

ISSN 1684-7318 (print)
ISSN 2541-8963 (online)

ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2024 №2

ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Povolzhskiy Journal of Ecology

Номер 2

2024

Number 2



СОДЕРЖАНИЕ

Белик В. П. Современная экспансия сипухи (<i>Tyto alba</i>) (Tytonidae, Aves) в Северной Евразии	129
Денисова Г. Р., Черемушкина В. А., Асташенков А. Ю., Гусева А. А. Разногодичная структура ценопопуляций <i>Dracocephalum ruyschiana</i> L. (Lamiaceae, Magnoliopsida) в Горном Алтае (Россия)	152
Пархоменко А. С., Шилова И. В., Кондратьева А. О., Кулисёва Ю. И., Кашин А. С. Экологическая характеристика биотопов и структура сообществ с участием <i>Globularia</i> L. (Plantaginaceae, Magnoliopsida) в пределах восточно-европейского фрагмента ареала	167
Романова Е. Б., Плотникова В. Д., Рябинина Е. С. Сравнительный иммуногематологический профиль <i>Pelophylax ridibundus</i> и <i>P. lessonae</i> (Amphibia: Ranidae), инфицированных гемопаразитами	190
Федяева Л. А. Межгодовые изменения зоопланктона култушной зоны дельты Волги в летний сезон маловодного периода	205
Эрдниев Л. П., Гусев Ю. С., Плешакова Е. В., Кошелева И. С., Кузьянов Д. А., Микеров А. Н. Биотестирование декабромдифенилоксида с применением многокомпонентной тест-системы	222

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Кидов А. А., Иволга Р. А., Кондратова Т. Э. Возрастная структура дальневосточной квакши – <i>Dryophytes japonicus</i> (Amphibia, Anura, Hylidae) на юге приморского края (Дальний Восток России)	235
Федосеев О. Н. Оценка ассимиляционного потенциала (по углероду) озеленённой зоны городов (на примере г. Пензы)	245



CONTENTS

Belik V. P. Current expansion of the Barn Owl (<i>Tyto alba</i>) (Tytonidae, Aves) in Northern Eurasia	129
Denisova G. R., Cheryomushkina V. A., Astashenkov A. Yu., Guseva A. A. Different-year structure of the coenopopulations of <i>Dracocephalum ruyschiana</i> L. (Lamiaceae, Magnoliopsida) in the Altai mountains (Russia)	152
Parkhomenko A. S., Shilova I. V., Kondratieva A. O., Kuliseva J. I., Kashin A. S. Ecological characteristics of biotopes and the structure of communities with <i>Globularia</i> L. (Plantaginaceae, Magnoliopsida) within the Eastern European fragment of its range	167
Romanova E. B., Plotnikova V. D., Ryabinina E. S. Comparative immunohematological profile of <i>Pelophylax ridibundus</i> and <i>P. lessonae</i> (Amphibia: Ranidae) infected with hemoparasites	190
Fedyaeva L. A. Inter-annual changes in zooplankton in the Volga delta kultuk zone in summer (low-water period)	205
Erdniev L. P., Gusev Yu. S., Pleshakova Y. V., Kosheleva I. S., Kuzyanov D. A., Mikerov A. N. Biotesting of decabromodiphenyl oxide using a multi-component test system	222

SHORT COMMUNICATIONS

Kidov A. A., Ivolga R. A., Kondratova T. E. Age structure of the Japanese treefrog – <i>Dryophytes japonicus</i> (Amphibia, Anura, Hylidae) in the south of the Primorsky krai (Russian Far East)	235
Fedoseev O. N. Assessment of the assimilation potential (by carbon) of urban green areas (on the example of the city of Penza)	245

Обзорная статья

УДК 598.279.251:(47+57)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-129-151>

СОВРЕМЕННАЯ ЭКСПАНСИЯ СИПУХИ (*TYTO ALBA*) (TYTONIDAE, AVES) В СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

В. П. Белик

Южный федеральный университет

Россия, 344006, г. Ростов-на-Дону, ул. Большая Садовая, д. 105

Поступила в редакцию 18.12.2023 г., после доработки 17.01.2024 г., принята 28.01.2024 г., опубликована 28.06.2024 г.

Аннотация. На севере Евразии до середины XX в. сипуха (*Tyto alba*) была спорадично распространена лишь в Прибалтике, на западе Белоруссии и Украины и в Молдавии. Однажды в 1942 г. залетная птица была добыта также в Туркмении. В конце XX в. появились сообщения о редких встречах сипух в Восточной Европе, а с начала XXI в. отмечена выраженная экспансия этих птиц, наблюдающаяся на юге Украины, в Крыму, в Предкавказье и Закавказье. Свои гнездовые ареалы одновременно расширяют разные подвиды, обитающие в Центральной и Южной Европе и на Среднем Востоке: *T. a. guttata*, *T. a. alba* и *T. a. erlangeri*. Однако визуальное определение подвидов и выяснение направления их экспансии затруднено сходством разных форм и их значительной индивидуальной изменчивостью, связанной с возрастом, полом, интерградацией с соседними подвидами и с другими факторами. Появление оседлых сипух в новых местах обычно предваряет их послегнездовая дисперсия, направленная в разные стороны и достигающая в отдельных случаях 1–2 тыс. км от места рождения. Благодаря расширению ареала, число популяций сипухи в разных регионах в последние десятилетия многократно увеличилось, но точные оценки их численности здесь отсутствуют из-за редкости и спорадичности новых находок, весьма скрытного образа жизни этих птиц и недостаточных знаний их экологии и этологии на севере Евразии. Рассматривается систематика разных популяций сипухи в Северной Евразии и основные диагностические признаки некоторых подвидов, обитающих на севере Евразии, а также анализируются особенности их исторического и современного распространения и расселения в Евразии. Автор обсуждает также возможные причины и механизмы дисперсии сипух и касается сведений о динамике их численности в разных регионах.

Ключевые слова: сипуха, ареал, расселение, Россия, Прибалтика, Украина, Закавказье

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

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Белик В. П. Современная экспансия сипухи (*Tyto alba*) (Tytonidae, Aves) в Северной Евразии // Поволжский экологический журнал. 2024. № 2. С. 129 – 151. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-129-151>

✉ Для корреспонденции. Кафедра зоологии Южного федерального университета.

ORCID и e-mail адрес: Белик Виктор Павлович: <https://orcid.org/0000-0003-2316-5353>, vpbelik@mail.ru.

ВВЕДЕНИЕ

Сипухи являются очень своеобразными, необычными совами, отличающимися от всех других сов как анатомическими и морфологическими особенностями, так и своей экологией, этологией и даже онтогенезом (Dementiev, 1936, 1951; Ivanov, 1953; Gladkov et al., 1964; Pukinsky, 1977 и другие). Это обусловило повышенное внимание к сипухам и большое число исследований, особенно в отношении центрального, космополитического вида *Tyto alba* (Bruce, 1999; Konig et al., 2009; Marti et al., 2020).

Вместе с тем на территории России и в других регионах Северной Евразии эта сипуха остается слабо изученным видом, что связано с ограниченным распространением, немногочисленностью и особой скрытностью этих птиц у северных границ ареала. Сведения о сипухе разбросаны в основном в фаунистических работах о птицах Северной Евразии, а также в статьях и кратких сообщениях о случайных встречах этих птиц и находках их гнезд. Всего лишь несколько специальных публикаций посвящено анализу питания сипух по содержанию их погадок (Charlemagne, 1933; Tatarinov, 1965; Kvartalnov et al., 2011; Kucherenko et al., 2019, 2020).

В связи с этим нами предпринята попытка обобщить имеющиеся данные о сипухе в России и соседних регионах для налаживания более эффективного мониторинга этого вида и углубленного изучения его экологии и этологии в дальнейшем.

СИСТЕМАТИКА И ТАКСОНОМИЯ

Сипух, входящих в отряд сов Strigiformes в ранге обособленного семейства Tytonidae, делят на 2 подсемейства: *Phodilinae* с 1 или 2 политипическим видами рода *Phodilus*, распространенными в Индии и Юго-Восточной Азии, и *Tytoninae* с одним родом *Tyto*, который распространен в Евразии, Африке, Австралии, Северной и Южной Америке и включает, по разным оценкам, от 9 до 18 видов (Dementiev, 1951; Ivanov, 1953; Wolters, 1982; Zubkov, 2005; Dickinson, Remsen, 2013).

Различия в оценке числа видов сипух связаны с таксономической трактовкой многих небольших, изолированных островных популяций, которые могут рассматриваться или как самостоятельные виды, или как подвиды центрального вида данного рода – *Tyto alba*. Этот вид является типичным космополитом, распространенным на всех материках, кроме Антарктиды, и делится на 20 – 35 подвидов (Dementiev, 1951; Ivanov, 1953; Wolters, 1982; Bruce, 1999; Stepanyan, 2003; Zubkov, 2005; Konig et al., 2009; Dickinson, Remsen, 2013). На севере Евразии обитают 4 формы: *T. a. alba* (Западная и Южная Европа, Малая Африка и север Малой Азии); *T. a. ernesti* (Корсика и Сардиния); *T. a. erlangeri* (Аравия, Сирия, Ирак и Иран); *T. a. guttata* (Центральная Европа к востоку до Прибалтики и Украины). Кроме того, Индостан населяет *T. a. stertens*, похожая на номинативную форму, которая может проникать через Пакистан также и в Среднюю Азию, особенно на фоне нынешнего потепления климата и расселения других северных форм сипухи.

Первые три формы (*alba*, *ernesti*, *erlangeri*) относятся к средиземноморской группе подвидов, отличающихся белой окраской низа тела и рыжеватым верхом, а северная *T. a. guttata* (= *flammea*) имеет рыжеватую (= пламенную) или охристую окраску брюшной стороны и общий серый верх тела (рис. 1). Типичные фенотипы

этих форм достаточно четко различаются между собой, однако для них характерна значительная индивидуальная изменчивость, что сильно затрудняет идентификацию некоторых подвигов (Konig et al., 2009) (рис. 2).

Кроме того, у сипух наблюдается еще и возрастная изменчивость, и молодые птицы подвида *T. a. alba* отличаются от взрослых хорошо выраженным охристым налетом на груди и зобе (см.: Murashov et al., 2016), тем самым очень напоминая светлых особей *T. a. guttata* (рис. 3). Такие же возрастные изменения характерны, возможно, и для других подвигов сипухи. По крайней мере они отмечены в Армении, где были добыты три взрослых белобрюхих *T. a. erlangeri* и молодая, охристая снизу самка (рис. 4), по видимому – того же подвида (Apanian et al., 2021).

Поэтому определение подвигов сипухи по отдельным особям, без учета их пола, возраста и характера пребывания, не всегда корректно, тем более что в руки исследователей наиболее часто попадают птицы, которые погибают обычно в осенне-зимний период и в большинстве являются кочующими или дисперсирующими молодыми сипухами.

Для диагностики подвигов, встречающихся в Северной Евразии, помимо известных признаков (Stepanyan, 2003; Bakhtadze, Farafontov, 2004; Zubkov, 2005), можно дополнительно отметить рыжеватую окраску оперения цевки у *T. a. guttata* и белую – у *T. a. alba* и *T. a. erlangeri*, но у последней формы дистальная часть цевки лишена оперения и покрыта щетинками (Vaurie, 1965; рис. 5). Аналогичные признаки имеет и индийская форма *T. a. stertens*,

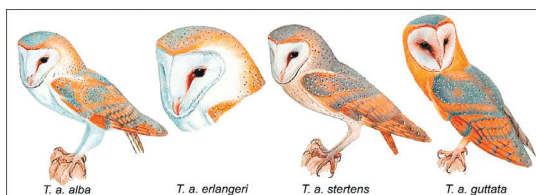


Рис. 1. Типичная окраска разных подвигов сипухи (по: Marti et al., 2020)

Fig. 1. Typical coloration of various subspecies of the Barn Owl (from Marti et al., 2020)

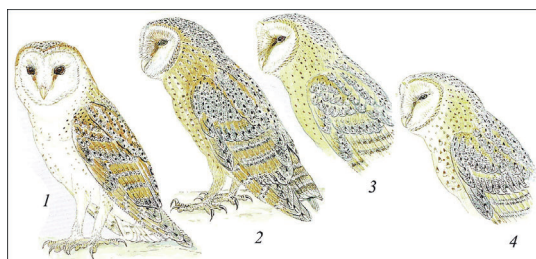


Рис. 2. Вариации окраски некоторых подвигов сипухи (по: Konig et al., 2009): 1 – *T. a. alba*, 2 – 4 – *T. a. guttata* (темная, желтая и типичная морфы)

Fig. 2. Color variations of some subspecies of the Barn Owl (from Konig et al., 2009): 1 – *T. a. alba*, 2 – 4 – *T. a. guttata* (dark, yellow and typical morphs)



Рис. 3. Выводок взрослых и молодых сипух *Tyto alba alba* в вольере (по: Murashov et al., 2016)

Fig. 3. A brood of adult and young Barn Owls *Tyto alba alba* in an enclosure (from Murashov et al., 2016)

которая отличается от *T. a. erlangeri* хорошо выраженной голубовато-серой окраской верхней стороны тела (Konig et al., 2009; Marti et al., 2020).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И РАССЕЛЕНИЕ

Вопрос о подвидах сипухи остро встал в последнее время в связи с необходимостью их идентификации и последующего определения возможных путей расселения этого вида. Данная проблема возникла после многочисленных находок птиц в разных районах Южной России и соседних регионов, где сипухи появляются в



Рис. 4. Окраска молодой и двух взрослых сипух, добытых в Армении (по: Ananian et al., 2021)

Fig. 4. Coloration of a young and two adult Barn Owls caught in Armenia (from Ananian et al., 2021)

результате их быстрой нынешней экспансии. Судя по имеющимся данным, ареал рыжей сипухи *T. a. guttata* в России в конце XIX в. включал Курляндию (запад Латвии), Подолию и Бессарабию, а в Киевской и Харьковской губерниях и в Новороссийских степях изредка встречали лишь залетных птиц (Menzbir, 1882, 1895). В начале XX в. сипуха обитала в тех же губерниях, изредка гнездилась также в Киевской губернии, указывалась для южных районов Орловской и Воронежской областей, а в декабре 1928 г. была добыта в Бобруйском районе Белоруссии, хотя упомянутая выше находка в Воронежской области и признавалась сомнительной (Dementiev, 1936, 1951).

Между тем имеется немало опубликованных данных о более широком распространении сипухи в прошлом. В 1837 г. она была поймана в Одессе (Nordmann, 1840); в середине XIX в. была обычна в Колхиде и Грузии (Wagner, 1850; цит. по: Bogdanov, 1879); весной 1856 г. встречена в Крыму, где в Севастополе наблюдали 2 птиц, в том числе одну особь добыли (Irby, 1857; Nikolsky, 1891; Beskaravaynu, Giragosov, 2023). Есть сведения о встрече сипухи в XIX в. в Санкт-Петербургской губернии (Fischer, 1870; цит. по: Malchevsky, Pukinsky, 1983). Тогда же сипуху указывали как оседлую птицу юго-восточной части Орловской губернии (Daniloff, 1864) и залетную в Чернском районе на юго-западе Тульской губернии



Рис. 5. Сипуха *T. a. erlangeri* с оголенными цевками; самка, добытая 04.10.1942 г. в Туркмении, пос. Эсенгулы (Гасан-Кули). Зоологический музей МГУ; R-72387 (фото Я. А. Редькина)

Fig. 5. Barn Owl *T. a. erlangeri* with bare tarsus; female caught on October 4, 1942 in Turkmenistan, village Esenguly (Hasan-Kuli). Zoological Museum of Moscow State University; R-72387 (photo by Ya. A. Red'kin)

результате их быстрой нынешней экспансии. Судя по имеющимся данным, ареал рыжей сипухи *T. a. guttata* в России в конце XIX в. включал Курляндию (запад Латвии), Подолию и Бессарабию, а в Киевской и Харьковской губерниях и в Новороссийских степях изредка встречали лишь залетных птиц (Menzbir, 1882, 1895). В начале XX в. сипуха обитала в тех же губерниях, изредка гнездилась также в Киевской губернии, указывалась для южных районов Орловской и Воронежской областей, а в декабре 1928 г. была добыта в Бобруйском районе Белоруссии, хотя упомянутая выше находка в Воронежской области и признавалась сомнительной (Dementiev, 1936, 1951).

(Menzbir, 1895); ее отмечали в Харьковской губернии, в том числе в 1890 г. поймали в г. Валки на западе этого региона (Chernai, 1853; Zarudny, 1892; Somow, 1897); в начале XX в. сипуха была добыта в Орловской области (Ognev, 1908; Nedosekin, 2013), а в 1911 г. выводок сипухи обнаружили на каменной башне в с. Курлак Бобровского района Воронежской области (Ognev, Vorobyev, 1923).

Более того, по словам Э. А. Эверсмана (Eversman, 1866), сипуха обитала в глинистых и каменистых оврагах среди южных степей Оренбургской губернии и водилась, возможно, на юге Урала (Сабанеев, 1871; цит. по: Menzbir, 1879, р. 20). В сентябре 1864 г. она была встречена даже у р. Арысь в Казахстане в предгорьях Западного Тянь-Шаня (Severtsov, 1873; Menzbir, 1895), куда в прошлом могли залетать, возможно, индийские сипухи. И хотя позже М. А. Мензбир (Menzbir, 1882, р. 473) весьма скептически относился ко всем этим находкам сипухи на востоке Европы и в Казахстане, сейчас нельзя исключать значительных флуктуаций ее ареала в XIX в. и тем более ее эпизодических дальних залетов. Об этом могут косвенно свидетельствовать примеры таких же выраженных подвижек ареалов, наблюдавшихся в прошлом у ряда других видов южных птиц: колпицы (*Platalea leucorodia*), мраморного чирка (*Anas angustirostris*), турача (*Francolinus francolinus*), султанки (*Porphyrio porphyrio*), широкохвостки (*Cettia cetti*), южного соловья (*Luscinia megarhynchos*) и др. (Belik, 2011, 2012, 2015, 2023; Kvartalnov, 2020 и др.).

