vol. 7, iss. 6, pp. 757–765. <https://doi.org/10.1038/s41564-022-01124-w>

Knapp C. W., McCluskey S. M., Singh B. K., Campbell C. D., Hudson G., Graham D. W. L. Antibiotic resistance gene abundances correlate with metal and geochemical conditions in archived Scottish soils. *PLoS ONE*, 2011, vol. 6, iss. 11, article no. e27300. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0027300>

Kozhevnikov P. A., Vinogradova K. A., Bulgakova V. G. The soil antibiotic resistome. *Moscow University Soil Science Bulletin*, 2013, vol. 68, iss. 2, pp. 53–59. <https://doi.org/10.3103/S014768741302004X>

Liu S., Han Z., Zhu D., Luan X., Deng L., Dong L., Zhang Y. Field-based evidence for the enrichment of intrinsic antibiotic resistome stimulated by plant-derived fertilizer in agricultural soil. *Journal of Environmental Sciences*, 2024, vol. 135, pp. 728–740. <https://doi.org/10.1016/j.jes.2022.08.009>

Livermore D. M. Antibiotic resistance during and beyond COVID-19. *JAC-Antimicrobial Resistance*, 2021, vol. 3, suppl. 1, pp. 5–16. <https://doi.org/10.1093/jacamr/dlab109>

Lu X. M., Lu P. Z., Liu X. P. Fate and abundance of antibiotic resistance genes on microplastics in facility vegetable soil. *Science of the Total Environment*, 2020, vol. 709, article no. 136276. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.136276>

O'Neill J. Antimicrobial resistance: Tackling a crisis for the health and wealth of nations. *The Review on Antimicrobial Resistance*, 2014, vol. 20, pp. 1–16.

Ramakrishnan B., Venkateswarlu K., Sethunathan N., Megharaj M. Local applications but global implications: Can pesticides drive microorganisms to develop antimicrobial resistance? *Science of the Total Environment*, 2019, vol. 654, pp. 177–189. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.11.041>

Ryan M. C., Stucky M., Wakefield C., Melott J. M., Akbani R., Weinstein J. N., Broom B. M. Interactive clustered heat map builder: An easy web-based tool for creating sophisticated clustered heat maps. *F1000Research*, 2019, vol. 8, article no. 1750. <https://doi.org/10.12688/f1000research.20590.2>

Seiler C., Berendonk T. U. Heavy metal driven co-selection of antibiotic resistance in soil and water bodies impacted by agriculture and aquaculture. *Frontiers in Microbiology*, 2012, vol. 3, article no. 399. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00399>

Sun M., Ye M., Wu J., Feng Y., Shen F., Tian D., Liu K., Hu F., Li H., Jiang X., Yang L., Kengara F. Impact of bioaccessible pyrene on the abundance of antibiotic resistance genes during *Sphingobium* sp.-and sphorolipid-enhanced bioremediation in soil. *Journal of Hazardous Materials*, 2015, vol. 300, pp. 121–128. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2015.06.065>

Walsh F., Duffy B. The culturable soil antibiotic resistome: A community of multi-drug resistant bacteria. *PLoS ONE*, 2013, vol. 8, iss. 6, article no. e65567. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065567>

Wright G. D. Q&A: Antibiotic resistance: Where does it come from and what can we do about it? *BMC Biology*, 2010, vol. 8, article no. 123. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-8-123>

## СОДЕРЖАНИЕ ЖУРНАЛА за 2023 г.

### № 1

Бобрецов А. В., Петров А. Н., Королев А. Н., Быховец Н. М. Равнозубая бурозубка ( <i>Sorex isodon</i> , Eulipotyphla) на Северо-Востоке европейской части России: распространение, местообитания и численность .....	3
Воробьев К. В., Чусов А. Н., Политаева Н. А., Щур А. В. Оценка качества воздуха помещений на полигонах твердых коммунальных отходов по микробному загрязнению и способ его очистки .....	20
Жуйкова Т. В., Мелинг Э. В., Попова А. С. Групповая изменчивость морфологических признаков листа <i>Betula pendula</i> Roth (Betulaceae, Magnoliopsida) в градиентах погодных условий и техногенной трансформации почв .....	37
Кондратенков И. А., Опарин М. Л., Опарина О. С. Определение экологической плотности некоторых видов охотничьих животных по данным зимних маршрутных учетов .....	58
Романова Е. Б., Луконина С. А., Рябинина Е. С., Плотникова В. Д. Эколого-физиологический анализ иммунных реакций <i>Pelophylax ridibundus</i> и <i>P. lessonae</i> (Amphibia: Ranidae) антропогенно-трансформированных территорий .....	77

### КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Преображенская Е. С., Амосов П. Н. Дубровник <i>Ocyris aureolus</i> (Pallas, 1773) (Aves, Passeriformes) на севере Европейской России .....	97
Сырчина Н. В., Пилип Л. В., Колеватых Е. П., Ашихмина Т. Я., Кузнецов Д. А. Влияние гипохлорита натрия на микробиоту и запахи навозных стоков .....	107
Содержание журнала за 2022 г. ....	117
Авторский указатель за 2022 г. ....	121
Правила для авторов .....	123

### № 2

Домбровская Я. В., Онаев А. С. Организация пения желтоспинной мухоловки ( <i>Ficedula zanthopygia</i> , Muscicapidae, Aves) .....	131
Ерофеева Е. В., Суркова Ю. Е., Шубкина А. В. Современные родентициды и нецелевые виды ...	148
Nguyen T. T. N., Tong T. H. Assessment of lands for cassava ( <i>Manihot esculenta</i> Crantz; Euphorbiaceae, Magnoliopsida) cultivation using the AHP-GIS-Remote Sensing technique [Нгуен Т. Т. Н., Тонг Т. Х. Оценка земель для выращивания маниоки ( <i>Manihot esculenta</i> Crantz; Euphorbiaceae, Magnoliopsida) с использованием метода анализа иерархий, ГИС и дистанционного зондирования] .....	179
Нижельский М. С., Казеев К. Ш., Вилкова В. В., Федоренко А. Н., Колесников С. И. Токсичность дыма для биоты и биологической активности почв при моделировании пожаров .....	196
Рахуба А. В., Шерышева Н. Г. Влияние гидродинамических условий на распределение бактериобентоса в верхнем бьефе Жигулевской ГЭС Куйбышевского водохранилища .....	214
Стариков В. П., Кравченко В. Н., Володина О. Ю. Размножение и структура популяции полёвки-экономки <i>Alexandromys oeconomus</i> Pallas, 1776 (Cricetidae, Rodentia) в Южном Зауралье ...	229
Щемелинина Т. Н., Анчугова Е. М. Комплексная биотехнология очистки нефтезагрязнённой почвы .....	246

### № 3

Беликов А. С., Болдырев В. А., Седова О. В., Торгашкова О. Н. Структура сообществ макрофитов малых рек города Саратова в условиях антропогенной нагрузки .....	259
--	-----

Бонина О. М., Ефремова Е. А., Удальцов Е. А., Зубарева И. М., Борцова М. С. Описторхиды в урбоэкосистеме Новосибирска .....	274
Кондракова К. Д. Сравнительный анализ поведения серого журавля ( <i>Grus grus</i> ) и красавки ( <i>Anthropoides virgo</i> ) (Gruidae, Aves) в предмиграционный период .....	290
Олькова А. С., Медведева Е. В. Обработка видеозаписей <i>Daphnia magna</i> Straus (Cladocera, Crustacea) как основа автоматизированных методов биотестирования .....	301
Опарина А. М., Политаева Н. А., Ильин И. В. Глобальные перспективы перехода на зеленую энергетику в Саратовской области .....	314
Пархоменко А. С., Кондратьева А. О., Богослов А. В., Шилова И. В., Кашин А. С. Морфологическая изменчивость в популяциях таксонов <i>Chondrilla</i> (Asteraceae, Magnoliophyta) в Европейской России и на прилегающих территориях .....	331
Плешакова Е. В., Глинская Е. В., Коробейникова А. С., Голубев Д. М., Шеуджен А. Ш., Решетников М. В. Микробиологическая оценка состояния городских почв нефтегазоносного региона (на примере территории Когалыма) .....	352

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Кидов А. А., Иванов А. А., Иволга Р. А., Кондратова Т. Э., Кидова Е. А. Возрастная структура популяции восточной веретеницы – <i>Anguis colchica orientalis</i> (Reptilia, Anguidae) в Талышских горах .....	374
--	-----

## № 4

Баскевич М. И., Хляп Л. А., Богданов А. С. Мышовка Штранда <i>Sicista strandi</i> (Rodentia, Dipodidae) на юго-западной периферии ареала вида: генетические и экологические аспекты .....	385
Дрозденко Т. В., Медянкина М. В., Антал Т. К. Оценка показателей развития фитопланктона и качества воды Чудско-Псковского озера в современных условиях .....	404
Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Мониторинг популяции <i>Cypripedium guttatum</i> (Orchidaceae, Liliopsida) на северной границе ареала (Республика Коми, Европейская Россия) .....	420
Кондратенков И. А. Возможность определения необходимой протяженности учетных маршрутов ЗМУ на основании площади охотничьих угодий .....	437
Опарина О. С., Опарин М. Л., Мамаев А. Б., Опарина А. М. Численность и демографическая структура популяции дрофы ( <i>Otis tarda</i> ) (Otidae, Aves) на токовых участках в саратовском и волгоградском Заволжье .....	454
Сырчина Н. В., Пилип Л. В., Колеватых Е. П., Ашихмина Т. Я. Влияние различных способов обработки на численность бактерий рода <i>Clostridium</i> (Clostridia, Bacteria) в побочных продуктах животноводства .....	466
Феоктистова Н. Ю., Мецкерский И. Г., Кацман Е. А., Мецкерский С. И., Гуреева А. В., Куприянов В. П., Богомолов П. Л., Кропоткина М. В., Давыдов И. Д., Леонов А. Г., Суров А. В. Генетическая дифференциация внутри двух крупных филогрупп обыкновенного хомяка ( <i>Cricetus cricetus</i> ) (Cricetidae, Rodentia), граница между ними и численность популяций .....	481

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Арушанян Г. С., Шелоп В. В., Смирнова Е. Б. Состояние ценопопуляций редких растений урочища «Большие мочажины» в Балашовском районе Саратовской области .....	498
---	-----

## TABLE OF CONTENTS 2023

## No. 1

<i>Bobretsov A. V., Petrov A. N., Korolev A. N., Bykhovets N. M.</i> Taiga shrew ( <i>Sorex isodon</i> , Eulipotyphla) in the North-East of the European Russia: Distribution, habitats and abundance .....	3
<i>Vorobyev K. V., Chusov A. N., Politaeva N. A., Shchur A. V.</i> Indoor air quality assessment on polygons for solid municipal waste for microbial contamination and a method of its cleaning .....	20
<i>Zhuikova T. V., Meling E. V., Popova A. S.</i> Group variability of the morphological features of the leaf of <i>Betula pendula</i> Roth (Betulaceae, Magnoliopsida) in the gradient of weather conditions and technogenic soil transformation .....	37
<i>Kondratenkov I. A., Oparin M. L., Oparina O. S.</i> Estimation of the ecological density of some species of hunting animals according to winter route censuses .....	58
<i>Romanova E. B., Lukonina S. A., Ryabinina E. S., Plotnikova V. D.</i> Ecological and physiological analysis of immune reactions of <i>Pelophylax ridibundus</i> and <i>P. lessonae</i> (Amphibia: Ranidae) in anthropogenously transformed territories .....	77

## SHORT COMMUNICATIONS

<i>Preobrazhenskaia E. S., Amosov P. N.</i> Yellow-breasted bunting <i>Ocyris aureolus</i> (Pallas, 1773) (Aves, Passeriformes) in the Northern European Russia .....	97
<i>Syrchina N. V., Pilip L. V., Kolevatykh E. P., Ashikhmina T. Ya., Kuznetsov D. A.</i> Effect of sodium hypochlorite on the microbiota and odor of manure effluents .....	107
<i>Table of Contents 2022</i> .....	117
<i>Authors Index 2022</i> .....	121
<i>Rules for Authors</i> .....	123