В конце XX – начале XXI в. границу ареала сипухи в Северной Евразии (рис. 6) проводили от Латвии через Белоруссию и Украину (Чернигов, Конотоп, Прилуки, Канев, Умань и Балта) к югу до Кишинева, Тирасполя и Бендер в средней части Молдавии (Stepanyan, 1975, 2003; Snow, Perrins, 1998). При этом в первой половине XX в. было прослежено расселение сипухи на восток до Черниговской и Полтавской областей Украины (Charlemagne, 1933, 1938), а во второй половине XX в. отмечено значительное сокращение ее ареала и численности (Voronetsky, 1998).

Это хорошо видно также на карте распространения сипухи, опубликованной в Красной книге Украины (рис. 7), где встречи птиц в конце XX в. сосредоточены в основном уже лишь на западе Украины (Рекло, 1994). Аналогичные тенденции были прослежены и в Латвии, где сипухи появились на гнездовье в 1940-е гг., но вскоре исчезли, и между 1962 и 1996 гг. их не встречали там вовсе. Но в самом конце XX в. они вновь стали отмечаться в Латвии, а в 2022 г. там опять было обнаружено

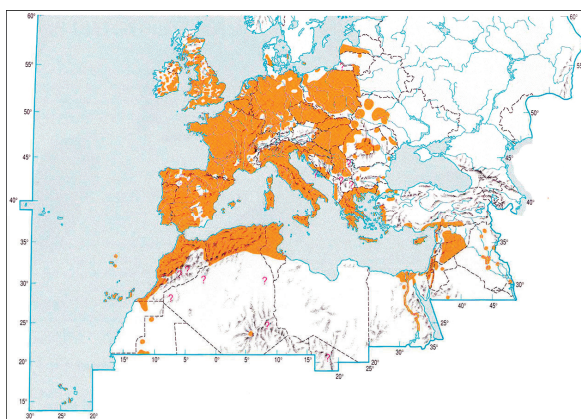


Рис. 6. Ареал сипухи в Западной Палеарктике в конце XX в. (по: Snow, Perrins, 1998)

Fig. 6. Ranges of the Barn Owl in the Western Palearctic at the end of the 20th century (from Snow & Perrins, 1998)

их гнездо (Vilks, 1953; Briedis, 1955; Plīvurpūce *Tyto alba alba*, 2023; Р. Матрозис, личн. сообщ.).

В самом конце XX в. появились сообщения о находках сипух также далеко за пределами очерченного ареала: в Санкт-Петербурге (весна 1987 г.), в Великом Новгороде (1990-е гг.) и Нижнем Новгороде (1970-е гг.), в Крыму (24.09.1989 и 27.01.2000 г.), в Луганской области (24.10.1997 г.), в Анапе, где в 1998 г. в дупле дерева было найдено гнездо с птенцами (Domashevsky, 1993; Burakov, Sulik, 2000; Sviridova, Zubakin, 2000; Appak, 2001; Sotnikov, 2002; Bukreev, 2003; Gaginskaya, 2003). При этом, в последней четверти XX в. на Украине и в России нередко отмечали появление дальних дисперсантов из Западной Европы, часть из которых, возможно, начала здесь и гнездиться.

Так, 10.04.1974 г. в Калужской области найдена погибшая сипуха, окольцованная 13.06.1971 г. в Чехии (Margolin, 2000; Margolin, Khohlov, 2005) (таблица); в середине 1980-х гг. истощённая сипуха с немецким кольцом была поймана в г. Волжском Волгоградской области (Belik et al., 2022); в Ульяновской области 19.04.1988 г. поймана птица, окольцованная птенцом 03.06.1987 г. в Словакии (Voronin et al., 2005) (см. таблицу). Еще одна мертвая птица найдена в январе 1974 г. в Рязанской области (Ivanchev, Nazarov, 2005); в Нежине Черниговской области 10.11.1990 г. найдена погибшая сипуха, окольцованная птенцом 13.06.1990 г. в Германии (см. таблицу), а 23.07.1975 г. в Щорском (Сновском) районе Черниговской области обнаружен выводок из 2 взрослых и 4 слётков (Kuz'menko, 2005).

Кроме того, еще 9 сипух, окольцованных в 1978 – 2020 гг. в Германии, через 1-2 года, преимущественно в осенне-зимние периоды, были обнаружены в Калининградской, Смоленской, Новгородской, Вологодской, Орловской, Воронежской и Ростовской областях (см. таблицу). Три сипухи с немецкими кольцами были найдены в 1996 – 2009 гг. в Латвии (Plīvurpūce *Tyto alba alba*, 2023). Ряд западноевропей-

ских птиц в ходе дисперсии залетали также на Украину и в Белоруссию (см. таблицу).

В начале XXI в. встречи с расселяющимися сипухами резко участились и к тому же значительно расширилась область их экспансии. Особенно много птиц было зарегистрировано в Крыму, где неоднократно отмечали также и их гнездование (Vetrov et al., 2008; Prokopenko, Beskaravayny, 2009; Beskaravayny, 2015; Kucherenko et al., 2017; Lastukhin, 2017; Naydanov, 2017; Kostin, 2020; Sikorsky, 2021 и др.). Много птиц по-



Рис. 7. Распространение сипухи в Украине до и после 1970 г. (по: Peklo, 1994)

Fig. 7. Distribution of the Barn Owl in Ukraine before and after 1970 (from Peklo, 1994)

СОВРЕМЕННАЯ ЭКСПАНСИЯ СИПУХИ

явилось также у северного побережья Азовского моря, где 24.12.2002 г. близ Мелитополя был впервые добыт взрослый белый самец *T. a. alba* с оперенными белыми цевками (Koshelev, Belashkov, 2002), а весной 2019 г. там же между Молочным и Утлюкским лиманами отметили уже 9 – 10 мест обитания сипухи, в том числе нашли 4 – 5 гнездовых пар (Diadicheva et al., 2021). В 2020 г. на той же территории закартировали 15 – 16 гнездовых участков, на которых подтверждено гнездование 10 пар, а всего там могло гнездиться, по экспертной оценке, не менее 20 пар на 500 км² (В. В. Ветров, личн. сообщ.).

Находки окольцованных сипух на территории России, Белоруссии и Украины. База данных Научно-информационного Центра кольцевания птиц ИПЭЭ РАН

Table. Records of ringed Barn Owls in the Russian Federation, Belarus and Ukraine. Database of the Scientific Information Center for Bird Ringing, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences

Дата кольцевания / Date of ringing	Страна / Country	Координаты / Coordinates	Возраст / Age	Дата находки / Date of finding	Место находки кольца (область, район) / Place of ring finding (region, district)	Координаты / Coordinates	Дистанция / Distance, km	Интервал, дни / Interval, days
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Россия / Russia								
06.07.1978	Germany	52.10°N, 8.23°E	juv	01.05.1979	Калининградская область, Гусевский район, Липово / Kaliningrad region, Gusevsky district, Lipovo	54.35°N, 22.12°E	952.5	314
23.05.1989	Germany	50.16°N, 8.42°E	pull	05.01.1990	Смоленская область, Гагаринский район / Smolensk region, Gagarinsky district	55.35°N, 35.00°E	1844.8	227
08.06.1996	Germany	49.16°N, 9.32°E	pull	16.04.1997	Новгородская область, Солецкий район, Невское / Novgorod region, Soletsky district, Nevskoye	58.09°N, 30.17°E	1672.8	312
22.09.2007	Germany	54.05°N, 11.59°E	1 год	15.11.2009	Вологодская область, Кирилловский район, Бараково / Vologda region, Kirillovsky district, Barakovo	60.00°N, 36.45°E	1622.4	788
03.06.1987	Slovakia	48.42°N, 22.02°E	pull	19.04.1988	Ульяновская область, Барыш / Ulyanovsk region, Barysh	53.39°N, 47.18°E	1832.6	321
15.06.1978	Germany	51.51°N, 13.43°E	pull	20.10.1978	Орловская область, Должанский район, Дубровка / Oryol region, Dolzhansky district, Dubrovka	52.07°N, 37.02°E	1612.5	127
13.06.1971	Czech	50.07°N, 14.12°E	>1 год	10.04.1974	Калужская область, Перемышльский район, Хотисино / Kaluga region, Peremyshlsky district, Hotisino	54.24°N, 36.33°E	1584.9	1032
10.06.2002	Germany	51.14°N, 15.00°E	pull	09.02.2003	Воронежская область, Кантемировский район, Писаревка / Voronezh region, Kantemirovsky district, Pisarevka	49.52°N, 40.11°E	1775.5	244
18.06.2020	Germany	53.45°N, 12.54°E	pull	08.05.2021	Воронежская область, Россошанский район, Стетенково / Voronezh region, Rossoshansky district, Stetsenkovo	49.57°N, 40.08°E	1903.4	324
24.06.1983	Germany	50.05°N, 8.59°E	pull	21.12.1983	Ростовская область, Родионово-Несветайский район / Rostov region, Rodionovo-Nesvetaysky district	47.34°N, 39.50°E	2257.4	180
27.05.1986	Germany	52.41°N, 9.39°E	pull	25.02.1987	Ростовская область, Константиновский район / Rostov region, Konstantinovsky district	47.45°N, 41.20°E	2297.9	274

Окончание таблицы
Table. Continuation

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Белоруссия / Belarus								
27.06.1977	Switzerland	47.29°N, 7.01°E		27.02.1979	Брестская область, Ляховичи / Brest region, Lyakhovich	52.57°N, 26.31°E	1507.3	610
Украина / Ukraine								
26.06.1981	Slovakia	48.39°N, 22.13°E	pull	25.02.1982	Закарпатская область, Узловое / Zakarpattia region, Uzlovoye	48.37°N, 22.02°E	14.0	244
05.06.1983	Slovakia	48.39°N, 22.13°E	pull	24.01.1984	Закарпатская область, Чоп / Zakarpattia region, Chop	48.27°N, 22.10°E	22.5	233
31.08.1977	Slovakia	48.43°N, 22.10°E	pull	03.02.1980	Закарпатская область, Хустский район, Иза / Zakarpattia region, Khust district, Iza	48.11°N, 23.15°E	99.4	886
26.06.1988	Germany	52.29°N, 10.49°E	pull	21.10.1988	Львовская область, Дрогобычский район / Lviv region, Drohobych district	49.21°N, 23.30°E	952.6	122
10.06.1952	Germany	50.58°N, 11.02°E	juv	01.08.1953	Винницкая область, Комсомольский район, Волчинец / Vinnitsa region, Komsomolsky district, Volchinets	49.45°N, 28.35°E	1248.3	432
01.09.1961	Germany	49.44°N, 10.21°E	pull	01.12.1962	Хмельницкая область, Каменец- Подольский / Khmelnytsky region, Kamyanets-Podilskyi	48.40°N, 26.35°E	1182.1	461
14.06.1990	Netherlands	52.10°N, 5.40°E	pull	15.02.1991	Житомирская область, Орепы / Zhytomyr region, Orepy	50.31°N, 27.33°E	1832.6	321
13.06.1990	Germany	53.51°N, 13.15°E	pull	10.11.1990	Черниговская область, Нежин / Chernigov region, Nizhyn	51.02°N, 31.52°E	1294.9	150

Возможно из Северного Приазовья сипухи начали расселяться тогда на северо-восток в континентальные районы России. Так, самка была добыта 24.10.1997 г. у г. Счастье близ Луганска (Burakov, Sulik, 2000), затем 08.11.2005 г. сипуху поймали в с. Самсоново Тельмановского района на юге Донецкой области (Timoshenko, 2017), в конце 2019 г. одну особь отловили в с. Козлово Новопсковского района на севере Луганской области, а 04 – 06.03.2020 г. еще одну сипуху наблюдали в Верхнехавском районе на севере Воронежской области (Vengerov, Numerov, 2021). Имеются неподтвержденные данные о встречах сипух также у Таганрога в Ростовской области (Belik, 2021).

В 1990-е гг. сипухи – по всей видимости из Крыма – проникли также на Тамань и начали быстро расселяться по Предкавказью на восток. К 2022 г. они заселили всё Восточное Приазовье (Славянский, Крымский, Красноармейский, Абинский и Приморско-Ахтарский районы), начали активно осваивать центральную часть Краснодарского края (г. Краснодар, Калининский и Динской районы) и появились у пос. Псебай Мостовского района на востоке региона (Khokhlov et al., 2006, 2010; Gozhko et al., 2010, 2011; Ilyukh, Khokhlov, 2010; Naydanov, 2016; Tilba, 2017; Naidanov et al., 2018, 2023; Belik, 2019; Mnatsekanov et al., 2020; Semashko, Semashko, 2022). А уже в 2001 г. выводок нашли в с. Греческое Минераловодского района Ставропольского края (Farafontov, Bakhtadze, 2003; Bakhtadze, Farafontov, 2004), в ноябре 2005 г. сипуху поймали в Железноводске на КавМинВодах (Parfyonov, Vaygamukova, 2006), а в марте 2006 г. встретили недалеко в с. Курсавка (В. Н. Мосейкин, личн. сообщ.).

Одновременно еще один поток дисперсантов направился из Тамани на восток вдоль Черноморского побережья Кавказа, где сипухи появились в Анапе (1998 г.), в Лазаревском районе Сочи (2016 г.), в Адлере (2003 – 2006 гг.) и Гудауте в Абхазии (2003 г.), в том числе в разных районах тогда было найдено не менее 3 гнезд (Bukreev, 2003; Malandzia, Ivanitsky, 2005; Ti'lba, Mnatsekanov, 2005; Ti'lba, 2007, 2017; Peklo et al., 2016; Naidanov et al., 2023).

Дисперсия сипух на Южный Кавказ идет также со Среднего Востока, где птицы подвита *T. a. erlangeri*, начиная с 1990-х гг., быстро заселили почти весь Иран (Osaei et al., 2007; Ashoori et al., 2011) (рис. 8) и освоили Турцию (Kasperek, 1986; Göçer, Johnson, 2018) (рис. 9). В конце XX в. сипухи стали проникать оттуда на территорию Азербайджана, а также в Колхиду и Кахетию на западе и востоке Грузии, а в начале XXI в. они были найдены и в Армении (Galvez et al., 2005; Schmidt et al., 2008; Shienok et al., 2009; Kvartalnov et al., 2011; Ananian et al., 2021; Almasi, Roulin, 2020). Судя по сипухе, добытой осенью 2004 г. у оз. Скуп-ча в дельте р. Бзыбь и тоже определенной как *T. a. erlangeri* (Malandzia, Ivanitsky, 2005), этот подвид достиг уже Абхазии и теперь по побережью Черного моря может расселяться навстречу европейским сипухам. Но другой экземпляр сипухи, добытой 27.09.2005 г. в Абхазии, судя по фотографиям, предоставленным А. Н. Иваницким, больше соответствует *T. a. alba*.

Форма *T. a. erlangeri*, судя по топографии ареала (см. рис. 9), населяет в Турции, по-видимому, в основном сухие юго-восточные районы, прилегающие к Сирии, Ираку, Ирану и Армении, а вдоль южного берега Черного моря в сторону Колхиды расселяется, очевидно, *T. a. alba*, характерная для более влажных западных районов Средиземноморья. Но на северо-западе Турции существует также зона интерградации *T. a. alba* и *T. a. guttata* (Kasperek, 1986). Поэтому для выяснения реальной картины распространения разных подвидов сипухи в Турции требу-

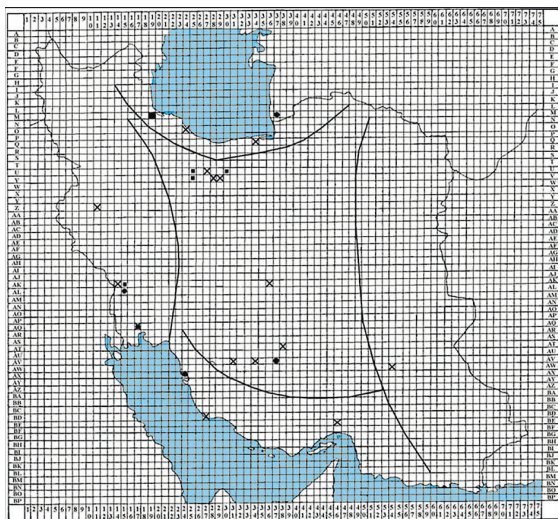


Рис. 8. Расселение сипухи в Иране. Три встречи в 1970-е гг. на юго-западе Ирана показаны большими кружками; подтвержденное гнездование в 2007 г. в Гиляне отмечено большим квадратом; возможные гнездовые находки обозначены мелкими квадратами; остальные встречи после 1990 г. указаны крестиками (по: Osaei et al., 2007)

Fig. 8. Expansion of the Barn Owl in Iran. Three records in the 1970s in the southwestern Iran are shown with large circles; confirmed nesting in 2007 in Gilan is marked with a large square; possible nest finds are indicated by small squares; other meetings after 1990 are indicated by crosses (from Osaei et al., 2007)

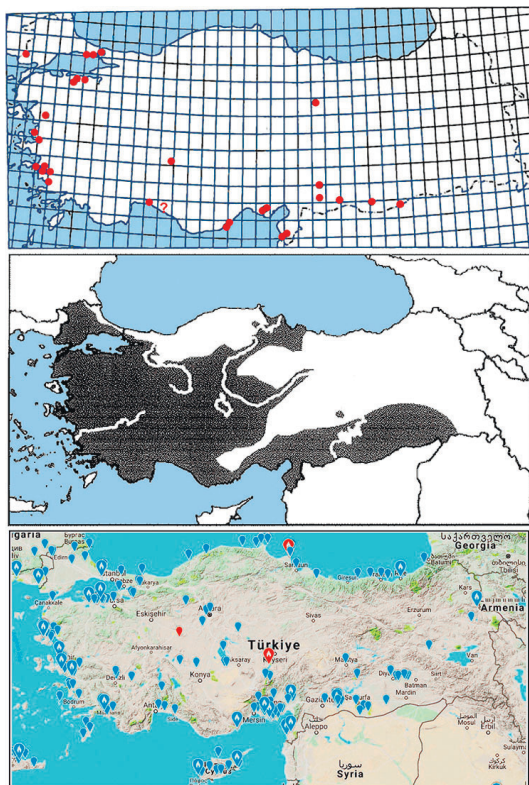


Рис. 9. Расселение сипухи в Турции в конце XX – начале XXI в. (по: Kasparek, 1986; Kirwan et al., 2008; Göçer, Johnson, 2018)

Fig. 9. Expansion of the Barn Owl in Turkey at the end of the 20th – beginning of the 21st centuries (from Kasparek, 1986; Kirwan et al., 2008; Göçer, Johnson, 2018)

на 10.02.2014 г. в Адлере, а в сентябре 2003 г. там же нашли сипуху, близкую к *T. a. alba* (Peklo et al., 2016) (рис. 10).