## No. 2

<i>Dombrovskaya Y. V., Opaev A. S.</i> Organization of song of the Yellow-rumped flycatcher ( <i>Ficedula zanthopygia</i> , Muscicapidae, Aves) .....	131
<i>Erofeeva E. V., Surkova Ju. E., Shubkina A. V.</i> Modern rodenticides and non-target species .....	148
<i>Nguyen T. T. N., Tong T. H.</i> Assessment of lands for cassava ( <i>Manihot esculenta</i> Crantz; Euphorbiaceae, Magnoliopsida) cultivation using the AHP-GIS-Remote Sensing technique .....	179
<i>Nizhelskiy M. S., Kazeev K. Sh., Vilkova V. V., Fedorenko A. N., Kolesnikov S. I.</i> Smoke toxicity to the biota and the biological activity of soils when modeling fires .....	196
<i>Rakhuba A. V., Sherysheva N. G.</i> Influence of hydrodynamic conditions on the bacteriobenthos distribution in the upper reaches of the Zhiguli hydroelectric power station of the Kuibyshev reservoir ..	214
<i>Starikov V. P., Kravchenko V. N., Volodina O. Yu.</i> Breeding and population structure of the root vole <i>Alexandromys oeconomicus</i> Pallas, 1776 (Cricetidae, Rodentia) in the Southern Trans-Urals region ...	229
<i>Shchemelinina T. N., Anchugova E. M.</i> Integrated biotechnology for oil-polluted soil cleanup ....	246

## No. 3

<i>Belikov A. S., Boldyrev V. A., Sedova O. V., Torgashkova O. N.</i> Structure of the macrophyte communities of small rivers in Saratov under anthropogenic load .....	259
<i>Bonina O. M., Efremova E. A., Udaltsov E. A., Zubareva I. M., Bortsova M. S.</i> Opisthokonts in the Novosibirsk urbocoecosystem .....	274
<i>Kondrakova K. D.</i> Comparative analysis of the behavior of the Common crane ( <i>Grus grus</i> ) and Demoiselle crane ( <i>Anthropoides virgo</i> ) (Gruidae, Aves) during their pre-migration period .....	290
<i>Olkova A. S., Medvedeva E. V.</i> Video image processing of <i>Daphnia magna</i> Straus (Cladocera, Crustacea) as a basis for automated biotesting methods .....	301

<i>Oparina A. M., Politaeva N. A., Illin I. V.</i> Global perspectives of transition to green energy generation in the Saratov region .....	314
<i>Parkhomenko A. S., Kondratieva A. O., Bogoslov A. V., Shilova I. V., Kashin A. S.</i> Morphological variability in <i>Chondrilla</i> taxon populations in European Russia and adjacent territories .....	331
<i>Pleshakova Y. V., Glinskaya E. V., Korobeinikova A. S., Golubev D. M., Sheudzhen A. Sh., Reshetnikov M. V.</i> Microbiological assessment of the state of urban soils of the oil and gas region on the example of the territory of Kogalym .....	352

## SHORT COMMUNICATIONS

<i>Kidov A. A., Ivanov A. A., Ivolga R. A., Kondratova T. E., Kidova E. A.</i> Age structure of the population of <i>Anguis colchica orientalis</i> (Reptilia, Anguinae) in the Talysh Mountains .....	374
--	-----

## No. 4

<i>Baskevich M. I., Khlyap L. A., Bogdanov A. S.</i> Strand's mouse <i>Sicista strandi</i> (Rodentia, Dipodidae) on the southwestern periphery of its range: Genetic and environmental aspects .....	385
<i>Drozdenko T. V., Medyankina M. V., Antal T. K.</i> Estimation of indicators of phytoplankton development and water quality of the Peipus-Pskov Lake in modern conditions .....	404
<i>Kirillova I. A., Kirillov D. V.</i> Monitoring of a <i>Cypripedium guttatum</i> (Orchidaceae, Liliopsida) population on the northern border of its distribution range (Komi Republic, European Russia) .....	420
<i>Kondratenkov I. A.</i> Possibility to determine the necessary length of WRC survey routes based on the area of hunting grounds .....	437
<i>Oparina O. S., Oparin M. L., Mamaev A. B., Oparina A. M.</i> Abundance and demographic structure of the great bustard ( <i>Otis tarda</i> ) (Otididae, Aves) population at lek areas in the Saratov and Volgograd Trans-Volga region .....	454
<i>Syrchina N. V., Pilip L. V., Kolevatykh E. P., Ashikhmina T. Ya.</i> Effect of various processing methods on the numbers of <i>Clostridium</i> (Clostridia, Bacteria) in animal by-products .....	466
<i>Feoktistova N. Yu., Meschersky I. G., Katsman E. A., Meschersky S. I., Gureeva A. V., Kupriyanov V. P., Bogomolov P. L., Kropotkina M. V., Davydov I. D., Leonov A. G., Surov A. V.</i> Genetic differentiation within two large phylogroups of the common hamster ( <i>Cricetus cricetus</i> ) (Cricetidae, Rodentia), the boundary between them, and the population abundance .....	481

## SHORT COMMUNICATIONS

<i>Arushanyan H. S., Shelop V. V., Smirnova E. B.</i> Status of rare plant cenopopulations of the tract "Bolshiye Mochazhiny" in Balashov district, Saratov region .....	498
--	-----

**АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ за 2023 г.**

- Амосов П. Н. № 1, с. 97  
 Антал Т. К. № 4, с. 404  
 Анчугова Е. М. № 2, с. 246  
 Арушанян Г. С. № 4, с. 498  
 Ашихмина Т. Я. № 1, с. 107; № 4, с. 466  
 Баскевич М. И. № 4, с. 385  
 Беликов А. С. № 3, с. 259  
 Бобрецов А. В. № 1, с. 3  
 Богданов А. С. № 4, с. 385  
 Богомолов П. Л. № 4, с. 481  
 Богослов А. В. № 3, с. 331  
 Болдырев В. А. № 3, с. 259  
 Бонина О. М. № 3, с. 274  
 Борцова М. С. № 3, с. 274  
 Быхолец Н. М. № 1, с. 3  
 Вилкова В. В. № 2, с. 196  
 Володина О. Ю. № 2, с. 229  
 Воробьев К. В. № 1, с. 20  
 Глинская Е. В. № 3, с. 352  
 Голубев Д. М. № 3, с. 352  
 Гуреева А. В. № 4, с. 481  
 Давыдов И. Д. № 4, с. 481  
 Домбровская Я. В. № 2, с. 131  
 Дрозденко Т. В. № 4, с. 404  
 Ерофеева Е. В. № 2, с. 148  
 Ефремова Е. А. № 3, с. 274  
 Жуйкова Т. В. № 1, с. 37  
 Зубарева И. М. № 3, с. 274  
 Иванов А. А. № 3, с. 374  
 Иволга Р. А. № 3, с. 374  
 Ильин И. В. № 3, с. 314  
 Казеев К. Ш. № 2, с. 196  
 Кацман Е. А. № 4, с. 481  
 Кашин А. С. № 3, с. 331  
 Кидов А. А. № 3, с. 374  
 Кидова Е. А. № 3, с. 374  
 Кириллов Д. В. № 4, с. 420  
 Кириллова И. А. № 4, с. 420  
 Колеватых Е. П. № 1, с. 107; № 4, с. 466  
 Колесников С. И. № 2, с. 196  
 Кондракова К. Д. № 3, с. 290  
 Кондратенков И. А. № 1, с. 58; № 4, с. 437  
 Кондратова Т. Э. № 3, с. 374  
 Кондратьева А. О. № 3, с. 331  
 Коробейникова А. С. № 3, с. 352  
 Королев А. Н. № 1, с. 3  
 Кравченко В. Н. № 2, с. 229  
 Кропоткина М. В. № 4, с. 481  
 Кузнецов Д. А. № 1, с. 107  
 Куприянов В. П. № 4, с. 481  
 Леонов А. Г. № 4, с. 481  
 Луконина С. А. № 1, с. 77  
 Мамаев А. Б. № 4, с. 454  
 Медведева Е. В. № 3, с. 301  
 Медянкина М. В. № 4, с. 404  
 Мелинг Э. В. № 1, с. 37  
 Мещерский И. Г. № 4, с. 481  
 Мещерский С. И. № 4, с. 481  
 Нгуен Т. Т. Н. № 2, с. 179  
 Нижельский М. С. № 2, с. 196  
 Олькова А. С. № 3, с. 301  
 Опаев А. С. № 2, с. 131  
 Опарин М. Л. № 1, с. 58; № 4, с. 454  
 Опарина А. М. № 3, с. 314; № 4, с. 454  
 Опарина О. С. № 1, с. 58; № 4, с. 454  
 Пархоменко А. С. № 3, с. 331  
 Петров А. Н. № 1, с. 3  
 Пилип Л. В. № 1, с. 107; № 4, с. 466  
 Плешакова Е. В. № 3, с. 352  
 Плотнокова В. Д. № 1, с. 77  
 Политаева Н. А. № 1, с. 20; № 3, с. 314  
 Попова А. С. № 1, с. 37  
 Преображенская Е. С. № 1, с. 97  
 Рахуба А. В. № 2, с. 214  
 Решетников М. В. № 3, с. 352  
 Романова Е. Б. № 1, с. 77  
 Рябинина Е. С. № 1, с. 77  
 Седова О. В. № 3, с. 259  
 Смирнова Е. Б. № 4, с. 498  
 Стариков В. П. № 2, с. 229  
 Суркова Ю. Е. № 2, с. 148  
 Суров А. В. № 4, с. 481  
 Сырчина Н. В. № 1, с. 107; № 4, с. 466  
 Тонг Т. Х. № 2, с. 179  
 Торгашкова О. Н. № 3, с. 259  
 Удальцов Е. А. № 3, с. 274  
 Федоренко А. Н. № 2, с. 196  
 Феоктистова Н. Ю. № 4, с. 481  
 Хляп Л. А. № 4, с. 385  
 Чусов А. Н. № 1, с. 20  
 Шелоп В. В. № 4, с. 498  
 Шерышева Н. Г. № 2, с. 214  
 Шеуджен А. Ш. № 3, с. 352  
 Шилова И. В. № 3, с. 331  
 Шубкина А. В. № 2, с. 148  
 Щемелинина Т. Н. № 2, с. 246  
 Щур А. В. № 1, с. 20



# AUTHORS INDEX 2023

- Amosov P. N. no. 1, p. 97  
 Anchugova E. M. no. 2, p. 246  
 Antal T. K. no. 4, p. 404  
 Arushanyan H. S. no. 4, p. 498  
 Ashikhmina T. Ya. no. 1, p. 107; no. 4, p. 466  
 Baskevich M. I. no. 4, p. 385  
 Belikov A. S. no. 3, p. 259  
 Bobretsov A. V. no. 1, p. 3  
 Bogdanov A. S. no. 4, p. 385  
 Bogomolov P. L. no. 4, p. 481  
 Bogoslov A. V. no. 3, p. 331  
 Boldyrev V. A. no. 3, p. 259  
 Bonina O. M. no. 3, p. 274  
 Bortsova M. S. no. 3, p. 274  
 Bykhovets N. M. no. 1, p. 3  
 Chusov A. N. no. 1, p. 20  
 Davydov I. D. no. 4, p. 481  
 Dombrovskaya Y. V. no. 2, p. 131  
 Drozdenko T. V. no. 4, p. 404  
 Efremova E. A. no. 3, p. 274  
 Erofeeva E. V. no. 2, p. 148  
 Fedorenko A. N. no. 2, p. 196  
 Feoktistova N. Yu. no. 4, p. 481  
 Glinskaya E. V. no. 3, p. 352  
 Golubev D. M. no. 3, p. 352  
 Gureeva A. V. no. 4, p. 481  
 Illin I. V. no. 3, p. 314  
 Ivanov A. A. no. 3, p. 374  
 Ivolga R. A. no. 3, p. 374  
 Kashin A. S. no. 3, p. 331  
 Katsman E. A. no. 4, p. 481  
 Kazeev K. Sh. no. 2, p. 196  
 Khlyap L. A. no. 4, p. 385  
 Kidov A. A. no. 3, p. 374  
 Kidova E. A. no. 3, p. 374  
 Kirillov D. V. no. 4, p. 420  
 Kirillova I. A. no. 4, p. 420  
 Kolesnikov S. I. no. 2, p. 196  
 Kolevatykh E. P. no. 1, p. 107; no. 4, p. 466  
 Kondrakova K. D. no. 3, p. 290  
 Kondratenkov I. A. no. 1, p. 58; no. 4, p. 437  
 Kondratieva O. O. no. 3, p. 331  
 Kondratova T. E. no. 3, p. 374  
 Korobeinikova A. S. no. 3, p. 352  
 Korolev A. N. no. 1, p. 3  
 Kravchenko V. N. no. 2, p. 229  
 Kropotkina M. V. no. 4, p. 481  
 Kupriyanov V. P. no. 4, p. 481  
 Kuznetsov D. A. no. 1, p. 107  
 Leonov A. G. no. 4, p. 481  
 Lukonina S. A. no. 1, p. 77  
 Mamaev A. B. no. 4, p. 454  
 Medvedeva E. V. no. 3, p. 301  
 Medyankina M. V. no. 4, p. 404  
 Meling E. V. no. 1, p. 37  
 Meschersky I. G. no. 4, p. 481  
 Meschersky S. I. no. 4, p. 481  
 Nguyen T. T. N. no. 2, p. 179  
 Nizhelskiy M. S. no. 2, p. 196  
 Olkova A. S. no. 3, p. 301  
 Opaev A. S. no. 2, p. 131  
 Oparin M. L. no. 1, p. 58; no. 4, p. 454  
 Oparina A. M. no. 3, p. 314; no. 4, p. 454  
 Oparina O. S. no. 1, p. 58; no. 4, p. 454  
 Parkhomenko A. S. no. 3, p. 331  
 Petrov A. N. no. 1, p. 3  
 Pilip L. V. no. 1, p. 107; no. 4, p. 466  
 Pleshakova Y. V. no. 3, p. 352  
 Plotnikova V. D. no. 1, p. 77  
 Politaeva N. A. no. 1, p. 20; no. 3, p. 314  
 Popova A. S. no. 1, p. 37  
 Preobrazhenskaia E. S. no. 1, p. 97  
 Rakhuba A. V. no. 2, p. 214  
 Reshetnikov M. V. no. 3, p. 352  
 Romanova E. B. no. 1, p. 77  
 Ryabinina E. S. no. 1, p. 77  
 Sedova O. V. no. 3, p. 259  
 Shchemelinina T. N. no. 2, p. 246  
 Shchur A. V. no. 1, p. 20  
 Shelop V. V. no. 4, p. 498  
 Sherysheva N. G. no. 2, p. 214  
 Sheudzhchen A. Sh. no. 3, p. 352  
 Shilova I. V. no. 3, p. 331  
 Shubkina A. V. no. 2, p. 148  
 Smirnova E. B. no. 4, p. 498  
 Starikov V. P. no. 2, p. 229  
 Surkova Ju. E. no. 2, p. 148  
 Surov A. V. no. 4, p. 481  
 Syrchina N. V. no. 1, p. 107; no. 4, p. 466  
 Tong T. H. no. 2, p. 179  
 Torgashkova O. N. no. 3, p. 259  
 Udaltsov E. A. no. 3, p. 274  
 Vilкова V. V. no. 2, p. 196  
 Volodina O. Yu. no. 2, p. 229  
 Vorobyev K. V. no. 1, p. 20  
 Zhuikova T. V. no. 1, p. 37  
 Zubareva I. M. no. 3, p. 274

## ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

### 1. Общие положения

1.1. «Поволжский экологический журнал» выходит четыре раза в год и публикует оригинальные статьи, являющиеся результатом научных исследований в различных областях экологии организмов, включая экологию экосистем, сообществ, популяций, природоохранную экологию и эволюционную экологию, краткие сообщения и рецензии, а также хронику и информацию на русском и английском языках. Приоритет отдается оригинальным научным статьям, основанным на явно сформулированных гипотезах, проверенных современными статистическими методами. Журнал также может публиковать обзорные статьи ведущих специалистов по приоритетным направлениям экологии по предварительному согласованию с редколлегией журнала.

Нежелательно представление к публикации материалов феноменологического характера (находки видов, однолетние исследования сообществ и популяций, инвентаризационные (например, состав флоры и фауны) и описательные рукописи статей, не содержащие принципиально новых воспроизводимых экологических результатов).

Опубликованные материалы, а также материалы, представленные для публикации в других журналах, к рассмотрению не принимаются. Статьи, содержащие элементы плагиата и самоплагиата, автоматически снимаются с рассмотрения.

1.2. Полные статьи принимаются на 16 страницах и содержат до 5 рисунков и 4 таблиц, краткие сообщения – на 6 страницах и до 2 рисунков. Таблицы не должны занимать более 20% общего объема статьи.

1.3. Статья должна быть написана сжато, аккуратно оформлена и тщательно отредактирована. Редакция не вступает с Авторами в дискуссию! Также не занимается доведением рукописей до необходимого научного и технического уровня.

1.4. Для публикации статьи автору необходимо представить в редакцию следующие материалы и документы:

- направление от организации;
- экспертное заключение о возможности открытого опубликования;
- разрешение на проведение исследования с использованием животных (название комитета или комиссии по биоэтике, номер протокола и дату);
- подписанный авторами текст статьи, включая резюме (краткое изложение предмета исследований, результатов и выводов), таблицы, рисунки и подписи к ним на русском и английском языках;

- сведения об авторах: имя, отчество и фамилия, должность, ученая степень и научное звание, ORCID, служебные адреса и телефоны, телефаксы и адреса электронной почты с указанием автора, ответственного за переписку с редакцией на русском и английском языках. Сокращения названия учреждений недопустимы.

Все соавторы несут ответственность за информацию, представленную в рукописи.

Плата за публикацию рукописей не взимается.

1.5. В течение 2 недель со дня поступления рукописи в редакцию авторам направляется уведомление о ее получении с указанием даты поступления и регистрационного номера статьи.

1.6. Статьи, направляемые в редакцию, подвергаются рецензированию и в случае положительной рецензии – научному и контрольному редактированию. Рецензии статей, принятых к публикации, высылаются авторам в электронной форме, рецензии отклоненных статей – в письменной форме. Редакция вправе не вступать в переписку с автором относительно причин (оснований) отказа в публикации статьи.