Последняя форма впервые была отмечена на юге России, вероятно, еще в первой половине XIX в., так как в сентябре 1837 г. близ Одессы поймали живую сипуху очень светлой окраски с полностью белой нижней стороной тела (Nordmann, 1840, p. 111). Н. В. Шарлемань (Charlemagne, 1936, 1938) полагал, что данный экземпляр принадлежал к подвиду *T. a. alba* и включил его в список птиц Украины, однако позже о находке этой формы на севере Евразии больше почти никто не вспоминал (Dementiev, 1936, 1951; Ivanov, 1953; Stepanyan, 1975, 2003). Сейчас же подобные птицы нередко встречаются в разных районах на юге России и Украины (Koshelev, Belashkov, 2002; Farafontov, Bakhtadze, 2003; Bakhtadze, Farafontov,

ется, по заключению турецких специалистов, изучение дополнительных сведений об особенностях их оперения и по генетике птиц из разных районов (Göçer, Johnson, 2018).

Очевидно, что и определение сипух, расселяющихся на юге России, тоже нуждается в более точных методах исследований, поскольку анализ только окраски их оперения недостаточно надежен из-за значительной индивидуальной изменчивости этих птиц и возможного влияния интерградации со смежными подвидами. Тем более что естественный ход расселения отдельных популяций здесь неоднократно нарушался в результате несанкционированных выпусков искусственно выращенных птиц с признаками разных форм (Kostin, 2010, 2020; Murashov et al., 2016; Bykhalova et al., 2017; Gozhko, Lokhman, 2020). Кроме того, в результате спонтанной дисперсии на юг России могут залетать из Центральной Европы сипухи с фенотипами *T. a. guttata*, скрещиваясь затем здесь с *T. a. alba*. Так, птица с типичными признаками *T. a. guttata* (темно-рыжая снизу и серая сверху) была найдена

2004; Khokhlov et al., 2006, 2010; Gozhko et al., 2010; Petrovich, Redinov, 2010; Naydanov, 2017; Naidanov et al., 2018; Sikorsky, 2021; Semashko, Semashko, 2022).

Характеризуя общее распространение *T. a. alba* и *T. a. guttata* в географическом плане (рис. 11), следует подчеркнуть, что последняя форма более характерна для лесной и лесостепной зон Центральной и Восточной Европы (Charlemagne, 1933, 1938; Peklo, 1994; Snow, Perrins, 1998). Восточная граница ее ареала, начинаясь в Эстонии, где в дупле дерева в с. Кынну Раквереского района в начале мая 1969 г. было осмотрено гнездо сипухи с 5 яйцами (Mank, 1970)*, а позже были отмечены еще 2 летние встречи 25.05.1990 и 13.06.1991 г. (Leibak et al., 1994), дальше идёт на юг к Латвии (Briedis, 1955; Graubits, 1983; Priednieks et al., 1989, p. 332; Snow, Perrins, 1998) и Литве (Paltanavičius, 2007), а затем через Новогрудский, Любанский и Петриковский районы Белоруссии (Dolbik, 1959; Dolbik, Yaminski, 1993; Gritschik et al., 2005; Grichik, Yaminsky, 2006) тянется на юго-восток к Украине, где выводок был найден 23.07.1975 г. в Щорском (Сновском) районе Черниговской области (Kuz'menko, 2005).

Далее граница ареала *T. a. guttata* проходит через Шостку, Конотоп, Лохвицу, Лубны, Золотоношу, Канев и Умань к Балте на севере Одесской области и к Молдавии (Gavrilenko, 1929; Dementiev, 1951; Stepanyan, 1975, 2003; Afanasyev, 1998; Matviyenko, 2009; Belik, Moskalenko, 2018). А в Северном Причерноморье, как и на Балканах (Nankinov, 2002; Kasparek, 1986), сейчас простирается, по-видимому, обширная зона интерградации *T. a. guttata* и *T. a. alba*. Рыжие птицы с фенотипом *T. a. guttata* изредка наблюдаются также в Крыму (Sikorsky, 2021) и даже в Предкавказье (рис. 12). Но залетных белых особей, сходных с *T. a. alba*, можно случайно встретить и далеко на севере – в Латвии и

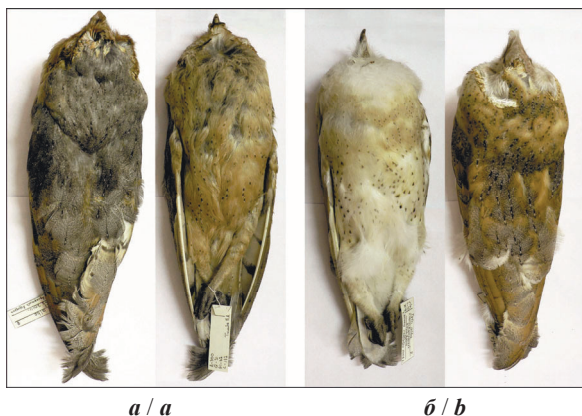


Рис. 10. Разные формы сипух, добытых в Адлере, вид сверху и снизу (по: Peklo et al., 2016): *a* – самка, 10.02.2014; *б* – самка, сентябрь 2003 г.

Fig. 10. Various forms of the Barn Owls caught in Adler, top and bottom views (from Peklo et al., 2016): *a* – female, February 10, 2014; *b* – female, September 2003

* Гнездо сипухи в с. Кынну (Mank, 1970) позже в сводке по орнитофауне Эстонии не упоминается (Leibak et al., 1994), что позволяет предполагать возможную ошибку в определении наблюдавшихся там птиц. Эстонию не включают в границы гнездового ареала сипухи также и в последних сводках по орнитофауне Северной Евразии (Stepanyan, 1975, 2003; Osieck, Shawyer, 1997; Snow, Perrins, 1998; Koblik, Arkhipov, 2014; Almasi, Roulin, 2020 и др.). Однако упомянутая находка гнезда в Эстонии, насколько известно, формально никем не была дезавуирована.

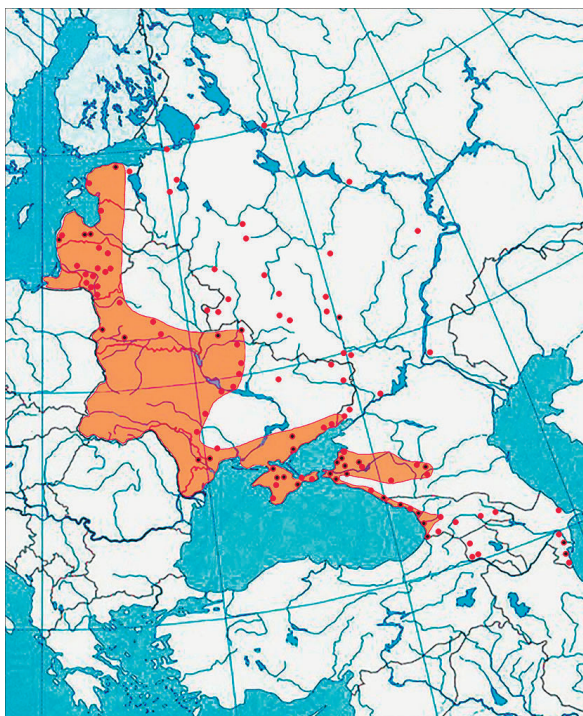


Рис. 11. Распространение сипухи в Северной Евразии в границах бывшего СССР в начале XXI в. Заливка – гнездовой ареал; черно-красные пуансоны – места гнездования; красные пуансоны – встречи одиночных птиц

Fig. 11. Distribution of the Barn Owl in Northern Eurasia within the borders of the former USSR at the beginning of the 21st century. Pouring marks the breeding area; black/red punches – nesting sites; red punches – meetings of solitary birds

Nazarov, 2005; Murashov, 2018).

Сипухи неоднократно появлялись также в Смоленской, Калужской, Тульской и Брянской областях (Daniloff, 1864; Menzbir, 1895; Lavrov, 1983; Margolin, 2000; Margolin, Khohlov, 2005; Murashov, 2018), наконец в Орловской, Липецкой и Воронежской областях (Ognev, 1908; Ognev, Vorobyev, 1923; Sarychev, 2009; Nedosekin, 2013; Vengerov, Numerov, 2021). При этом в указанных границах возможны и находки птиц, оседающих на гнездование (например: Ognev, Vorobyev, 1923; Murashov, 2018). Но выраженной экспансии на восток северный подвид в последнее время, по-видимому, не демонстрирует.

Южный подвид *T. a. alba*, характерный для Западного Средиземноморья, сейчас достигает северного Причерноморья, Приазовья, Крыма и Предкавказья и в последние десятилетия быстро расселяется здесь на восток. Восточная форма *T. a. er-*

Санкт-Петербурге (Lobanov, 2015; Plüvurpise *Tyto alba alba*, 2023), в глубине ареала *T. a. guttata* (см. рис. 12).

В ходе послегнездовой дисперсии залетные сипухи – в основном северного подвида *T. a. guttata* – могут достигать Санкт-Петербурга (Malchevsky, Pukinsky, 1983; Gaginetskaya, 2003; Lobanov, 2015), Вологодской области, где 15.11.2009 г. найдена птица, окольцованная в Германии (см. таблицу), возможно – Нижегородской области (Sotnikov, 2002), а также Ульяновской и Волгоградской областей (Borodin et al., 2005; Belik et al., 2022). Сипухи залетают также в Новгородскую область, где в 1990-е гг. погибшая птица была обнаружена у Великого Новгорода (Sviridova, Zubakin, 2000; Ю. В. Фёдоров, А. Л. Мищенко, личн. сообщ.), а 16.04.1997 г. еще одна окольцованная сипуха найдена в Солецком районе (см. таблицу); изредка они отмечаются в Тверской и Рязанской областях (Ivanchev,

langeri распространена в более сухом Восточном Средиземноморье и на Среднем Востоке, расширяя сейчас ареал на восток в Иране и на север – по Азербайджану и Армении.

Птицу, добытую 4 октября 1942 г. в Туркмении, определили сначала как *T. a. alba*, а позже – как *T. a. erlangeri* (Dementiev, 1951, 1952; Sterganyan, 1975, 2003). Судя по фотографиям этой особи, хранящейся в Зоологическом музее МГУ в Москве, которые были предоставлены автору статьи Я. А. Редькиным, это действительно типичная *T. a. erlangeri* (см. рис. 5). Того же мнения придерживается и Я. А. Редькин (личн. сообщ.). Еще одна залетная сипуха была встречена в Туркмении в феврале 1983 г. на горе Душак-Эрекдаг в Центральном Копетдаге (Soryev et al., 1988), но ее таксономический статус остался неясен.



a / a

б / b

Рис. 12. Дальние дисперсanty разных фенотипов, найденные 13.12.2003 г. в Латвии (“alba”) (a) (фото А. Avotiņš (Plīvurpūce *Tyto alba alba*, 2023)) и 29.03.2020 г. в Приморско-Ахтарском районе Краснодарского края (“flammea”) (б) (фото А. Баздырева, сайт: www.european.russia.birding.day)

Fig. 12. Long-distance dispersers of different phenotypes, found on December 13, 2003 in Latvia (“alba”) (a) (photo by A. Avotiņš (Plīvurpūce *Tyto alba alba*, 2023)) and on March 29, 2020 in Primorsko-Akhtarsky district of the Krasnodar region (“flammea”) (b) (photo by A. Bazdyrev, website: www.european.russia.birding.day)

ПРИЧИНЫ И МЕХАНИЗМЫ РАССЕЛЕНИЯ

Среди основных факторов, которые активизировали нынешнее расселение сипухи на юге России, следует считать, очевидно, появление в конце XX в. многочисленных развалин, заброшенных построек и зданий на фермах, в сёлах и городах, где дисперсировавший с запада молодняк находил удобные места для гнездования. Важное значение имело также одновременное распространение пустырей и залежей в окрестностях населенных пунктов, где птицы могли успешно охотиться на грызунов. Наконец, существенную роль сыграло, вероятно, современное потепление климата, особенно в зимний период, что значительно повысило выживаемость молодняка оседлых сипух и увеличило резервный «банк» дисперсантов. В лесной зоне первый и третий факторы в последние десятилетия тоже проявились в полной мере, но там, в более влажном климате, заброшенные в конце XX в. земли быстро зарастают очень густым высокотравьем, кустарниками или лесом и становятся малопригодными для охоты сипух.

Дисперсия же и кочевки молодняка у сипухи, являющейся в общем оседлым видом, достаточно характерны, и до 30% окольцованных птиц отлетают на расстояние более 60 км от места рождения. В Северной Америке, например, разлет ее

птенцов составил в среднем 102.9 ± 162.03 (*SD*) км, причем самки приступали к размножению на расстоянии в среднем 61.4 ± 52.04 км от места рождения, тогда как самцы – в 35.7 ± 36.61 км. Неоднократно отмечали также дальние залеты молодых сипух, которых находили иногда на расстоянии до 800 – 1900 км от места кольцевания (Dementiev, 1951; Bruce, 1999; Zubkov, 2005; Marti et al., 2020). А две сипухи, окольцованные птенцами в Германии, через 180 и 274 дня, в декабре и феврале, были обнаружены на юге Ростовской области на расстоянии 2257 – 2298 км от места рождения (см. таблицу).

При благоприятных синоптических условиях и высокой численности грызунов сипухи размножаются 2 и даже 3 раза в год, начиная гнездиться в феврале – марте и заканчивая в октябре – ноябре, изредка даже в декабре – январе, при этом откладывая в гнезда до 4 – 8, а иногда до 10 – 13 яиц (Charlemagne, 1933; Nankinov, 2002; Grishanov, 2005; Zubkov, 2005; Naidanov et al., 2018; Mnatsakanov et al., 2020; Marti et al., 2020 и др.). Благодаря тому что численность грызунов к осени обычно увеличивается, вторые кладки сипух в «мышинные годы» тоже могут возрасти с 4 – 5 до 6 – 8 яиц (Charlemagne, 1933). Благодаря этим адаптациям, численность сипух в результате эффективного размножения может быстро подниматься, обеспечивая при потеплении климата дальнюю дисперсию молодняка в новые районы. Но при глубокоснежье и сильных морозах сипухи в некоторых районах из-за зимней бескормицы могут почти полностью вымирать, нередко исчезая там на более или менее длительный период (Charlemagne, 1933; Nankinov, 2002; Grishanov, 2005; Zubkov, 2005; Plivurpise *Tyto alba alba*, 2023; Р. Матрозис, личн. сообщ.).

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

Популяцию сипухи в Европе в начале XXI в. оценивали от 100 – 210 до 111 – 230 тыс. пар и считали относительно стабильной с флуктуирующей численностью (European Birds..., 2000, 2017; Birds in Europe..., 2004), а в Европейской России оценки популяции повышались в эти же годы с 20 – 70 до 40 – 110 пар (Mischenko et al., 2004, 2017). На юге России в начале XXI в. были известны единичные, случайные встречи сипух, и их численность, по экспертной оценке, составляла тогда до 30 – 100 пар (Belik, 2005), но в настоящее время, учитывая продолжающееся расселение птиц, южная популяция, очевидно, многократно возросла и может насчитывать около 100 – 300 пар (Belik, 2021, перс. данные). Более 30 пар сейчас предполагается в Крыму (Sikorsky, 2021), еще 10 – 20 пар обитает в Калининградской области (Grishanov, 2005, 2010).

Весьма высокой численности достигла группировка сипухи в степях Северного Приазовья, где обилие гнездящихся птиц в 2020 г. местами составляло в среднем около 20 пар на 500 км², а отдельные пары гнездились всего в 50 м друг от друга (В. В. Ветров, личн. сообщ.). Но в Западной Европе средняя гнездовая плотность населения этих птиц в фрагментированных ландшафтах в норме варьировала в пределах 1 – 10 пар/50 км², а изредка превышала даже 12 – 25 пар / 50 км² (Osieck, Sawyer, 1997).

Наиболее крупные популяции в Европе (в тысячах пар) обитают в Испании (50 – 90), Германии (16 – 29), Франции (10 – 50), Италии (6 – 13), Португалии (6 –

9), Греции (3 – 6), Сербии (3 – 5) и Великобритании (3 – 5) (European Birds..., 2017). Для соседних с Россией стран указывали до 5 пар в Латвии, 30 – 70 пар в Литве, 30 – 50 пар в Белоруссии, 25 – 35 пар на Украине, 30 – 50 пар в Молдове, около 500 – 1500 пар в Румынии, 500 – 700 пар в Болгарии и 800 – 1200 пар в Турции. Популяции сипухи в России и Белоруссии считаются растущими, на Украине и в Молдове – флуктуирующими, а в Турции – сокращающимися (Bokotey, Bashta, 2009; Snow, Perrins, 1998; Paltanavičius, 2007; European Birds..., 2017), хотя не все эти оценки можно признать корректными.

К сожалению, учеты численности сипух сопряжены с рядом трудностей, прежде всего, скрытностью этих птиц, которые ведут в основном сугубо ночной образ жизни. Сипухи не отличаются звучным, привлекающим внимание голосом, а в качестве гнездовых убежищ и дневных укрытий предпочитают, как правило, захлащенные развалины старых домов, заброшенные фермы и другие аналогичные постройки по окраинам хуторов и сёл или высокие, труднодоступные здания в городах и посёлках (элеваторы, колокольни и т.п.). Поэтому выслеживание и учеты сипух должны сводиться, прежде всего, к систематическому осмотру и обследованию всех таких мест, подходящих для гнездования этих сов, к выявлению заметных белых пятен птичьего помета на стенах под гнездами или присадами, а также к поиску характерных крупных погадок диаметром около 3 – 5 см, которые имеют округлую или овальную форму и состоят из шерсти и костей мелких млекопитающих. С помощью подручных средств необходимо проверять различные затемненные ниши, люки, чердаки, трубы, большие дупла на деревьях, наконец целесообразно использовать аудиоаппаратуру с записями голосов сипухи для провозирования затаившихся особей. Только при таком подходе можно рассчитывать на корректные результаты учета этих птиц (В. В. Ветров, личн. сообщ.).