1.7. Статья, направленная автору на доработку, должна быть возвращена в исправленном виде вместе с её первоначальным вариантом в максимально короткие сроки. К переработанной рукописи необходимо приложить письмо от авторов, содержащее ответы на все замечания и поясняющее все изменения, сделанные в статье. Статья, задержанная на срок более трёх месяцев или требующая повторной доработки, рассматривается как вновь поступившая.

В публикуемой статье приводятся первоначальная дата поступления рукописи в редакцию и дата принятия рукописи после переработки.

Подача рукописи – все материалы принимаются только через сайт журнала, используя сервис «Отправить статью». При возникновении каких-либо проблем, сложностей, необходимо обратиться к ответственному секретарю по электронной почте [povolzhskiy@sevin.ru](mailto:povolzhskiy@sevin.ru)

## 2. Структура публикаций

2.1. Публикация статей и кратких сообщений начинается с индекса УДК (слева), затем следует заглавие статьи, инициалы и фамилии авторов (следует указывать имя и фамилию автора в принятой им транскрипции), полное официальное название учреждения и его почтовый адрес с индексом. Далее приводится дата поступления материала в редакцию, а затем – аннотация объемом 250 – 400 слов и ключевые слова на русском и английском языках. Ключевые слова можно брать из названия статьи. Информация о финансировании работы приводится после аннотации с ключевыми словами. Кроме того, нужно указать, каким этическим советом утверждены протоколы исследования, если эксперименты проводились с использованием животных или с привлечением людей в качестве испытуемых, а также сообщить о наличии или отсутствии конфликта интересов. Например:

УДК 598.115.31(470.44/.47)

### ЭКОЛОГИЯ ПИТАНИЯ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ (*LACERTA AGILIS*)

И. В. Дмитриев <sup>1✉</sup>, Н. А. Сергеев <sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН  
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский просп., д. 33*

<sup>2</sup> *Саратовский национальный исследовательский государственный университет  
имени Н. Г. Чернышевского  
Россия, 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83*

Поступила в редакцию 23.05.2022 г., после доработки 27.06.2022 г., принята 29.06.2022 г., опубликована 25.09.2022 г.

**Аннотация.** Текст, текст, текст, текст.

**Ключевые слова:** текст, текст, текст, текст

**Финансирование.** Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 00-00-00000).

**Соблюдение этических норм.** Протоколы с использованием животных были одобрены Комиссией по биотике Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (протокол № 00 от 00.00.0000 г.).

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

2.2. Редакция рекомендует авторам структурировать представляемый материал, используя подзаголовки: ВВЕДЕНИЕ (формулируется суть исследования, кратко обсуждается современное состояние вопроса, ставится цель и соответствующие ей задачи исследования), МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ (описывается положенный в основу статьи материал, его количество, место, время и методы сбора подробно, но в лаконичной форме для полевых исследо-

ваний либо методы постановки натурального или лабораторного эксперимента; указываются использованные в работе методы статистической обработки и способы проверки гипотез, а также программное обеспечение, которое применялось для обработки количественного материала), РЕЗУЛЬТАТЫ (излагаются полученные научные результаты), ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ (проводится обсуждение результатов), ЗАКЛЮЧЕНИЕ (подводятся итоги полученных результатов и делаются выводы), БЛАГОДАРНОСТИ (выражается признательность коллегам, помогавшим в сборе материала либо давшим ценные советы или консультации), СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.

### 3. Требования к оформлению рукописи

3.1. Текст статьи должен быть напечатан через полтора интервала на белой бумаге формата А4 с полями не менее 2,5 см, размер шрифта – 14.

3.2. Все страницы рукописи, включая таблицы, рисунки, список литературы, следует пронумеровать. При подготовке рукописи следует соблюдать единообразие терминов. Следует соблюдать единообразие в обозначениях, системах единиц измерения, номенклатуре. Нужно, по мере возможности, избегать сокращений, кроме общеупотребительных, и если все-таки используются сокращения, то они должны быть расшифрованы в тексте при их первом упоминании.

3.3. Заглавие должно четко отражать содержание статьи (не более 15 слов). Причем, если статья посвящена одному или нескольким видам, в заголовке обязательны латинские названия видов, о которых идет речь. Также в скобках следует указать высшие таксоны (преимущественно названия класса, семейства), к которым относятся объекты исследования.

Между инициалами и фамилией всегда ставится пробел: А. А. Иванов. Не используйте более одного пробела между словами и знак табуляции вместо отступа в первой строке абзаца. Десятичные цифры набираются только через точку, а не через запятую (0.50, а не 0,50). Используются только угловые «кавычки».

3.4. Первое упоминание любого названия организма должно сопровождаться полным научным (латинским) названием с указанием автора (фамилия полностью) и года опубликования, например, *Otis tarda* Linnaeus, 1758; при следующем упоминании фамилия автора и год не приводятся, а название рода дается сокращенно (*O. tarda*). Разрешаются лишь общепринятые сокращения – названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т.п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных. Сокращения из нескольких слов разделяются пробелами (760 мм рт. ст.; м над ур. м.), за исключением самых общеупотребительных: и т.д., и т.п., с.ш. (северная широта), в.д. (восточная долгота).

3.5. Все физические величины должны быть даны в Международной системе (СИ). Размерности отделяются от цифры пробелом (10 кПа), кроме градусов, процентов, промилле: 10°, 10°C, 10%, 10‰. При перечислении, а также в числовых интервалах размерность приводится лишь для последнего числа (1 – 10°C, 1 – 10°).

3.6. Таблицы следует представлять отдельно от текста, на листах формата А4. Следует избегать многостраничных таблиц; большие по объему данные предпочтительнее распределить между несколькими таблицами. Каждая таблица должна быть пронумерована арабскими цифрами и иметь тематический заголовок, кратко раскрывающий её содержание. Подзаголовки столбцов должны быть максимально краткими и информативными. Единицы измерения в головке или боковике таблицы указываются после запятой. Первичные цифровые данные (не обработанные статистически), как правило, не публикуются. Диаграммы и графики не должны дублировать содержание таблиц. Если таблица в рукописи единственная – ее номер не ставится, а слово «таблица» в тексте пишется полностью.