В заключение я хочу еще раз искренне поблагодарить всех коллег за помощь в работе, в бескорыстных консультациях, в поисках литературы и предоставлении неопубликованных данных: В. В. Ветрова, В. Ю. Ананяна, Г. Б. Бахтадзе, М. М. Бескаравайного, О. В. Бородина, С. А. Букреева, П. Д. Венгерова, В. И. Воронецкого, Г. В. Гришанова, Н. Н. Ефименко, А. Н. Иваницкого, М. П. Ильюха, А. Ф. Ковшаря, С. М. Косенко, С. Ю. Костина, Р. Матрозиса, А. Л. Мищенко, В. Н. Мосейкина, Я. А. Редькина, Э. А. Рустамова, М. В. Сиденко, П. А. Тильбу, П. С. Томковича, С. П. Харитонова, А. В. Шарикова, Е. Э. Шергалина, А. А. Щербину и др.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Afanashev V. T. *Birds of Sumy Region*. Kyiv, BirdLife Ukraine, 1998. 94 p. (in Russian).
 Almasi B., Roulin A. *Tyto alba* – Common Barn-Owl. *European Breeding Bird Atlas 2: Distribution, Abundance and Change*. Barcelona, European Bird Census Council & Lynx Edicions, 2020, pp. 410–411.
 Ananian V. Yu., Kaloyan G. A., Gyonjyan A. A. The Barn Owl *Tyto alba* – New species in the avifauna of Armenia. *The Russian Journal of Ornithology*, 2021, vol. 30, express-iss. 2057, pp. 1718–1727 (in Russian).
 Appak B. A. About records of rare bird species in the Crimea. *Berkut*, 2001, vol. 10, iss. 2, pp. 152 (in Russian).

- Ashoori A., Alinejad H., Hamraz A. Recent breeding records and status of the Barn Owl *Tyto alba* in Gilan province, northern Iran. *Sandgrouse*, 2011, vol. 33, pp. 120–121.
- Bakhtadze G. B., Farafontov A. V. On the subspecies affiliation of the Barn Owl (*Tyto alba* Scopoli) from the Central Caucasus. In: *Problems of Development of Biology and Ecology in the North Caucasus*. Stavropol, North Caucasus State Technical University Publ., 2004, pp. 14–20 (in Russian).
- Belik V. P. Cadastre of the nesting avifauna of Southern Russia. *Strepet*, 2005, vol. 3, iss. 1-2, pp. 5–37 (in Russian).
- Belik V. P. Spoonbill *Platalea leucorodia* Linnaeus, 1758. In: *Birds of Russia and Adjacent Regions: Pelicaniformes, Ciconiiformes, Phoenicopteriformes*. Moscow, KMK Scientific Press, 2011, pp. 470–497 (in Russian).
- Belik V. P. To studying of range dynamics of the Cetti's Warbler in the Eastern Europe. *Strepet*, 2012, vol. 10, iss. 1, pp. 78–92 (in Russian).
- Belik V. P. Distribution and character of presence of the nightingales (*L. luscinia* et *L. megarhynchos*) in the North Caucasus and in the South of Russia. *Strepet*, 2015, vol. 13, iss. 2, pp. 51–85 (in Russian).
- Belik V. P., Moskalenko V. M. Avifaunistic rarities of the Sumy Polissya. 2. Non-Passeriformes. *Berkut*, 2018, vol. 27, iss. 1, pp. 1–38 (in Russian).
- Belik V. P. Summer avifauna in the foothill areas of the North Caucasus between the Laba and Kuban rivers. *The Russian Journal of Ornithology*, 2019, vol. 28, express-iss. 1799, pp. 3333–3407 (in Russian).
- Belik V. P. *Birds of Southern Russia: in 2 volumes. Vol. 1: Non-Passerines. Materials for the inventory*. Rostov-on-Don, Taganrog, Southern Federal University Press, 2021. 812 p. (in Russian).
- Belik V. P., Guguyeva E. V., Pimenov V. N. Birds of the Volgograd Trans-Volga region. Report 1: Non-passerines. *Selevinia*, 2022, vol. 30, pp. 49–97 (in Russian).
- Belik V. P. *Birds of Southern Russia: in 2 volumes. Vol. 2: Passeriformes. Materials for the inventory*. Rostov-on-Don, Taganrog, Southern Federal University Press, 2023. 618 p. (in Russian).
- Beskaravayny M. M. Barn owl *Tyto alba* (Scopoli, 1769). In: *Red Book of the Republic of Crimea. Animals*. Simferopol, PP “ARIAL” LLC, 2015, pp. 354 (in Russian).
- Beskaravayny M. M., Giragosov V. E. *Birds of Sevastopol*. Moscow, KMK Scientific Press, 2023. 180 p. (in Russian).
- Birds in Europe: Population Estimates, Trends and Conservation Status*. Cambridge, Bird-Life International, 2004. 374 p.
- Bogdanov M. Birds of the Caucasus. *Proceedings of the Society of Naturalists at Kazan University*, 1879, vol. 8, iss. 4, pp. 1–188 (in Russian).
- Bokotey A. A., Bashta A.-T. V. Barn owl. In: *Red Book of Ukraine: Fauna*. Kyiv, Global-consulting, 2009, pp. 470 (in Ukrainian).
- Borodin O. V., Barabashin T. O., Korepov M. V., Smirnova S. L. Distribution and numbers of some rare owls in Ulyanovsk Region. In: *Owls of the Northern Eurasia*. Moscow, Russian Bird Conservation Union, 2005, pp. 226–229 (in Russian).
- Briedis A. K. New boundary of the habitat of the Barn Owl in the Latvian SSR. *Priroda*, 1955, no. 3, pp. 121 (in Russian).
- Bruce M. D. Family Tytonidae (Barn-owls). In: *Handbook of the Birds of the World. Vol. 5: Barn-owls to Hummingbirds*. Barcelona, Lynx Edicions, 1999, pp. 34–75.
- Bukreev S. A. Data on nesting of the barn owl on the Caucasus. *Strepet*, 2003, iss. 2, pp. 80–81 (in Russian).
- Burakov G. K., Sulik V. G. About findings of the Barn Owl and other rare bird species in Luganshchina. In: *Birds of the Seversky Donets basin. Vol. 6–7: Proceedings of the 6th and 7th*

Conference “Study and Protection of Birds of the Seversky Donets Basin”. Donetsk, Donetsk National University Publ., 2000, pp. 70 (in Russian).

Bykhalova O. N., Shakhparonov V. V., Kudaktin A. N., Lokhman Yu. V. Resettlement of the Barn Owl (*Tyto alba*): Reintroduction or introduction, their impact on the Abrau peninsula ecosystems. *Terrestrial and Adjacent Marine Ecosystems of the Abrau Peninsula: Structure, Biodiversity and Protection. Scientific works*. Moscow, IP I.V. Kazenin, 2017, vol. 4, pp. 163–174 (in Russian).

Charlemagne N. V. Barn Owl and rodents. *Priroda*, 1933, no. 12, pp. 70–72 (in Russian).

Charlemagne M. V. *Zoogeography of the Ukrainian SRR: Materials for the Study of the Geographical Distribution of Terrestrial Vertebrates of the Ukrainian SRR*. Kyiv, Academy of Sciences of the Ukrainian SRR Publ., 1936. 235 p. (in Ukraine).

Charlemagne M. V. *Birds of the Ukrainian SSR (Materials for Fauna)*. Kyiv, Academy of Sciences of the Ukrainian SSR Publ., 1938. 266 p. (in Ukraine).

Chernai A. *Fauna of the Kharkiv Province and Adjacent Places made up mainly on observations during a scientific expedition, done in 1848 and 1849. Vol. 2. Fauna of Mammals and Birds*. Kharkiv, University Press, 1853. 44 p. (in Russian).

Daniloff P. Catalogue des oiseaux, de la partie sud-est du Gouvernement d'Orel. *Bulletin de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou*, 1864, vol. 37, no. 1, pp. 452–464.

Dementiev G. P. Owls. In: *Complete identifier of birds of the USSR*. Moscow, Leningrad, Vsesoiuznoe kooperativnoe obedinennoi izdatel'stvo, 1936, vol. 3, pp. 101–129 (in Russian).

Dementiev G. P. Owls. In: *Birds of the Soviet Union*. Moscow, 1951, vol. 1, pp. 342–429 (in Russian).

Dementiev G. P. *Birds of Turkmenistan*. Ashgabat, Izdatel'stvo AN TSSR, 1952. 547 p. (in Russian).

Diadicheva E. A., Andryuschenko Yu. A., Bronskov A. I., Bashta A.-T. V., Busel V. A., Vetrov V. V., Gavris G. G., Gaidash O. M., Davydenko I. V., Devyatko T. N., Kozodavov S. V., Koshelev A. I., Koshelev V. A., Mezinov A. S., Panchenko P. S., Panchuk A. S., Popenko V. M., Redinov K. A., Formanyuk O. A., Chernichko R. N. Results of observations of birds from the Red Data Book of Ukraine on the north-western Azov Sea coast during the spring-summer period of 2019. In: *Current Studies of Birds of Ukraine*. Melitopol, Branta, 2021, pp. 58–66 (in Russian).

Dickinson E. C., Remsen J. V.-Jr., eds. *The Howard and Moore: Complete Checklist of the Birds of the World, vol. 1: Non-passerines*. 4th ed. Eastbourne, U.K., Aves Press, 2013. 461 p.

Dolbik M. S. *Birds of the Belarusian Polesie*. Minsk, Izdatel'stvo AN BSSR, 1959. 268 p. (in Russian).

Dolbik M. S., Yaminski B. V. Barn Owl. In: *Red Data Book of the Republic of Belarus*. Minsk, Belarusian Encyclopedia, 1993, pp. 62–63 (in Belarusian).

Domashevsky S. V. Barn Owl (*Tyto alba*) in the Crimea. *Vestnik Zoologii*, 1993, no. 4, pp. 55 (in Russian).

European Bird Populations: Estimates and Trends. Cambridge, BirdLife International, 2000. 160 p.

European Birds of Conservation Concern: Populations, Trends and National Responsibilities. Cambridge, BirdLife International, 2017. 170 p.

Eversman E. A. Natural History of Birds of the Orenburg Krai. *The Natural History of the Orenburg Krai*. Kazan, Tipography of the Imperial Kazan University, 1866, pt. 3. 622 p. (in Russian).

Farafontov A. V., Bakhtadze G. B. Finding of Barn Owl (*Tyto alba*) in central part of the area north of the Caucasus. *Ornithologia*, 2003, vol. 30, pp. 185 (in Russian).

Gaginskaya A. R. The records of Barn Owl *Tyto alba* in the Leningrad province. *The Russian Journal of Ornithology*, 2003, vol. 12, express-iss. 248, pp. 1456 (in Russian).

Galvez R. A., Gavashelishvili L., Javakhishvili Z. *Raptors and Owls of Georgia*. Tbilisi, GCCW and Buneba Print Publishing, 2005. 128 p.

- Gavrilenko N. I. *The Birds of the Governement Poltava*. Poltava, Poltava Union of Hunters, 1929. 133 p. (in Russian).
- Gladkov N. A., Dementiev G. P., Ptushenko E. S., Sudilovskaya A. M. *A Key to Birds of the USSR*. Moscow, Vysshaya shkola, 1964. 536 p. (in Russian).
- Göçer E., Johnson D. H. The Barn Owl (*Tyto alba*) in Turkey. *Ela Journal of Forestry and Wildlife*, 2018, vol. 7, iss. 3–4, pp. 500–506.
- Gozhko A. A., Lokhman Yu. V. Barn Owl. In: *Atlas of Breeding Birds of the European Part of Russia*. Moscow, Phytos XXI, 2020, pp. 445–446 (in Russian).
- Gozhko A. A., Esipenko L. P., Khokhlov A. N., Ilyukh M. P. Peculiarities of biology and behavior of the Barn Owl in captivity. *Kavkazskii ornitologicheskii vestnik*, 2010, iss. 22, pp. 17–22 (in Russian).
- Gozhko A. A., Esipenko L. P., Khokhlov A. N., Ilyukh M. P., Bakuta D. N. Notes on some birds of the lower Kuban. Communication 2. *Kavkazskii ornitologicheskii vestnik*, 2011, iss. 23, pp. 19–20 (in Russian).
- Graubits G. Barn owl. In: *Birds of Latvia: Territorial Distribution and Number*. Riga, Zinatne, 1983, pp. 125–126 (in Russian).
- Grichik V. V., Yaminsky B. V. Barn Owl. In: *Red Data Book of the Republic of Belarus: Animals*. 2nd ed. Minsk, Belarusian Encyclopedia named after Petrus Brovka, 2006, pp. 135–137 (in Russian).
- Grishanov G. V. Owls in Kaliningrad Region: Evaluation of the long-term changes and present state of the populations. In: *Owls of the Northern Eurasia*. Moscow, Russian Bird Conservation Union, 2005, pp. 102–111 (in Russian).
- Grishanov G. V. Barn Owl. In: *Red Data Book of the Kaliningrad Region*. Kaliningrad, Immanuel Kant Russian State University Publ., 2010, pp. 68 (in Russian).
- Gritschik W. W., Tishechkin A. K., Pozhach A. N., Koloskov M. N. Owls of Belarus: Status, distribution, numbers and state of knowledge. In: *Owls of the Northern Eurasia*. Moscow, Russian Bird Conservation Union, 2005, pp. 116–120 (in Russian).
- Ilyukh M. P., Khokhlov A. N. *Birds of Prey and Owls of Transformed Ecosystems of the Predcaucasus*. Stavropol, North Caucasian State Technical University Publ., 2010. 760 p. (in Russian).
- Irby L. H. List of birds observed in the Crimea. *Zoologist*, 1857, vol. 2, pp. 5353–5362.
- Ivanchev V. P., Nazarov I. P. Species composition, distribution and some aspects of ecology of owls in Ryazan' Region. In: *Owls of the Northern Eurasia*. Moscow, Russian Bird Conservation Union, 2005, pp. 187–199 (in Russian).
- Ivanov A. I. Strigiformes – Owls. In: *Birds of the USSR*. Moscow, Leningrad, Izdatel'stvo AN SSSR, 1953, pt. 2, pp. 261–286 (in Russian).
- Kasperek M. On the distribution and systematic position of the Barn Owl, *Tyto alba*, in Turkey and adjacent areas. *Zoology in the Middle East*, 1986, vol. 1, pp. 44–51.
- Khokhlov A. N., Ilyukh M. P., Esipenko L. P., Zabolotny N. L. On encounters of the Barn Owl in Slavyansk-on-Kuban. *Kavkazskii ornitologicheskii vestnik*, 2006, iss. 18, pp. 286–288 (in Russian).
- Khokhlov A. H., Ilyukh M. P., Esipenko L. P., Gozhko A. A. New nesting site of the Barn Owl in the south of Russia. In: *Ornithology in Northern Eurasia: Abstracts of the XIIIth International Ornithological Conference of the Northern Eurasia*. Orenburg, Orenburg State Pedagogical University Publ., 2010, pp. 318 (in Russian).
- Kirwan G. M., Boyla K. A., Castell P., Demirci B., Özen M., Welch H., Marlow T. *The Distribution, Taxonomy and Breeding of Turkish Birds*. London, Christopher Helm, 2008. 512 p.
- Koblik E. A., Arkhipov V. Yu. *Avifauna of the States of Northern Eurasia (former USSR): Checklists*. Moscow, KMK Scientific Press, 2014. 171 p. (in Russian).

- König C., Weick F., Becking J.-H. *Owls: A Guide to the Owls of the World*. Sussex, Pica Press, 2009. 528 p.
- Koshelev I. A., Belashkov D. I. The first flight of Barn Owl (*Tyto alba alba*) into Melitopol region in winter 2002. *Branta*, 2002, no. 5, pp. 146–149 (in Russian).
- Kostin S. Yu. General aspects of Crimean avifauna. Communication 2. Experience of revision of avifaunal lists. *Branta*, 2010, no. 13, pp. 89–115 (in Russian).
- Kostin S. Yu. *Catalogue of Birds of the Crimea*. Simferopol, PP “ARIAL”, 2020. 244 p. (in Russian).
- Kucherenko V. M., Prokopenko S. P., Zherebtsova T. A., Zherebtsov D. Yu. Observations of rare bird species in the Crimea in 2013–2017. *Berkut*, 2017, vol. 26, iss. 1, pp. 1–4 (in Ukrainian).
- Kucherenko V., Tovpinets N., Slavinskaya A. Winter diet of Barn Owl (*Tyto alba*) in Crimea. *Birds of Prey of Ukraine and Surrounding Territories: Abstract Book of the V International Conference of Working Group on Birds of Prey and Owls of Ukraine*. Kryvyi Rih, 2019, pp. 25.
- Kucherenko V. M., Tovpinets N. N., Slavinskaya A. V., Yakunin S. N., Kovalenko I. S. The winter diet of the rare *Tyto alba* in contrast to *Asio otus* on Crimea peninsula. *Nature Conservation Research*, 2020, vol. 5, iss. 3, pp. 1–8. <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2020.023>
- Kuz'menko U. V. Number and distribution of owls in the east of the Ukrainian Polesiye. In: *Owls of the Northern Eurasia*. Moscow, Russian Bird Conservation Union, 2005, pp. 264–268 (in Russian).
- Kvartalnov P. V. The black francolin *Francolinus francolinus* – a “forgotten” species of Russian fauna. *The Russian Journal of Ornithology*, 2020, vol. 29, express-iss. 1894, pp. 973–976 (in Russian).
- Kvartalnov P. V., Poyarkov N. D., Popovkina A. B., Dementyev M. N. Barn Owl at the southeastern Azerbaijan. *Berkut*, 2011, vol. 20, iss. 1-2, pp. 111–114 (in Russian).
- Lastukhin A. A. Summer find of the barn owl *Tyto alba* in the south-west of the Crimean peninsula. *The Russian Journal of Ornithology*, 2017, vol. 26, express-iss. 1461, pp. 2571–2573 (in Russian).
- Lavrov M. T. *Animals of the Bryansk Region*. Tula, Priokskoe knizhnoe izdatel'stvo, 1983. 127 p. (in Russian).
- Leibak E., Lilleleht V., Veromann H., eds. *Birds of Estonia. Status, Distribution and Numbers*. Tallinn, Estonian Academy Publishers, 1994. 287 p.
- Lobanov S. G. Finding a barn owl *Tyto alba* at the airport Pulkovo. *The Russian Journal of Ornithology*, 2015, vol. 24, express-iss. 1251, pp. 4147–4148 (in Russian).
- Malandzia V. I., Ivanitsky A. N. Changes in the vertebrate fauna of Abkhazia and adjacent territories (retrospective review). *Bulletin of the Academy of Sciences of Abkhazia*, 2005, iss. 1, pp. 262–270 (in Russian).
- Malchevsky A. S., Pukinsky Y. B. *Birds of the Leningrad Region and Adjacent Territories: History, Biology, Protection*. Leningrad, 1983, vol. 1. 480 p. (in Russian).
- Mank A. J. New migratory and new breeding birds of Estonia. In: *Proceedings of the VII Baltic Ornithological Conference*. Riga, Zinatne, 1970, pt. 3, pp. 25–30 (in Russian).
- Margolin V. A. *Birds of the Kaluga Region. Part 1: Non-Passerines*. Kaluga, Bochkareva, 2000. 336 p. (in Russian).
- Margolin V. A., Khohlov V. V. Retrospective characteristics of fauna and owls' numbers change in Kaluga Region. In: *Owls of the Northern Eurasia*. Moscow, Russian Bird Conservation Union, 2005, pp. 200–205 (in Russian).
- Marti C. D., Poole A. F., Bevier L. R., Bruce M. D., Christie D. A., Kirwan G. M., Marks J. S. Barn Owl (*Tyto alba*), version 1.0. In: Billerman S. M., ed. *Birds of the World*. Ithaca, USA, Cornell Lab of Ornithology, 2020. <https://doi.org/10.2173/bow.brnowl.01>