3.7. Рисунки прилагаются отдельно. Формат рисунка должен обеспечивать ясность передачи всех деталей. Обозначения и все надписи на рисунках даются на русском и англий-

ском языке; размерность величин указывается через запятую. Подписуемая подпись должна быть самодостаточной без апелляции к тексту. Если иллюстрация содержит дополнительные обозначения, их следует расшифровать после подписи. При ссылке на рисунок в тексте используют сокращение (рис. 1), за исключением случаев, когда рисунок один (рисунок). При повторных ссылках ставится см. (см. рис. 1, см. рисунок).

3.8. Список цитируемой литературы следует оформлять в соответствии с ГОСТ Р 7.0.7–2009 «Статьи в журналах и сборниках. Издательское оформление» и ГОСТ Р 7.0.5–2008 «Библиографическая ссылка. Общие требования и правила составления». Цитируемые в тексте работы располагаются в алфавитном порядке, по фамилиям авторов. Вначале даются работы на русском языке и на языках с близким алфавитом (болгарский, белорусский, украинский и др.), затем – на иностранных языках. В библиографии иностранных работ должно сохраняться оригинальное написание, принятое в данном языке. Недостающие буквы или их элементы могут быть дорисованы ручкой (например, украинские і, ї, є и т. п.). Работы одного и того же автора приводятся в хронологическом порядке. Допускаются только общепринятые сокращения.

В тексте статьи цитируемые работы указываются в круглых скобках – приводятся фамилия автора работы и год ее публикации, например: (Павлов, 1976), К. Давид (David, 2001); два автора (Тимофеев-Ресовский, Тюрюканов, 1966; Brown et al., 1941); если авторов более двух, то (Шляхтин и др., 2005; Brown et al., 1941; Skira, Brothers, 2000).

Ссылки на диссертации и авторефераты не приветствуются, тезисы докладов и материалы конференций приводятся по минимуму; пожелание к авторам – избегать устаревших источников и ориентироваться на современные исследования, представленные в рецензируемых изданиях. Ссылки на неопубликованные или находящиеся в печати работы не допускаются. Все процитированные в статье работы должны быть указаны в списке литературы. В списке литературы инициалы ставятся после фамилий авторов, разделяются пробелами между собой и набираются курсивом: Чумаков А. А., *Chumakov A. A.* Год, том, номер журнала и т.п. разделяются между собой и отделяются от соответствующих цифр пробелами: 2002. Т. 1, № 1. С. 30 – 38, или: 2002. Vol. 1, № 1. P. 30 – 38. Для обозначения номера употребляется знак «№», а не буква N. Библиографическое описание дается в следующем порядке.

Образец оформления ссылок на книги:

*Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2 т. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.

*Опарин М. Л., Опарина О. С., Трофимова Л. С.* Закономерности динамики биоресурсов степных ландшафтов. Саратов: Издательство Саратовского университета, 2016. 204 с.

*Panov E. N.* Wheatears of the Palearctic: Ecology, Behaviour and Evolution of the Genus *Oenanthe*. Sofia; Moscow: Pensoft, 2005. 439 p.

Образец оформления ссылок на статьи из журнала:

*Розенберг Г. С.* Идеализированный объект и фундаментальные понятия современной экологии (с примерами из экологии растительности) // Поволжский экологический журнал. 2002. № 3. С. 246 – 256.

*Maekawa K., Yoneda M., Togashi H. A.* A preliminary study of the age structure of the red fox in eastern Hokkaido // Japanese Journal of Ecology. 1980. Vol. 30, № 2. P. 103 – 108.

*Crump M. L.* Anuran reproductive modes: Evolving perspectives // Journal of Herpetology. 2015. Vol. 49, iss. 1. P. 1 – 16. <https://doi.org/10.1670/14-097>

Образец оформления ссылок на статьи из сборника:

*Стриганова Б. Р.* Вклад почвообитающих животных в биодинамику степных почв // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья: прошлое, настоящее, будущее: мате-

риалы международного совещания / под ред. акад. Д. С. Павлова. Саратов: Издательство Саратовского университета, 2005. С. 53 – 54.

*Dravesky M., Lehocky M.* Gniazdowanie orlica krzykliwego *Aquila pomarina* w sztucznych gniazdach na Słowacji // *Badania i Problemy Ochrony Orlica Grubodziobego Aquila clanga i Orlica Krzykliwego Aquila pomarina: Materiały Międzynarodowej konferencji* / eds. T. Mizera, B.-U. Meyburg. Osowiec; Poznań; Berlin: Bogucki Wydawnictwo Naukowe, 2005. S. 177 – 178.

Образец оформления ссылок на диссертации:

*Березуцкий М. А.* Антропогенная трансформация флоры южной части Приволжской возвышенности: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Воронеж, 2000. 40 с.

*Лебедева Л. А.* Птицы саратовского Заволжья (эколого-фаунистические особенности орнитофауны): дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1967. 220 с.

Образец описания электронных публикаций в Интернете (после электронного адреса в круглых скобках приводят сведения о дате обращения к электронному сетевому ресурсу с указанием числа, месяца и года):

Экосистемные услуги – современные технологии // *Экосистемные услуги / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 2012. URL: [http://www.sevin.ru/ecosys\\_services/](http://www.sevin.ru/ecosys_services/)* (дата обращения: 03.03.2012).

*Martínez C.* Sísón común – *Tetrax tetrax* (Linnaeus, 1758) // *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles* / eds. L. M. Carrascal, A. Salvador. Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales, 2008. Available at: <http://www.vertebradosibericos.org/aves/tettet.html> (accessed May 30, 2008).

#### References для русскоязычных источников.

При существовании переводной версии статьи (книги) следует представить именно ее; если переводной версии не существует, то следует использовать транслитерацию (<http://translit.ru>, вариант LC), при этом в квадратных скобках обязательно представляется лишь перевод на английский язык названия книги, после описания добавляется язык публикации (in Russian); если описываемая публикация имеет DOI, его обязательно надо указывать. При переводе кириллической ссылки место издания и название издательства следует указывать полностью.

Примеры оформления Библиографического списка в References.

Образец оформления ссылок на книги:

Begon M., Harper J., Townsend C. *Ecology. Individuals, Populations and Communities*. Moscow, Mir, 1989. Vol. 1. 667 p. (in Russian).