- Matviyenko M. E. *Essays About Spreading and Ecology of Birds in Sumy Region (60th years 20th century)*. Sumy, Universitetskaya kniga, 2009. 210 p. (in Russian).
- Menzbir M. A. Ornithological fauna of Tula province. *Bulletin de la Societe des Naturalistes de Moscou*, 1879, vol. 54, iss. 1, pp. 307–423 (in Russian).
- Menzbir M. A. *Ornithological Geography of European Russia*. Moscow, Universitetskaya tipografiya, 1882, pt. 1. 525 p. (in Russian).
- Menzbir M. A. *Birds of Russia*. Moscow, Typo-lithography by I. N. Kushnerev and K., 1895, vol. 2. 1120 p. (in Russian).
- Mishchenko A. L., Belik V. P., Ravkin E. S., Borodin O. V., Bakka S. V., Sarychev V. S., Galushin V. M., Krasnov Yu. V., Sukhanova O. V., Lebedeva E. A., Mezhev A. P., Volkov S. V., Antonchikov A. N., Bogomolov D. V., Vinogradov V. G., Garanin V. I., Ivanov A. P., Karyakin I. V., Kosenko S. M., Kostin A. B., Krivenko V. G., Leonov A. P., Muravyev I. V., Piskunov V. V., Rakhimov I. I., Smirnova S. L., Tomkovich P. S., Frolov V. V., Sharikov A. V. *Estimation of Abundance and its Dynamics for Birds of the European Part of Russia (Birds of Europe – II)*. Moscow, Russian Society for Bird Conservation and Study, 2004. 44 p. (in Russian).
- Mischenko A. L., Belik V. P., Borodin O. V., Sarychev V. S., Sukhanova O. V., Krasnov Yu. V., Preobrazhenskaya E. S., Malovichko L. V., Shepel A. I., Yakovleva M. V., Morozov V. V., Volkov S. V., Sharikov A. V., Grishanov G. V., Rykova S. Yu., Yakovlev V. A., Yakovlev A. A., Spiridonov S. N., Lapshin A. S., Rakhimov I. I., Moskvichev A. N., Karyakin I. V., Piskunov V. V., Antonchikov A. N., Muraviev I. V., Korkina S. A., Frolov V. V. *Estimation of Numbers and Trends for Birds of the European Russia ("European Red List of Birds")*. Moscow, Russian Society for Bird Conservation and Study, 2017. 63 p. (in Russian).
- Mnatsekanov R. A., Tilba P. A., Popov S. L. Breeding of the Barn Owl *Tyto alba* in the Priazovsky reserve (Krasnodar krai). *The Russian Journal of Ornithology*, 2020, vol. 29, express-iss. 2014, pp. 6013–6022 (in Russian).
- Murashov A. M. Observations of barn owl in the Tver region in 2017 and 2018. *Moskovska: News of the Program Birds of Moscow and Moscow Region*, 2018, no. 27, pp. 54–55 (in Russian).
- Murashov A. M., Murashova Ya. V., Kirillova E. N., Stroganova A., Romanov V. V., Goryachev V. F., Vinogradov M. "European Barn Owl" Project. *Yearbook: Birds of Prey and Owls in Zoos and Breeding Stations*, 2016, iss. 25, pp. 23–44 (in Russian).
- Naidanov I. S., Mnatsekanov R. A., Popov S. L. The Barn Owl *Tyto alba* occupies a new breeding station in the Krasnodar krai. *The Russian Journal of Ornithology*, 2018, vol. 27, express-iss. 1709, pp. 6091–6094 (in Russian).
- Naidanov I. S., Mnatsekanov R. A., Popov S. L. Distribution of the Barn Owl in Krasnodar Krai. In: *Second All-Russian Ornithological Congress: Abstract of reports*. Moscow, KMK Scientific Press, 2023, pp. 187 (in Russian).
- Nankinov D. N. Present situation of population of owls in Bulgaria. *Berkut*, 2002, vol. 11, iss. 1, pp. 48–60 (in Russian).
- Naydanov I. S. A new record of the Barn Owl *Tyto alba* in the Krasnodar krai. *The Russian Journal of Ornithology*, 2016, vol. 25, express-iss. 1339, pp. 3508–3510 (in Russian).
- Naydanov I. S. New finds of the Barn Owl *Tyto alba* in the Crimea. *The Russian Journal of Ornithology*, 2017, vol. 26, express-iss. 1477, pp. 3122–3125 (in Russian).
- Nedosekin S. V. *Ornithofauna of the Orel Region and Its Researchers*. Orel, 2013. 132 p. (in Russian).
- Nikolsky A. M. Vertebrate animals of Crimea. *Memoires de l'Academie imperiale des sciences de St. Petersburg*, 1891, vol. 68, no. 4, pp. 1–484 (in Russian).
- Nordmann A. Catalogue raisonne des oiseaux de la faune Pontique. *Voyage dans la Russie meridionale et la Crimée par Mr. A. Demidoff*. Paris, E. Bourdin, 1840, vol. 3, pp. 67–306.

- Ognev S. I. Materials for the fauna of animals, birds and creepers of the southeastern part of Orel province. *Proceedings of the Department of Zoology of the Imperial Society of Amateurs of Natural History, Anthropology and Ethnography*, 1908, vol. 3, no. 9, pp. 10–63 (in Russian).
- Ognev S. I., Vorobyev K. A. *Fauna of Terrestrial Vertebrates of the Voronezh Province*. Moscow, Novaya derevnia, 1923. 255 p. (in Russian).
- Osaei A., Khaleghizadeh A., Sehhatibet M. E. Range extension of the Barn Owl *Tyto alba* in Iran. *Podoces*, 2007, no. 2, pp. 106–112.
- Osieck E., Shawyer C. *Tyto alba* – Barn owl. In: *The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance*. London, T & A D Poyser, 1997, pp. 398–399.
- Paltanavičius S. *Tyto alba* Scopoli, 1769. In: *Lietuvos Raudonoji knyga*. Kaunas, Lututė, 2007, pp. 230.
- Parfyonov E. A., Bayramukova A. A.-A. Fauna of rare species of owls in the south of Stavropol and co-boundary territories. In: *Problems of Development of Biology and Ecology in the North Caucasus: Proceedings of 51 Scientific and Methodical Conference “University Science to the Region”, dedicated to the 75th anniversary of Stavropol State University*. Stavropol, Stavropol State University Publ., 2006, pp. 144–147 (in Russian).
- Peklo O. M. Barn Owl. In: *Red Data Book of Ukraine. Animals*. Kyiv, Ukrainian Encyclopedia, 1994, pp. 362 (in Ukrainian).
- Peklo A. M., Til’ba P. A., Mnatsekanov R. A. The Birds of Prey and Owls in the collections from Northwest Caucasus. *Avifauna of Ukraine*, 2016, iss. 7, pp. 40–50 (in Russian).
- Petrovich Z. O., Redinov K. O. A record of the Barn Owl in Mykolayiv region. *Berkut*, 2010, vol. 19, iss. 1-2, pp. 63, 107 (in Russian).
- Plīvurpūce *Tyto alba alba*. *Latvijas putni*. Riga, 2023. Available at: <http://www.putni.lv/tytalb.htm> (accessed December 10, 2023).
- Priednieks J., Strazds M., Petrins A. *Latvian Breeding Bird Atlas, 1980–1984*. Riga, Zinatne, 1989. 350 p.
- Prokopenko S. P., Beskaravayny M. M. New data about distribution of the Barn Owl *Tyto alba* (Scop.): Tytonidae, Strigiformes in the Crimea. *Branta*, 2009, no. 12, pp. 167–169 (in Russian).
- Pukinsky Y. B. *Life of the Owls*. Leningrad, Leningrad University Publ., 1977. 240 p. (in Russian).
- Sarychev V. S., ed. *Vertebrates of the Lipetsk Region: Cadastre*. Voronezh, Voronezh State University Publ., 2009. 494 p. (in Russian).
- Schmidt S., Gauer K., Agayeva N. *Birdwatching in Azerbaijan – a Guide to Nature and Landscape*. Greifswald, Michael Succow Foundation, 2008. 224 p.
- Semashko V. Yu., Semashko I. V. Finding the Barn Owl *Tyto alba* near Peresyp, Temryuk raion, Krasnodar krai. *The Russian Journal of Ornithology*, 2022, vol. 31, express-iss. 2249, pp. 5053–5054 (in Russian).
- Severtsov N. A. Vertical and horizontal distribution of Turkestan animals. *Reports and Records of Ethnographic Department of Emperor's Society of Friends of Natural History, Anthropology and Ethnography*, 1873, vol. 8, iss. 2. 270 p. (in Russian).
- Shienok A. N., Doronina L. O., Bannikova A. A., Popovkina A. B., Poyarkov N. D. The first records of the Barn Owl *Tyto alba* in the south-western coast of the Caspian sea. In: *Owls of the Northern Eurasia: Ecology, Spatial and Habitat Distribution*. Moscow, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, 2009, pp. 177–180 (in Russian).
- Sikorsky I. A. Peculiarities of distribution of the Barn Owl *Tyto alba* (Scopoli, 1769) in the Crimean Black Sea coast. In: *Menzbir Readings: Proceedings of the International Ornithological Online Conference dedicated to the 165th anniversary of the birth of Acad. M. A. Menzbir: Collection of articles*. Moscow, Berlin, Direct-Media, 2021, pp. 86–91 (in Russian).
- Snow D. W., Perrins C. M., eds. *The Birds of the Western Palearctic. Vol. 1: Non-Passerines*. Oxford, Oxford University Press, 1998. 1008+43 p.

- Somow N. N. *Faune ornithologique du gouvernement de Kharkow*. Kharkow, Tipography of Adolphe Darre, 1897. 680 p. (in Russian).
- Sopyev O. S., Solokha A. V., Bozhko T. P., Kaidun I. A. Species composition, distribution and nesting of birds of the Central Kopetdag. In: *Rare and Poorly Studied Animals of Turkmenistan*. Ashgabat, Ylym, 1988, pp. 39–64 (in Russian).
- Sotnikov V. N. *Birds of the Kirov Region and Adjacent Countries. Vol. 1: Non-Passerines*. Kirov, Triada-S, 2002, pt. 2. 528 p. (in Russian).
- Stepanyan L. S. *Composition and Distribution of Birds of the USSR Fauna. Non-Passeriformes*. Moscow, Nauka, 1975. 372 p. (in Russian).
- Stepanyan L. S. *Conspectus of the Ornithological Fauna of Russia and Adjacent Territories (within the borders of the USSR as a historic region)*. Moscow, Akademkniga, 2003. 808 p. (in Russian).
- Sviridova T. V., Zubakin V. A., eds. *Key Ornithological Areas of Russia. Vol. 1. Key Ornithological Areas of International importance in European Part of Russia*. Moscow, Russian Bird Conservation Union, 2000. 702 p. (in Russian).
- Tatarinov K. A. Nutrition of the Barn Owl in the Lviv region. *Ornithologia*, 1965, vol. 7, pp. 492–493 (in Russian).
- Til'ba P. A. Some rare and insufficiently studied bird species in the Southeast part of Krasnodar region. *Strepet*, 2007, vol. 5, iss. 1-2, pp. 5–18 (in Russian).
- Tilba P. A. Barn Owl. In: *Red Data Book of the Krasnodar Territory. Animals*. 3rd ed. Krasnodar, Krasnodar Krai Administration, 2017, pp. 576–577 (in Russian).
- Til'ba P. A., Mnatsekanov R. A. Owls of Krasnodar Region and the Republic Adygeya. In: *Owls of the Northern Eurasia*. Moscow, Russian Bird Conservation Union, 2005, pp. 269–276 (in Russian).
- Timoshenkov V. A. Barn Owl. In: *Red Data Book of Donetsk Region: Animals. Scientific information guide*. Vinnytsia, Vinnytsia Regional Printing House, 2017, pp. 354 (in Ukrainian).
- Vaurie Ch. *The Birds of the Palearctic Fauna. Non Passeriformes*. London, H. F. & G. Witherby 1965. 763 p.
- Vengerov P. D., Numerov A. D. The records of the Barn Owl *Tyto alba* and the Ural Owl *Strix uralensis* in Voronezh oblast and assessment of their current status. *The Russian Journal of Ornithology*, 2021, vol. 30, express-iss. 2043, pp. 1086–1091 (in Russian).
- Vetrov V. V., Remizov A. Yu., Shkrabaliuk A. P. On the nesting of the barn owl (*Tyto alba* (Scop.)) in the Crimea. In: *Modern Study of Birds of Prey and Owls. Materials of III International Scientific Conference "Birds of Prey of Ukraine"*. Kryvyi Rih, Kryvyi Rih State Pedagogical University, 2008, pp. 55–57 (in Russian).
- Vilks K. A. Population fluctuations of some bird species of the Latvian SSR during the last decades. In: *Migrations of birds in the European part of the USSR*. Riga, Academy of Sciences of the Latvian SSR Publ., 1953, pp. 183–185 (in Russian).
- Voronetsky V. I. The Barn Owl (*Tyto alba guttata* Brehm) and the western Little Owl (*Athena noctua noctua* Scop.) as a candidates to the Red Data Book of Russia. *Ornithologia*, 1998, vol. 28, pp. 136–139 (in Russian).
- Wolters H. E. *Die Vogelarten der Erde*. Hamburg, Berlin, Paul Parey, 1982. 745 S.
- Zarudny N. A. Birds of the Orchik River valley and the surrounding steppe. *Materials to the Knowledge of the Fauna and Flora of the Russian Empire. Zoological Department*, 1892, iss. 1, pp. 138–155 (in Russian).
- Zubkov N. I. Barn owl *Tyto alba* (Scopoli, 1769). In: *Birds of Russia and Adjacent Regions: Strigiformes, Caprimulgiformes, Apodiformes, Coraciiformes, Upupiformes, Piciformes*. Moscow, KMK Scientific Press, 2005, pp. 99–106 (in Russian).

Current expansion of the Barn Owl (*Tyto alba*) (Tytonidae, Aves) in Northern Eurasia

V. P. Belik

*Southern Federal University
105 Bolshaya Sadovaya St., Rostov-on-Don 344006 Russia*

Received: December 18, 2023 / revised: January 17, 2024 / accepted: January 28, 2024 / published: June 28, 2024

Abstract. In the north of Eurasia, until the mid-twentieth century, the Barn Owl (*Tyto alba*) was sporadically distributed only in the Baltic states, in the west of Belarus and Ukraine, and in Moldova. Once, in 1942, a vagrant bird was caught in Turkmenistan also. At the end of the 20th century, reports appeared of rare recordings of barn owls in Eastern Europe, and since the beginning of the 21st century, pronounced expansion of these birds has been noted, observed in the south of Ukraine, Crimea, Ciscaucasia, and Transcaucasia. Different subspecies living in Central and Southern Europe and the Middle East are simultaneously expanding their nesting areas, namely: *T. a. guttata*, *T. a. alba*, and *T. a. erlangeri*. However, visual identification of subspecies and clarification of the direction of their expansion are complicated by the similarity of various forms and their significant individual variability associated with age, sex, intergradation with neighboring subspecies and other factors. The appearance of sedentary barn owls in new places is usually preceded by their post-nesting dispersion, directed in all directions and in some cases reaching 1–2 thousand km from the place of birth. Owing to the expansion of its range, barn owl populations have increased many times in a number of regions over the past decades, but accurate estimates of their numbers there are missing due to the rarity and sporadic nature of new finds, the very secretive lifestyle of these birds and insufficient knowledge of their ecology and ethology in the north of Eurasia. The article examines the taxonomy of various barn owl populations in Northern Eurasia and main diagnostic characteristics of some subspecies living in the north of Eurasia, as well as analyzes features of their historical and current distribution and expansion in Eurasia. The author also discusses possible causes and mechanisms of the barn owl dispersion and touches on information on the dynamics of their numbers in few regions.

Keywords: Barn Owl, range, expansion, Russia, Baltic states, Ukraine, Transcaucasia

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: Belik V. P. Current expansion of the Barn Owl (*Tyto alba*) (Tytonidae, Aves) in Northern Eurasia. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 2, pp. 129–151 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-129-151>

✉ *Corresponding author.* Department of Zoology of Southern Federal University, Russia.

ORCID and e-mail address: Viktor P. Belik: <https://orcid.org/0000-0003-2316-5353>, vpbelik@mail.ru.

Оригинальная статья

УДК 581.552(571.16)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-152-166>

РАЗНОГОДИЧНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *DRACOCEPHALUM RUYSCHIANA* L. (LAMIACEAE, MAGNOLIOPSIDA) В ГОРНОМ АЛТАЕ (РОССИЯ)

Г. Р. Денисова , В. А. Черемушкина, А. Ю. Асташенков, А. А. Гусева

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, д. 101

Поступила в редакцию 02.05.2023 г., после доработки 16.09.2023 г., принята 20.09.2023 г., опубликована 28.06.2024 г.

Аннотация. Рассматривается разногодичная структура двух ценопопуляций (ЦП) *Dracocephalum ruyschiana* L., расположенных в различных эколого-ценотических условиях Горного Алтая. Установлена мономодальность онтогенетических спектров с доминированием зрелых генеративных особей. В онтогенетических спектрах происходит накопление молодых растений и сокращение доли старых особей. Выявлено падение плотности в ЦП 1 с 2004 по 2022 г. и увеличение в ЦП 2 с 2008 по 2022 г. Рассчитанные демографические показатели и показатели скорости развития подтверждают омоложение изученных ЦП. По классификации «дельта-омега» ЦП 1 развивается от стареющей к зрелой, тип ЦП 2 не изменился, она осталась зрелой. Анализ ЦП показал значительную уязвимость демографических показателей от одновременного прорастания семян в связи с их разным покоем и количеством выпавших осадков. Также изменения онтогенетической структуры и демографических показателей в 2022 г. вызваны зарастанием сообществ кустарниками: *Caragana arborescens* Lam., *Spiraea trilobata* L., *Cotoneaster niger* (Ehrh.) Fr. в ЦП 1, наличием ветоши в ЦП 2. **Ключевые слова:** *Dracocephalum ruyschiana*, мониторинг, динамика, онтогенетический спектр, демографические показатели

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

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Денисова Г. Р., Черемушкина В. А., Асташенков А. Ю., Гусева А. А. Разногодичная структура ценопопуляций *Dracocephalum ruyschiana* L. (Lamiaceae, Magnoliopsida) в Горном Алтае (Россия) // Поволжский экологический журнал. 2024. № 2. С. 152 – 166. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-152-166>

 *Для корреспонденции.* Лаборатория популяционной биологии и биоморфологии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН.

ORCID и e-mail адреса: Денисова Гульнора Робеховна: <https://orcid.org/0000-0002-4611-8659>, gulnoria@mail.ru; Черемушкина Вера Алексеевна: <https://orcid.org/0000-0003-1502-7006>, cher51@mail.ru; Асташенков Алексей Юрьевич: <https://orcid.org/0000-0002-5253-0842>, astal@bk.ru; Гусева Александра Алексеевна: <https://orcid.org/0000-0002-3852-2547>, guseva.sc@list.ru.

РАЗНОГОДИЧНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

ВВЕДЕНИЕ

Устойчивость и продуктивность природных экосистем во многом определяется состоянием слагающих их видовых популяций, поэтому изучению популяций уделяется большое внимание. Структура ценопопуляций (ЦП) рассматривается в качестве важного показателя, который позволяет оценить степень устойчивости вида в сообществе (Работнов, 1950; Уранов, 1975), характер динамических процессов, протекающих в ЦП (Заугольнова, 1976). В настоящее время накоплен большой фактический материал по изучению ценопопуляций разных жизненных форм в разнообразных природно-климатических зонах (Смирнова, 1987; Заугольнова и др., 1988; Жукова, 1995; Злобин, 2009; Таловская, Черемушкина, 2018; Cheryomushkina et al., 2021). В этих работах отражены основные закономерности изменения онтогенетического состава и демографических показателей популяций в зависимости от меняющихся эколого-ценопопуляционных условий. С помощью популяционно-онтогенетического подхода проводится оценка текущего состояния природных популяций и дается прогноз их дальнейшего развития (Заугольнова и др., 1988). Как отмечал Н. В. Глотов (1983), резкие отличия экологических условий, обуславливаемые климатом, эдафическими факторами, могут приводить в действие различные механизмы саморегуляции ЦП. Результаты скрининга популяций вносят существенный вклад в изучение биоразнообразия отдельных флористических районов и биоты в целом. Однако такой подход не дает полного понимания особенностей функционирования популяций под влиянием внешних факторов окружающей среды. Наиболее информативным методом оценки популяций остаются мониторинговые исследования (Шварц, 1980). Эти сведения дают возможность прогнозировать процесс трансформации растительных сообществ под влиянием изменения климата и антропогенной нагрузки. В отдельных регионах России проводятся наблюдения, как за отдельными видами, так и за крупными ценозами (Ермакова, Сугоркина, 2016; Леонова, Крупенина, 2018; Кумачева, Гужвин, 2019; Кириллова, Кириллов, 2023). В Сибири мониторинговые исследования проведены на ключевых видах солончаковых степей Алтайского края (Асташенков и др., 2016; Асташенков, Гребенюк, 2017), песчаных массивов (Таловская и др., 2023), луговых и степных сообществ (Денисова и др., 2022a, б) Тувы. Установлено, что преобразование структуры и демографических параметров ЦП отражает влияние антропогенной нагрузки и изменение природно-климатических условий.

Наш интерес сосредоточен на изучении крупного рода *Dracocephalum* семейства Lamiaceae, представители которого распространены на всех континентах, кроме Арктики и Антарктиды (Буданцев, 1987). *Dracocephalum ruyschiana* L. как элемент естественной флоры широко распространен в Евразии, входит в состав различных растительных сообществ и может быть использован в качестве модельного объекта по изучению характера трансформации растительности Сибири. Первым этапом такой работы служит оценка состояния ЦП во временном континууме.

D. ruyschiana распространен от Скандинавии до Восточной Сибири, заходит на территорию Дальнего Востока, где единственное местонахождение описано в бассейне р. Ту в 10 км к северу от дер. Беловеж (Пробатова, Крестовская, 1995). Южная граница ареала простирается от Закавказья до Северо-Восточного Китая,

проходя через Киргизию и Монголию. Большая часть ареала *D. ruyschiana* расположена на территории России (Губанов и др., 2004). Вид встречается на разных высотах: от 600 м над уровнем моря (над у.м.) в Хакасии до 2600 м над у.м. в высокогорьях Северного Кавказа (Галушко, 1980). Особи *D. ruyschiana* произрастают в разреженных хвойных, березовых и смешанных лесах, на лугах и в степях (Шишкин, 1954), в высокогорьях на лесных полянах, в зарослях кустарников (Галушко, 1980).

Онтогенетическая структура ЦП *D. ruyschiana* была изучена в Якутии (Данилова и др., 2012) и авторами статьи на юге Сибири (Денисова и др., 2019). В этих работах дана комплексная оценка текущего состояния ЦП. Установлено, что на характер онтогенетической структуры влияют конкретные экологические условия (крутизна склона, влажность субстрата, задернованность) и антропогенный фактор.

Цель статьи – выявление особенностей структуры ценопопуляций *Dracocephalum ruyschiana* в разные годы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

D. ruyschiana – короткокорневищный симподиально нарастающий травянистый многолетник, образующий рыхлый куст (Денисова, Ковалева, 2007). Онтогенез особей *D. ruyschiana* исследован ранее в долине р. Сон в Хакасии на овсцово-ковыльно-разнотравном остепненном лугу (Денисова, Ковалева, 2007). Установлено, что онтогенез особей *D. ruyschiana* длится 13 – 18 лет (Денисова и др., 2019).

D. ruyschiana – мезофит (Куминова, 1960). По данным А. Ю. Королюка (2006), вид произрастает на довольно богатых почвах (степень по богатству и засолению – 10), предпочитая увлажнение сухих и свежих лугов и лесов (степень по увлажнению – 57.5).

Геоботанические описания были выполнены по стандартной методике (Лавренко, 1964). Латинские названия видов приведены по сводке «Plants of the World Online» (2023).

Исследование двух ЦП *D. ruyschiana* проведены в Сибири на территории Горного Алтая. ЦП 1 изучена в 2004 и 2022 гг. в Шебалинском районе в окрестностях пос. Верх-Кукуя на высоте 1053 м над у. м. на склоне в 25° южной экспозиции (51°47'06.8" с.ш., 085°25'18.5" в.д.). В 2004 г. на стоповидноосоково-вейниково-разнотравном остепненном лугу с незначительным участием кустарников зарегистрировано 52 вида. Общее проективное покрытие (ОПП) – 85%. Кустарниковый ярус представлен *Spiraea trilobata* L. и *Cotoneaster niger* (Ehrh.) Fr., проективное покрытие которых не превышает 4%. В травянистом ярусе доминировали *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Carex pediformis* C. A. Mey., *Hieracium umbellatum* L., *Ligularia glauca* (L.) O. Hoffm., *Trifolium pratense* L., *Saussurea controversa* DC., *Artemisia laciniata* Willd. За 18 лет число видов, образующих сообщество, практически не изменилось (54 вида). ОПП – 90%. Однако в видовом составе за 18 лет произошли значительные изменения. На закустаренном злаково-стоповидноосоково-разнотравном лугу покрытие кустарников за счет появления *Caragana arborescens* Lam. и разрастания *Spiraea trilobata* и *Cotoneaster niger* увеличилось до 10%. Из разнотравья преобладали *Avenula pubescens* (Huds.) Dumort.,

РАЗНОГОДИЧНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Phleum phleoides (L.) Н. Karst., *Carex pediformis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Geranium sylvaticum* L.

ЦП 2 изучена в 2008 и 2022 гг. в Шебалинском районе на левом берегу р. Могута на высоте 680 м над ур. м. ЦП располагалась в нижней части склона юго-западной экспозиции (51°33'23.9" с.ш., 085°26'12.6" в.д.). ОПП – 65%. В 2008 г. видовое разнообразие разнотравно-стоповидноосокового остепненного луга было представлено 65 видами. Доминировали *Carex pediformis*, *Fragaria viridis* Weston, *Achillea millefolium* L. Присутствовали *Aconitum barbatum* Patr. ex Pers., *Elytrigia repens* (L.) Gould, *Filipendula vulgaris* Moench, *Rubus saxatilis* L. Через 14 лет ОПП составило 70%, но число видов сократилось до 55. Основными доминантами стоповидноосоково-овсянищево-разнотравного луга выступали *Festuca ovina* L. и *Carex pediformis*, на их долю приходилось 45%. Присутствовали *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Fragaria viridis*, *D. ruyschiana*. Остальные виды в сообществе с небольшим покрытием.

Проективное покрытие *D. ruyschiana* во все года исследования остается стабильным и не превышает 1-2%. В обеих ЦП в 2022 г. присутствует ветошь, в ЦП 1 на ее долю приходится 10%, в ЦП 2 – 30%.

При изучении структуры ЦП применен популяционно-онтогенетический подход (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Заугольнова и др., 1988). Онтогенетический спектр описан на основе учета 40 – 170 площадок размером 1 м², заложенных регулярным способом на трансектах шириной 1 м. Онтогенетическое состояние особей *D. ruyschiana* определяли согласно описанному ранее онтогенезу (Денисова, Ковалева, 2007). За счетную единицу принимали особь. При характеристике популяционной структуры использовали представления о характерном спектре (Заугольнова, 1994). Для анализа онтогенетической структуры в качестве интегральных характеристик выбраны следующие демографические показатели: индекс возрастности Δ (Уранов, 1975), индекс эффективности ω (Животовский, 2001), индекс восстановления I_v , индекс замещения I_z (Жукова, 1987), индекс старения $I_{ст}$ (Гло-тов, 1998). Экологическую плотность рассчитывали, исходя из численности особей на единицу обитаемого пространства (Одум, 1986). При приведении показателей плотности к нормальному распределению использовали рекомендации Н. В. Гло-това (1998). Все средние значения плотности, а также значения плотности по каждой площадке были приведены к нормальному распределению с помощью преобразования $x = \ln(n+1)$, где n – число особей на площадке. Потенциальная семенная продуктивность определялась с использованием методики И. В. Вайнагий (1974). Для сравнительной характеристики ЦП рассчитывали скорость развития и специфическую скорость развития ЦП (Жукова, 1995).

Для характеристики климатических условий использованы данные метеостанции Горно-Алтайского центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (ЦГМС) М-2 Усть-Кокса (международный код 36229) с сайта <http://www.pogodaiklimat.ru/> (табл. 1).

Для выявления взаимосвязей между особями разных онтогенетических состояний в каждой ЦП применяли корреляцию Пирсона (ЦП 1, в 2004 г. $n = 40$; в 2022 г. $n = 75$; в ЦП 2 в 2008 г. $n = 170$; в 2022 г. $n = 99$, $p < 0.05$). Коэффициент

корреляции Пирсона оценивали по шкале Чеддока. Для изучения взаимосвязи между признаками ЦП (доля особей каждого онтогенетического состояния), экологической плотностью, ОПП, покрытием ветошью, индексами возрастности, эффективности применили коэффициент корреляции Спирмена ($n = 384, p < 0.05$) (Siegel, Castellan, 1989).

Таблица 1. Средняя температура воздуха и количество выпавших осадков по месяцам (данные ЦГМС М-2 Усть-Кокса, 50°3' с.ш., 85°6' в.д., 978 м над у. м)

Table 1. Average air temperature and amount of precipitation by months (data of the Gorno-Altai Center for Hydrometeorology and Environmental Monitoring M-2 Ust-Koksa, 50°3' N, 85°6' E, 978 m asl)

Год / Year	Средняя температура по месяцам / Average temperature by months, °C					
	Апрель / April	Май / May	Июнь / June	Июль / July	Август / August	Сентябрь / September
2004	3.7	12.1	15.2	16.5	13.9	8.9
2008	3.5	12.3	16.2	18.4	15.6	7.8
2022	4.5	14.5	15.8	15.3	14.1	10.7

Год / Year	Осадки, мм / Precipitation, mm					
	Апрель / April	Май / May	Июнь / June	Июль / July	Август / August	Сентябрь / September
2004	66	28	42	87	88	46
2008	48	12	44	51	62	83
2022	14	5	111	151	54	33

Подготовительную обработку проводили в приложении Microsoft office Excel 2010 (Microsoft Corp.). Статистический анализ проведен с использованием программного пакета Statistica 10 (StatSoft Inc., OK, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Наши исследования установили мономодальность онтогенетических спектров (табл. 2). Во всех спектрах пик приходится на средневозрастные генеративные особи. Центрированный онтогенетический спектр в целом характерен для данного вида и обусловлен его биологией (семенным способом размножения, быстрыми темпами развития особи в начале (прегенеративный период длится 3 – 4 года) и в конце онтогенеза (длительность $g_3 - s - 3 - 4$ года), продолжительностью зрелого генеративного состояния (5 – 7 лет)) (Денисова и др., 2019). В 2022 г. отмечено увеличение доли особей прегенеративного периода и снижение доли особей постгенеративных состояний, в то время как процент генеративных особей в ЦП 1 уменьшился с 80.9 в 2004 г. до 70.6% в 2022 г., а в ЦП 2 практически не изменился (79.5% – 2008 г., 77.3% – 2022 г.). Важной составляющей для появления проростков *D. ruyschiana* является температура и количество выпавших осадков. Так, по данным сайта www.pogodaiklimat.ru, в 2004 и 2008 гг. весна и начало лета были теплыми, но сухими, что также сказалось на отсутствии ювенильных растений в обеих ЦП (см. табл. 2). В 2022 г., несмотря на сухую весну, обильное количество осадков в начале лета определило рост доли прегенеративной фракции.

РАЗНОГОДИЧНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Таблица 2. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Dracocephalum ruyschiana* в разные годы изучения

Table 2. Ontogenetic spectra of the coenopopulations of *Dracocephalum ruyschiana* in different years of study

№ ЦП / No. CP	Год / Year	Онтогенетические состояния / Ontogenetic states, %							
		<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	<i>ss</i>	<i>s</i>
ЦП 1 / CP 1	2004	0	2.6	2.6	3.8	43	34.1	7.6	6.3
	2022	8.1	3.7	11	28.7	28.7	13.2	3.7	2.9
ЦП 2 / CP 2	2008	0	4.6	3.4	17	46.6	15.9	7.9	4.6
	2022	2.2	8.2	8.2	16.5	56.7	4.1	3.1	1.0

Примечание. *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – зрелое генеративное, *g*₃ – старое генеративное, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное.

Note. *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – virginal, *g*₁ – young generative, *g*₂ – mature generative, *g*₃ – old generative, *ss* – subsenile, *s* – senile.

В ЦП 1 увеличение проективного покрытия кустарников *Caragana arborescens*, *Spiraea media* и *Cotoneaster niger* с 2004 по 2022 гг. до 10% также способствовало развитию проростков и ювенильных особей. Под их пологом дольше сохраняется влага, что благоприятно для прорастания семян. Выявлена прямая взаимосвязь между ПП кустарников и особями прегенеративного периода ($j + im + v$) ($r_s = 0.323$, $p = 0.05$). Так, в 2022 г. в ЦП 1 доля молодых растений ($j + im + v$) выросла в 4.5 раза (с 5.2 до 22.8%) по сравнению с 2004 г. (см. табл. 2). Успешный переход из одного состояния в другое молодых растений способствовал также накоплению молодых генеративных особей (28.7%). Обнаружена достоверная корреляция между *im* и *g*₁ в 2022 г. ($r = 0.563$, $p = 0.001$). Резкий спад зрелых особей с 43 до 28.7% в 2022 г. обусловлен нерегулярным прорастанием семян. Сокращение старых генеративных растений и особей постгенеративного периода ($(g_3 + ss + s)$ с 48 до 19.8%) в ЦП связано с естественным старением и отмиранием особей. Экологическая плотность с 2004 г. по 2022 г. уменьшилась в 2 раза (табл. 3).

Таблица 3. Некоторые демографические показатели ценопопуляций (ЦП) *Dracocephalum ruyschiana*

Table 3. Some demographic indicators of the coenopopulations (CP) of *Dracocephalum ruyschiana*

№ ЦП / No. CP	Год / Year	Демографические показатели / Demographic indicators						
		$P_{\text{экол}}$ особ. / м ² / $P_{\text{экол}}$ ind. / m ²	Плотность $\ln(n+1)$ / Density $\ln(n+1)$	Δ	ω	<i>I</i> _в	<i>I</i> _{ст}	<i>I</i> _з
ЦП 1 / CP 1	2004	6.7	2.34	0.61	0.78	0.06	0.14	0.05
	2022	3.32	1.27	0.38	0.71	0.24	0.07	0.3
ЦП 2 / CP 2	2008	1.1	0.33	0.51	0.79	0.09	0.13	0.09
	2022	2.26	0.43	0.41	0.8	0.19	0.04	0.22

Примечание. $P_{\text{экол}}$ – экологическая плотность; ω – индекс эффективности; Δ – индекс возрастности; *I*_в – индекс восстановления; *I*_{ст} – индекс старения; *I*_з – индекс замещения.

Note. $P_{\text{экол}}$ is ecological density; ω – index of efficiency; Δ – index of age; *I*_в – index of recovery; *I*_{ст} – index of aging; *I*_з – index of replacement; CP – coenopopulation.