Oparin M. L., Oparina O. S., Trofimova L. S. Regularities of Dynamics of Bioresources of Steppe Landscapes. Saratov, Saratov State University Publ., 2016. 204 c. (in Russian).

Panov E. N. *Wheatears of the Palearctic Ecology, Behaviour and Evolution of the Genus Oenanthe*. Sofia, Moscow, Pensoft, 2005. 439 p.

Образец оформления ссылок на статьи из журнала:

Rozenberg G. S. Idealizing object and fundamental notions of the modern ecology (with examples from vegetation ecology). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2002, no. 3, pp. 246–256 (in Russian).

Maekawa K., Yoneda M., Togashi H. A. A Preliminary study of the age structure of the red fox in Eastern Hokkaido. *Japanese Journal of Ecology*, 1980, vol. 30, no. 2, pp. 103 – 108.

Crump M. L. Anuran reproductive modes: Evolving perspectives. *Journal of Herpetology*, 2015, vol. 49, iss. 1, pp. 1–16. <https://doi.org/10.1670/14-097>

Образец оформления ссылок на статьи из сборника:

Striganova B. R. Soil animal contribution into the biodynamics of steppe soils. In: D. S. Pavlov,

ed. *Bioresources and Biodiversity of Volga Ecosystems: Their Past, Present, Future: Proceedings of the International Meeting*. Saratov, Saratov State University Publ., 2005, pp. 53–54 (in Russian).

Dravesky M., Lehocky M. Gniazdowanie orlica krzykliwego *Aquila pomarina* w sztucznych gniazdach na Słowacji. In: T. Mizera, B.-U. Meyburg, eds. *Badania i Problemy Ochrony Orlica Grubodziobego Aquila clanga i Orlica Krzykliwego Aquila pomarina: Materiały Międzynarodowej konferencji*. Osowiec, Poznań, Berlin, Bogucki Wydawnictwo Naukowe, 2005. S. 177–178.

Образец оформления ссылок на диссертации:

Berezutsky M. A. *Antropogennaia transformatsiia flory iuzhnoi chasti Privolzhskoi vyzvysheennosti* [Anthropogenic transformation of the flora in the Southern Volga Upland]. Thesis Diss. Dr. Sci. (Biol.). Voronezh, 2000. 40 p. (in Russian).

Lebedeva L. A. *Ptitsy saratovskogo Zavolzh'ia (ekologo-faunisticheskie osobennosti ornitofauny)* [Birds of the Trans-Volga Saratov region (ecofaunistic properties of the bird fauna)]. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Saratov, 1967. 220 p. (in Russian).

Образец описания электронных публикаций в Интернете (после электронного адреса в круглых скобках приводят сведения о дате обращения к электронному сетевому ресурсу с указанием числа, месяца и года):

Ecosystem Services – Modern Technologies. *Ecosystem Services*. Moscow, 2012. Available at: [https://www.sevin.ru/ecosys\\_services/](https://www.sevin.ru/ecosys_services/) (accessed March 3, 2012).

Martínez C. Sisón común – *Tetrax tetrax* (Linnaeus, 1758). *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales, 2008. Available at: <https://www.vertebradosibericos.org/aves/tettet.html> (accessed May 30, 2008).

#### 4. Требования к оформлению электронной версии

4.1. Текст рукописи, а также таблицы должны быть предоставлены в виде файлов (одного или нескольких) в формате MS Word 6.0 и выше для Windows. Текст файла должен быть идентичен распечатке текста статьи.

4.2. Графики и диаграммы должны быть выполнены в специализированном редакторе, входящем в состав MS Word, что значительно облегчит их редактирование (при необходимости), или же в формате редактора векторной графики – Corel Draw, Adobe Illustrator. Растровые версии, а также графики и диаграммы, созданные в MS Excel, редакцией не принимаются. Диаграммы должны быть черно-белыми, а все деления необходимо выполнять штриховкой.

4.3. Иллюстрации должны быть представлены в форматах: LineArt (растр) – TIFF 600 – 1200 dpi (LZW сжатие), Grey (фото) – JPEG 300 – 600 dpi (степень сжатия 8 – 10). Векторные рисунки следует подавать в форматах EPS, AI, CDR, не используя при этом специфических заливок и шрифтов. Рисунки, созданные в каких-либо текстовых редакторах, не принимаются. Названия файлов с рисунками даются латиницей, должны включать фамилию первого автора и соответствовать порядковому номеру рисунка в рукописи (например, 01ivanov.tif, 02ivanov.jpeg).

4.4. Все элементы текста в изображениях (графиках, диаграммах, схемах), если это возможно, должны иметь гарнитуру Times New Roman, Times New Roman Cyr.

4.5. Подписи к рисункам и тематические заголовки к таблицам на русском и английском языках приводятся в текстовой части статьи.

*Рукописи, оформленные без соблюдения настоящих правил  
или не соответствующие профилю журнала,  
в редакции не регистрируются и возвращаются авторам без рассмотрения*

Редактор *А. Б. Мамаев*  
Редактор английского текста *С. Л. Шмаков*  
Художник обложки *И. Е. Табачишина*  
Оригинал-макет подготовлен *В. Г. Табачишиным*  
Корректор *Ю. И. Астахова*

Свидетельство о регистрации ПИ №ФС77-23682 от 16.03.2006 г.  
в Федеральной службе по надзору за соблюдением законодательства  
в сфере массовых коммуникаций и охране культурного наследия  
Учредители: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,  
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

ООО «Товарищество научных изданий КМК».  
*при участии ИП Михайлова К.Г.*  
123100 Москва, а/я 16; mikhailov2000@gmail.com

Отпечатано в полном соответствии с качеством предоставленных материалов в ООО «Фотоэксперт».  
109316 Москва, Волгоградский проспект, д.42, корп.5, эт.1, пом. I, комн. 6.3-23Н.  
Подписано в печать 18.03.2024. Подписано в свет 20.03.2024.  
Формат 70х100/16. Объем 7,825 печ.л. Бум. мелов. Тираж 40 экз. Цена свободная



ISSN 1684-7318



ISSN 1684-7318 ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2024 №1



ТОВАРИЩЕСТВО  
НАУЧНЫХ  
ИЗДАНИЙ КМК