Сходная тенденция при более низких показателях выявлена при приведении численности особей на учетных площадках к нормальному распределению $\ln(n+1)$.

В ЦП выявлена обратная взаимосвязь численности особей с ОПП ($r_s = -0.736$, $p = 0.05$). В 2022 г. сокращение особей старого генеративного состояния до 13.2% и незначительная доля особей постгенеративного периода (6.6%) в ЦП 1, по сравнению с 2004 г., привели к снижению индекса старения с 0.14 до 0.07 (см. табл. 3). Индексы восстановления и замещения за счет наличия в ЦП 1 молодых особей возросли. Изменения, происходящие в ЦП 1, указывают на ее омоложение, что подтверждается увеличением значений индексов восстановления и замещения. За 18 лет произошла смена типа ЦП: со стареющей в 2004 г. на зрелую в 2022 г. (по классификации $\Delta - \omega$ Л. А. Животовского). Рассчитанные показатели скорости развития (V_Δ) и специфической скорости (r_Δ) развития подтвердили однонаправленные изменения структуры ЦП 1 с 2004 по 2022 гг. в сторону ее омоложения ($V_\Delta = -0.012$, $r_\Delta = -0.019$). Онтогенетический состав ЦП 1 во все годы исследований испытывал лишь флуктуационные изменения.

В ЦП 2 также произошло накопление молодых особей (см. табл. 2). На проращение семян и развитие молодых растений благоприятно сказываются условия, создающиеся под пологом ветоши. Выявлена положительная взаимосвязь между числом ювенильных особей и проективным покрытием ветоши ($r_s = 0.452$, $p = 0.05$). Число молодых особей ($j + im + v$) увеличилось в 2022 г. в 2.3 раза. Статистически установлено, что увеличение виргинильных особей зависит от количества ювенильных и имматурных ($r = 0.379$ и $r = 0.591$, $p = 0.01$ соответственно). Постоянный переход молодых растений в последующее состояние и длительность средневозрастного генеративного состояния определили увеличение доли зрелых особей с 46.6 в 2008 г. до 56.7% в 2022 г. При этом в спектре 2022 г. отмечается резкое сокращение особей старого генеративного состояния и особей постгенеративного периода ($g_3 + ss + s$) с 28.4 до 8.2%. Увеличение ветоши, как показывает статистический анализ, отрицательно сказывается на количестве старых генеративных растений ($r_s = -0.369$, $p = 0.05$). Наличие ветоши приводит к удержанию влаги, что создает условия, ускоряющие старение и отмирание старых особей. Резкое сокращение числа старых генеративных растений привело к сокращению числа особей постгенеративного периода. Выявлена прямая связь между количеством g_3 и s ($r = 0.477$, $p = 0.01$). Нерегулярный характер появления проростков в предыдущие годы также отразился на доле растений в правой части спектра. В ЦП 2 плотность особей *D. ruyschiana* увеличилась в два раза (см. табл. 3). Однако при приведении численности растений на учетных площадках к нормальному распределению плотность практически не меняется, изменяется лишь соотношение особей по онтогенетическим группам. Увеличение числа особей прегенеративного и сокращение числа растений генеративного периодов в 2022 г. способствовали повышению индекса восстановления с 0.09 до 0.19 (см. табл. 3). Индекс замещения, показывающий долю взрослой части популяции, которую может заместить подрост, также вырос с 0.09 в 2008 г. до 0.22 в 2022 г. В то же время уменьшение доли правой части спектра привело к снижению индекса старения (с 0.13 до 0.04). Однако за 14 лет не произошла смена типа ЦП, по классификации $\Delta - \omega$. ЦП 2 осталась зрелой. Несмотря на то что ЦП 2 в течение 14 лет остается зрелой, показатели скорости развития и специфической скорости развития свидетельствуют об ее постепенном омоложении ($V_\Delta = -0.007$, $r_\Delta = -0.014$).

РАЗНОГОДИЧНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Расчет средних скорости развития и специфической скорости развития по модулю за исследуемый период для изученных ЦП показал, что для ЦП 1 $V_{\Delta} = 0.0006$, $r_{\Delta} = 0.001$; для ЦП 2 $V_{\Delta} = 0.0005$, $r_{\Delta} = 0.001$. Размерность показателей отражает масштабы изменчивости онтогенетической структуры. При одинаковой специфической скорости развития (r_{Δ}), скорость развития (V_{Δ}) в ЦП 1 немного выше, чем в ЦП 2.

Таким образом, все изученные ЦП *D. ruyschiana* нормальные, самоподдерживание осуществляется только семенным путем. Как отмечают Р. Milberg и А. Bergtilsson (1997), на семенное размножение *D. ruyschiana* влияет много факторов. Большая часть эремов у особей *D. ruyschiana* образуется в основном в результате перекрёстного опыления, осуществляемого шмелями. Авторами установлено, что семенная продуктивность *D. ruyschiana* зависит от степени изолированности ЦП, видового богатства сообщества и от числа цветков в соцветии. В Горном Алтае исследованные ЦП располагались в сообществах с богатым видовым разнообразием, что больше привлекает шмелей для опыления, чем маловидовые ценозы. Потенциальная семенная продуктивность ЦП колебалась от 468.66 эремов на особь в ЦП 2 (2008 г.) до 536.69 эремов на особь в ЦП 1 (2004 г.). Также установлено, что всхожесть семян зависит от их покоя. Семена *D. ruyschiana*, по данным Э. Я. Муйжарая с соавторами (1983), находятся в глубоком покое, который сохраняется и после воздушно-сухого хранения в течение 6 месяцев. По неопубликованным данным И. Н. Гуськовой, всхожесть семян *D. ruyschiana* из природных местообитаний Сибири через 30 дней составляла всего 1.5 – 2.0% от общего числа семян. Подобные результаты были получены Д. Н. Андросовой (2021) для семян этого вида из Якутии. По данным Д. Н. Андросовой (2021), семена из Якутии сохраняют глубокий покой даже после стратификации в течение трех месяцев при температуре 0 – 3°C. Как отмечает И. Н. Гуськова, всхожесть семян *D. ruyschiana* со временем увеличивается, и после года сухого хранения семян, она составляла от 29.0 до 46.5%. *D. ruyschiana* продуцирует неоднородные семена, с покоем разной глубины, что является приспособлением к выживанию и сохранению ЦП. Видимо, в естественных условиях небольшая часть семян *D. ruyschiana* прорастает сразу после созревания и отделения от материнской особи, а остальные пополняют почвенный банк семян. Неодновременное прорастание семян, сухая весна и начало лета стали причиной отсутствия особей ювенильного состояния в ЦП в 2004 и 2008 гг. В 2022 г. ЦП были представлены особями всех онтогенетических групп. Разрастание кустарников в ЦП 1 и наличие ветоши в ЦП 2 способствовали накоплению подроста. За исследованный период в онтогенетических спектрах не происходит смещение пика. За счет длительности зрелого генеративного состояния (5 – 7 лет) в обеих ЦП наблюдается накопление особей этой группы. Онтогенетический спектр остался центрированным. Процент генеративных особей в ЦП достаточно высок (ЦП 1: 81.01 (2004), 70.59 (2022); ЦП 2: 79.54 (2008), 77.32% (2022)). Анализ плотности во временном ряду показал ее падение в ЦП 1 и увеличение в ЦП 2. Несмотря на небольшие значения индексов восстановления и замещения, ЦП способны обеспечить самоподдержание. Исходя из демографических параметров и показателей скоростей развития происходят однонаправленные изменения структуры ЦП в

сторону их омоложения в 2022 г. Масштабы изменчивости онтогенетической структуры ЦП *D. ruyschiana*, исходя из средних значений скорости развития и специфической скорости развития, на стоповидноосоково-вейниково-разнотравном остепненном лугу сильнее, чем на разнотравно-стоповидноосоковом остепненном лугу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ разногодичной структуры длительно существующих двух ЦП *D. ruyschiana*, расположенных на Горном Алтае, выявил изменения, отражающие колебания долей молодой и старой фракций. ЦП 1 с 2004 по 2022 г. и ЦП 2 с 2008 по 2022 г. перешли от неполночленных к полночленным. Тип онтогенетического спектра остался неизменным – центрированным. Онтогенетический состав ЦП *D. ruyschiana* испытывает омоложение, которое происходит за счет накопления молодых растений и сокращения числа старых особей. Появление ювенильных растений в ЦП носит непостоянный характер. По классификации «дельта-омега» ЦП 1 развивается от стареющей к зрелой, тип ЦП 2 не изменился, ЦП осталась зрелой. Оцениваемые демографические показатели и показатели скорости подтверждают омоложение ЦП.

Таким образом, исследованные ЦП *D. ruyschiana* устойчивые. Изменения онтогенетической структуры и демографических показателей в 2022 г. вызваны увеличением доли кустарников в ЦП 1, наличием ветоши в ЦП 2, неодновременным прорастанием семян с покоем разной глубины и количеством выпавших осадков. Изменения демографических показателей и онтогенетического состава ЦП *D. ruyschiana* в Горном Алтае можно рассматривать как естественный характер развития, направленный на самоподдержание устойчивости ЦП.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андросова Д. Н. Эколого-биологические особенности прорастания семян травянистых растений природной флоры центральной Якутии при интродукции: дис. ... канд. биол. наук. Якутск, 2021. 181 с.

Асташенков А. Ю., Гребенюк А. В. Морфологическая адаптация особей и онтогенетическая структура ценопопуляций *Limonium gmelinii* (Plumbaginaceae) в условиях Кулундинской степи (Алтайский край) // Ботанический журнал. 2017. Т. 102, № 8. С. 1136 – 1149. <https://doi.org/10.1134/S0006813617080063>

Асташенков А. Ю., Черемушкина В. А., Королюк А. Ю. Динамика онтогенетической структуры ценопопуляций доминантов степных сообществ Кулундинской равнины (Алтайский край) // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: материалы Всероссийской конференции / под ред. Н. А. Леоновой. Пенза: Пензенский государственный университет, 2016. С. 21 – 23.

Буданцев А. Л. Система рода *Dracosephalum* (Lamiaceae) // Ботанический журнал. 1987. Т. 72, № 2. С. 260 – 267.

Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826 – 831.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа: в 3 т. Ростов н/Д: Издательство Ростовского университета, 1980. Т. 3. С. 38.

РАЗНОГОДИЧНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

- Глотов Н. В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология. 1983. № 1. С. 3 – 10.
- Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде: материалы II Всероссийского популяционного семинара / под ред. Л. А. Жуковой. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. С. 146 – 149.
- Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России: в 3 т. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. Т. 3. С. 117.
- Данилова Н. С., Иванова Н. С., Борисова С. З. Эколого-биологические особенности и структура ценопопуляций *Dracosephalum ruyschiana* L. в Центральной Якутии // Наука и образование. Биологические науки. Экология. 2012. № 3. С. 33 – 38.
- Денисова Г. Р., Ковалева Ю. М. Онтогенез змееголовника Руйша (*Dracosephalum ruyschiana* L.) // Онтогенетический атлас растений / под ред. Л. А. Жуковой. Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2007. Т. 5. С. 175 – 178.
- Денисова Г. Р., Гордеева Н. И., Комаревцева Е. К., Гусева А. А. Структура ценопопуляций *Dracosephalum ruyschiana* (Lamiaceae) на юге Сибири // Ботанический журнал. 2019. Т. 104, № 11 – 12. С. 1712 – 1726. <https://doi.org/10.1134/S0006813619090060>
- Денисова Г. Р., Черемушкина В. А., Астащенко А. Ю. Изменение онтогенетического спектра и плотности ценопопуляции *Dracosephalum imberbe* Bunge (Lamiaceae) в республике Тыва (Россия) за 17 лет // Растительный мир Азиатской России. 2022 а. № 4. С. 300 – 307. <https://doi.org/10.15372/RMAR20220405>
- Денисова Г. Р., Черемушкина В. А., Астащенко А. Ю., Таловская Е. Б. Динамика онтогенетической структуры ценопопуляций *Dracosephalum fruticosum* Stephan (Lamiaceae, Magnoliopsida) в Тыве // Поволжский экологический журнал. 2022 б. № 3. С. 255 – 267. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-3-255-267>
- Животовский Л. А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3 – 7.
- Жукова Л. А. Динамика ценопопуляций луговых растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1987. 32 с.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: Ланар, 1995. 224 с.
- Заугольнова Л. Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве // Ботанический журнал. 1976. Т. 61, № 2. С. 187 – 196.
- Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 70 с.
- Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
- Злобин Ю. А. Популяционная экология растений; современное состояние, точки роста. Сумы: Университетская книга, 2009. 263 с.
- Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Мониторинг растительности Залидовских лугов Калужской области: в 4 ч. М.: Московский государственный педагогический университет, 2016. Ч. 1. 252 с.
- Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Мониторинг популяции *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae, Liliopsida) на северной границе ареала (Республика Коми, Европейская Россия) // Поволжский экологический журнал. 2023. № 4. С. 420 – 436. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-4-420-436>
- Королук А. Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2006. Вып. 12. С. 3 – 38.
- Кумачева В. Д., Гужвин С. А. Степные экосистемы как основа проведения мониторинговых исследований для формирования экологической сети // Фундаментальные основы науки: материалы XIV Международной научно-практической конференции / под ред. Е. Н. Скориковой. Анапа: Издательство «НИЦ ЭСП», 2019. С. 33 – 37.

- Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: Издательство СО РАН, 1960. 449 с.
- Лавренко Е. М. Полевая геоботаника: в 3 т. М.; Л.: Издательство АН СССР, 1964. Т. 3. 554 с.
- Леонова Н. А., Крупенина М. М. Пространственная динамика Присурской дубравы // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2018. № 3 (23). С. 92 – 97. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2018-3-7>
- Муйжаря Э. Я., Плаудис А. А., Казака Р. М., Лимбена Р. Э. Семенное размножение редких видов растений в Национальном парке «Гауя» с целью сохранения генофонда флоры // Охрана флоры речных долин в Прибалтийских республиках / под ред. Л. В. Табака. Рига: Зинатне, 1983. С. 86 – 88.
- Одум Ю. Экология: в 2 т. М.: Мир, 1986. Т. 2. 209 с.
- Пробатова Н. С., Крестовская Т. В. Сосудистые растения советского Дальнего Востока: в 10 т. СПб.: Наука, 1995. Т. 7. 392 с.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. Геоботаника. 1950. Т. 3, № 6. С. 179 – 196.
- Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 206 с.
- Таловская Е. Б., Черемушкина В. А. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Thymus roseus* (Lamiaceae) в Восточном Казахстане // Растительный мир Азиатской России. 2018. № 3. С. 61 – 65. [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-3\(61-65\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-3(61-65))
- Таловская Е. Б., Черемушкина В. А., Асташенков А. Ю., Гордеева Н. И. Состояние ценопопуляций *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) в зависимости от экологических условий // Ботанический журнал. 2023. Т. 108, № 1. С. 3 – 12. <https://doi.org/10.31857/S0006813623010076>
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7 – 34.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
- Шишкин Б. К. Флора СССР. М.; Л.: АН СССР, 1954. Т. 20. С. 439 – 474.
- Cheryomushkina V. A., Bobokalonov K., Boboev M., Kurochkina N. J. Ontogenetic structure of *Ziziphora interrupta* Juz. (Lamiaceae) coenopopulations in Tajikistan // BIO Web of Conferences. 2021. Vol. 38. Article number 00020. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213800020>
- Milberg P., Bertilsson A. What determines seed set in *Dracocephalum ryuschi* L. an endangered grassland plant? // Flora. 1997. Vol. 192. P. 361 – 367.
- Plants of the World Online. Kew: Royal Botanic Gardens, 2023. Available at: <https://powo.science.kew.org> (accessed March 19, 2023).
- Siegel S., Castellan N. J. Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences. New York: McGraw – Hill, 1989. 312 p.

**Different-year structure of the coenopopulations
of *Dracocephalum ruyschiana* L. (Lamiaceae, Magnoliopsida)
in the Altai mountains (Russia)**

G. R. Denisova ✉, V. A. Cheryomushkina, A. Yu. Astashenkov, A. A. Guseva

*Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences
101 Zolotodolinskaya St., Novosibirsk 630090, Russia*

Received: May 2, 2023 / revised: September 16, 2023 / accepted: September 20, 2023 / published: June 28, 2024

Abstract. The different-year structure of two coenopopulations (CP 1 and CP 2) of *Dracocephalum ruyschiana* L. located in different ecological and cenotic conditions of the Altai Mountains is considered. The monomodality of the ontogenetic spectra with the predominance of mature generative individuals has been established. In the ontogenetic spectra, there is an accumulation of young plants and a reduction in the proportion of old individuals. A density drop in CP 1 from 2004 till 2022 and an increase in CP 2 from 2008 till 2022 were revealed. The calculated demographic indicators and those of the development rate confirm the rejuvenation of the studied CP. According to the delta–omega classification, CP 1 develops from aging to mature, while the type of CP 2 has not changed, it remains mature. Our CP analysis shows a significant vulnerability of demographic indicators from non-simultaneous germination of seeds due to their different dormancy and the amount of precipitation. Also, the changes in the ontogenetic structure and demographic indicators in 2022 are caused by overgrowth of the communities with shrubs, namely: *Caragana arborescens* Lam., *Spiraea trilobata* L., *Cotoneaster niger* (Ehrh.) Fr. in CP 1, and the presence of plant debris in CP 2.

Keywords: *Dracocephalum ruyschiana*, monitoring, dynamics, ontogenetic spectrum, demographic indicators

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.

For citation: Denisova G. R., Cheryomushkina V. A., Astashenkov A. Yu., Guseva A. A. Different-year structure of the coenopopulations of *Dracocephalum ruyschiana* L. (Lamiaceae, Magnoliopsida) in the Altai mountains (Russia). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 2, pp. 152–166 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-152-166>

REFERENCES

Androsova D. N. *Ecological and Biological Features of Germination of Seeds of Herbaceous Plants of the Natural Flora of Central Yakutia During Introduction*. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Yakutsk, 2021. 181 p. (in Russian).

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Population Biology and Biomorphology of the Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Gulnora R. Denisova: <https://orcid.org/0000-0002-4611-8659>, gulnoria@mail.ru; Vera A. Cheryomushkina: <https://orcid.org/0000-0003-1502-7006>, cher51@mail.ru; Alexey Yu. Astashenkov: <https://orcid.org/0000-0002-5253-0842>, astal@bk.ru; Alexandra A. Guseva: <https://orcid.org/0000-0002-3852-2547>, guseva.sc@list.ru.

Astashenkov A. Yu., Grebenjuk A. V. Morphological adaptation of individuals and ontogenetic structure of *Limonium gmelinii* (Plumbaginaceae) coenopopulations in conditions of Kulunda steppe (Altay territory). *Botanicheskii zhurnal*, 2017, vol. 102, no. 8, pp. 1136–1149 (in Russian). <https://doi.org/10.1134/S0006813617080063>

Astashenkov A. Yu., Cheremushkina V. A., Koroljuk A. Yu. Dynamics of ontogenetic structure of dominant cenopopulations of steppe communities of the Kulunda plain (Altai territory). In: Leonova N. A., ed. *Modern Concepts of Biosystems Ecology and Their Role in Solving Problems of Nature Conservation and Nature Management: Proceedings of the All-Russian Conference*. Penza, Penza State University Publ., 2016. C. 21–23 (in Russian).

Budantsev A. L. System of the genus *Dracocephalum* (Lamiaceae). *Botanicheskii zhurnal*, 1987, vol. 72, no. 2, pp. 260–267 (in Russian).

Vainagii I. V. About the methodology of studying the seed productivity of plants. *Botanicheskii zhurnal*, 1974, vol. 59, no. 6, pp. 826–831 (in Russian).

Galushko A. I. *Flora Severnogo Kavkaza: v 3 t.* [Flora of the North Caucasus: in 3 vols.]. Rostov-on-Don, Rostov State University Publ., 1980, vol. 3, pp. 38 (in Russian).

Glotov N. V. Assessment of the genetic heterogeneity of natural populations: Quantitative traits. *Ekologiya*, 1983, no. 1, pp. 3–10 (in Russian).

Glotov N. V. On the assessment of age structure parameters of plant populations. In: *Zhizn' populiatsii v geterogennoi srede: materialy II Vserossiiskogo populiatsionogo seminar. Pod red. L. A. Zhukovoi* [Zhukova L. A., ed. The Life of Populations in a Heterogeneous Environment: Materials of the II All-Russian Population Seminar. Yoshkar-Ola, Periodika Marii El Publ., 1998, pp. 146–149 (in Russian).

Gubanov I. A., Kiseleva K. V., Novikov V. S., Tikhomirov V. N. *Illjustrirovannyj opredelitel' rasteniy Srednej Rossii: v 3 t.* [Illustrated Identifier of Plants of Central Russia: in 3 vols.]. Moscow, KMK Scientific Press, 2004, vol. 3, pp. 117 (in Russian).

Danilova N. S., Ivanova N. S., Borisova S. Z. Ecological and biological features and structure of coenopopulations of *Dracocephalum ruyschiana* L. in Central Yakutia. *Science and Education. Biological Sciences. Ecology*, 2012, no. 3, pp. 33–38 (in Russian).

Denisova G. R., Kovaleva Y. M. Ontogeny of *Dracocephalum ruyschiana* L. In: *Ontogeneticheskii atlas rasteniy. Pod red. L. A. Zhukovoy* [Zhukova L. A., ed. Ontogenetic Atlas of Plants]. Yoshkar-Ola, Mari State University Publ., 2007, vol. 5, pp. 175–178 (in Russian).

Denisova G. R., Gordeeva N. I., Komarevtseva E. K., Guseva A. A. Structure of coenopopulations of *Dracocephalum ruyschiana* (Lamiaceae) in the south of Siberia. *Botanicheskii zhurnal*, 2019, vol. 104, no. 11, pp. 1712–1726 (in Russian). <https://doi.org/10.1134/S0006813619090060>

Denisova G. R., Cheremushkina V. A., Astashenkov A. Yu. Changes in ontogenetic spectrum and density of the coenopopulation of *Dracocephalum imberbe* Bunge (Lamiaceae) in Republic of Tuva (Russia) in 17 years. *Flora and Vegetation of Asian Russia*, 2022 a, no. 4, pp. 300–307 (in Russian). <https://doi.org/10.15372/RMAR20220405>

Denisova G. R., Cheryomushkina V. A., Astashenkov A. Yu., Talovskaya E. B. Ontogenetic structure dynamics of coenopopulations of *Dracocephalum fruticosum* Stephan (Lamiaceae, Magnoliopsida) in Tuva. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022 b, no. 3, pp. 255–267 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-3-255-267>

Zhivotovskii L. A. Ontogenetic state, effective density and classification of populations. *Ekologiya*, 2001, no. 1, pp. 3–7 (in Russian).

Zhukova L. A. *Dynamics of Coenopopulations of Meadow Plants*. Thesis Diss. Dr. Sci. (Biol.). Novosibirsk, 1987. 32 p. (in Russian)

Zhukova L. A. *Populiatsionnaya zhizn' lugovykh rastenii* [Population Life of Meadow Plants]. Yoshkar-Ola, Lanar, 1995. 224 p. (in Russian).

РАЗНОГОДИЧНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Zaugolnova L. B. Heterogeneity of cenopopulations structure in time and space. *Botanicheskii zhurnal*, 1976, vol. 61, no. 2, pp. 187–196 (in Russian).

Zaugolnova L. B. *Structure of Populations of Seed Plants and Problems of Their Monitoring*. Thesis Diss. Dr. Sci. (Biol.). Saint Petersburg, 1994. 70 c.

Zaugolnova L. B., Zhukova L. A., Komarov A. S., Smirnova O. V. *Tsenopopuliatsii rastenii (ocherki populiatsionnoi biologii)* [Plant Cenopopulations (Population Biology Essays)]. Moscow, Nauka, 1988. 184 p. (in Russian).

Zlobin Yu. A. *Populiatsionnaia ekologiya rastenii: sovremennoe sostoianie, tochki rosta* [Population Ecology of Plants: Current State, Points of Growth]. Sumy, Universitetskaia kniga, 2009. 263 p. (in Russian).

Ermakova I. M., Sugorkina N. S. *Monitoring rastitel'nosti Zalidovskikh lugov Kaluzhskoy oblasti: v 4 ch.* [Monitoring of Vegetation of Zalidovsky Meadows of Kaluga Region: in 4 parts]. Moscow, Moscow State Pedagogical University Publ., 2016, pt. 1. 252 p. (in Russian).

Kirillova I. A., Kirillov D. V. Monitoring of a *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae, Liliopsida) population on the northern border of its distribution range (Komi Republic, European Russia). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2023, no. 4, pp. 420–436. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-420-436>

Koroliuk A. Iu. Ecological optima of plants in the South of Siberia. *Botanical Studies of Siberia and Kazakhstan*, 2006, iss. 12, pp. 3–38 (in Russian).

Kumacheva V. D., Guzhvin S. A. Steppe ecosystems as a basis for monitoring studies to form an ecological network. In: *Fundamental'nye osnovy nauki: materialy XIV Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii. Pod red. E. N. Skorikovoy* [Skorikova E. N., ed. Fundamental Foundations of Science: Proceedings of the XIV International Scientific and Practical Conference]. Anapa, Izdatel'stvo "NIC ESP", 2019, pp. 33–37 (in Russian).

Kuminova A. V. *Rastitel'nyy pokrov Altaya* [Vegetation Cover of the Altai]. Novosibirsk, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publ., 1960. 449 p. (in Russian).

Lavrenko E. M. *Polevaia geobotanika: v 3 t.* [Field Geobotany: in 3 vols]. Moscow, Leningrad, Izdatel'stvo AN SSSR, 1964, vol. 3. 554 p. (in Russian).

Leonova N. A., Krupenina M. M. Spatial dynamics of Prisursky oak grove. *University Proceedings. Volga Region. Natural Sciences*, 2018, no. 3 (23), pp. 92–97 (in Russian). <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2018-3-7>

Muizharaya E. Ya., Plaudis A. A., Kazaka P. M., Limbena R. E. Seed multiplication of rare plant species in the National park "Gauja" in order to preserve the gene pool of flora. In: *Ohrana flory rechnykh dolin v Pribaltiyskikh respublikah. Pod red. L. V. Tabaka* [Tabak L. V., ed. Protection of River Valley Flora in the Baltic Republics]. Riga, Zinatne, 1983, pp. 86–88 (in Russian).

Odum E. P. *Basic Ecology: in 2 vols.* Moscow, Mir, 1986, vol. 2. 209 p. (in Russian).

Probatova N. S., Krestovskaya T. V. *Plantae Vasculares Orientis Extremi Sovietici: in 10 vols.* Saint Petersburg, Nauka, 1995, vol. 7. 392 p. (in Russian).

Rabotnov T. A. Vital cycle of perennial grasses in meadow coenosis. *Acta Instituti Botanici nomine V. L. Komarovii Academiae Scientiarum URSS, Ser. Geobotanica*, 1950, vol. 3, no. 6, pp. 179–196 (in Russian).

Smirnova O. V. *Struktura travyanogo pokrova shirokolistvennykh lesov* [Grass Cover Structure of Broad-leaved Forests]. Moscow, Nauka, 1987. 206 p. (in Russian).

Talovskaya E. B., Cheryomushkina V. A. Ontogenetic structure of *Thymus roseus* (Lamiaceae) coenopopulations in the East Kazakhstan. *Flora and Vegetation of Asian Russia*, 2018, no. 3, pp. 61–65 (in Russian). [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-3\(61-65\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-3(61-65))

Talovskaya E. B., Cheremushkina V. A., Astashenkov A. Yu., Gordeeva N. I. State of coenopopulations of *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) depending on environmental conditions. *Bo-*

Г. Р. Денисова, В. А. Черемушкина, А. Ю. Асташенков, А. А. Гусева

tanicheskii zhurnal, 2023, vol. 108, no. 1, pp. 3–12 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S0006813623010076>

Uranov A. A. Age composition of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes. *Biologicheskie Nauki*, 1975, no. 2, pp. 7–34 (in Russian).

Shvarts S. S. *Ekologicheskie zakonomernosti evolyucii* [Ecological Regularities of Evolution]. Moscow, Nauka, 1980. 277 p. (in Russian).

Shishkin B. K. *Flora SSSR* [Flora of the USSR]. Moscow, Leningrad, Academy of Sciences of the USSR Publ., 1954, vol. 20, pp. 439–474 (in Russian).

Cheryomushkina V. A., Bobokalonov K., Boboev M., Kurochkina N. J. Ontogenetic structure of *Ziziphora interrupta* Juz. (Lamiaceae) coenopopulations in Tajikistan. *BIO Web of Conferences*, 2021, vol. 38, article no. 00020. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213800020>

Milberg P., Bertilsson A. What determines seed set in *Dracocephalum ryuschi* L. an endangered grassland plant? *Flora*, 1997, vol. 192, pp. 361–367.

Plants of the World Online. Kew, Royal Botanic Gardens, 2023. Available at: <https://powo.science.kew.org> (accessed March 19, 2023).

Siegel S., Castellan N. J. *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. New York, McGraw – Hill, 1989. 312 p.

Оригинальная статья

УДК 574.472+58.056

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-167-189>

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БИОТОПОВ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ С УЧАСТИЕМ *GLOBULARIA* L. (PLANTAGINACEAE, MAGNOLIOPSIDA) В ПРЕДЕЛАХ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОГО ФРАГМЕНТА АРЕАЛА

А. С. Пархоменко , И. В. Шилова, А. О. Кондратьева,
Ю. И. Кулисёва, А. С. Кашин

Саратовский национальный исследовательский государственный университет
имени Н. Г. Чернышевского

Россия, 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83

Поступила в редакцию 28.06.2023 г., после доработки 15.08.2023 г., принята 19.08.2023 г., опубликована 28.06.2024 г.

Аннотация. Представлена оценка диапазонов экологических условий, в которых виды *Globularia bisnagarica* L. и *Globularia trichosantha* Fisch. & C. A. Mey. существуют в составе сообществ, произрастающих на территории Европейской России. Исследования проводили в 25 сообществах с *G. bisnagarica* и 4 сообществах *G. trichosantha*. Оценка экологических режимов фитоценозов по шкалам Д. Н. Цыганова показала, что оба вида обитают в очень узких диапазонах климатических, почвенных факторов и освещения, являясь стеновалентными. Для *G. bisnagarica* при этом, наиболее лимитирующими факторами оказались термоклиматический и фактор освещенности. Факторами, лимитирующими *G. trichosantha* были почвенные характеристики, такие как солевой режим и богатство азотом. По спектру экоморф сообщества двух видов оказались сходны между собой. Подавляющее большинство видов отнесены к степным. Преобладающим типом биоморф выступают гемикриптофиты. По отношению к трофности более половины видов являются мезотрофами. По температурному режиму доминирующей группой являются мезотермы. Диапазон режимов увлажнения в местообитаниях сообществ способствует произрастанию в большей мере видов ксерофитов и мезо-ксерофитов. Из-за специфики местообитаний сообществ с участием *Globularia* на открытых склонах, большинство видов являются гелиофитами. Анализ закономерностей изменения видового состава сообществ от факторов окружающей среды в глобальном масштабе показал, что наибольший вклад в изменения вносят температурные параметры.

Ключевые слова: *Globularia*, растительное сообщество, экологическая валентность, толерантность, экоморфы, видовой состав

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 21-74-00004, <https://rscf.ru/project/21-74-00004/>).

 Для корреспонденции. Ботанический сад Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского.

ORCID и e-mail адреса: Пархоменко Алёна Сергеевна: <https://orcid.org/0000-0002-9948-7298>, parkhomenko_as@mail.ru; Шилова Ирина Васильевна: <https://orcid.org/0000-0002-9828-4229>, schiva1952@yandex.ru; Кондратьева Анна Олеговна: <https://orcid.org/0000-0001-5000-8914>, porova.ao@mail.ru; Кулисёва Юлия Игоревна: <https://orcid.org/0000-0002-3715-5837>, yulya.kuliseva@mail.ru; Кашин Александр Степанович: <https://orcid.org/0000-0002-2342-2172>, kashinas2@yandex.ru.

Для цитирования. Пархоменко А. С., Шилова И. В., Кондратьева А. О., Кулисёва Ю. И., Кашин А. С. Экологическая характеристика биотопов и структура сообществ с участием *Globularia* L. (Plantaginaceae, Magnoliopsida) в пределах восточно-европейского фрагмента ареала // Поволжский экологический журнал. 2024. № 2. С. 167 – 189. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-167-189>

ВВЕДЕНИЕ

Оценка местообитаний по растительному покрову является традиционным подходом в геоботанических и экологических исследованиях.

Фитоиндикационная методика характеристики экологических условий среды имеет «неоспоримое преимущество в том, что растительность принимает среду в своей естественной шкале» (Миркин, Розенберг, 1978, с. 92). Кроме того, данные физико-химических измерений отражают статическое состояние среды, тогда как в растительности отражена её динамика (Вальтер, 1968). В отечественной геоботанике основными инструментами для реализации данного подхода являются экологические шкалы Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956) и Д. Н. Цыганова (Цыганов, 1983).

Необходимо отметить, что шкалы Д. Н. Цыганова, разработанные изначально для флоры хвойно-широколиственных лесов, также могут использоваться исследователями, работающими в других природных зонах. На что указывает сам автор. Как отмечает Д. Н. Цыганов (1983), в градациях шкал можно характеризовать и через них соотносить совершенно разнородные явления и элементы функционирующих экосистем, потому что экологические шкалы суть фитомеры качественного и количественного состояния экологической среды: определённым параметрам состояния индикатора (легко наблюдаемого элемента системы, в нашем случае – растительного покрова) должны соответствовать определённые параметры состояния индиката (трудно наблюдаемого элемента системы, а именно – почвенно-экологических факторов).

Неоднородность среды обитания является одним из основных факторов, влияющих на состав и разнообразие растительных сообществ, поэтому проверка экологических гипотез о взаимодействии глобальных изменений видового состава сообществ с факторами окружающей среды в последние годы получила широкое распространение и продолжает составлять основу для понимания закономерностей распространения видов в любом регионе планеты.

Несмотря на большие ареалы видов *Globularia* и их относительно высокую численность, на территории Европейской России многие аспекты их экологии недостаточно изучены. Например, исследования диапазона значений конкретных экологических факторов, в пределах которого их ценопопуляции могут существовать, расчёт реализованных экологических валентностей к соответствующим факторам и индексов толерантности (бионтности) на северо-восточной границе ареала ранее не проводились.

Целью данного исследования является оценка условий биотопов, в которых обитают ценопопуляции (ЦП) двух редких для территории России реликтовых представителей рода *Globularia* (*G. bisnagarica* и *G. trichosantha*), а также установление диапазонов значений факторов, в которых они могут существовать.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 25 сообществах с *G. bisnagarica*, произрастающих в Волго-Уральском регионе: на Приволжской (VU) и Бугульминско-Белебеевской (BBU) возвышенностях, Сокских Ярах (SYA), Общем Сырте (OS), Зилаирском плато (ZP) и в Северо-Кавказском регионе – на Ставропольской возвышенности (SU). Ранее в этих местообитаниях исследовали пространственную структуру ценопопуляций *G. bisnagarica* (Kondratieva et al., 2021). Также изучены четыре сообщества с *G. trichosantha*: три – в Крымских горах (СМ), одно – на Армянском перевале Большого Кавказа (GC) (рис. 1).

Геоботанические описания сделаны в период с 2019 по 2022 гг. Описание растительного покрова проводилось в пределах пробной площади в 100 м². В сообществах выявлялся флористический состав, определялось обилие видов по шкале Друде, оценивалось общее проективное покрытие (ОПП) и проективное покрытие (ПП) видов. Определение видов велось с использованием Флор и Определителей (Флора СССР, 1934 – 1964; Гроссгейм, 1949; Определитель..., 1972; Флора..., 1974 – 2004; Галушко, 1978, 1980а, б; Определитель..., 1988; Определитель..., 1989; Баккин и др., 2000; Еленевский и др., 2009; Рябина, Князев, 2009; Маевский, 2014; Раков и др., 2014). Видовые названия приведены по Plants of the World Online (POWO, 2023).

При анализе флоры сообществ с видами *Globularia* пользовались опубликованными данными (Матвеев, 2006). К сожалению, по довольно значительной части видов полная эколого-ценотическая характеристика отсутствует, особенно по видам из сообществ с *G. trichosantha*. Некоторые сведения (жизненная форма, ценотическая принадлежность, отношение к субстрату и световому режиму) получены из вышеуказанных Флор и Определителей, а также по результатам личных наблюдений.

Для оценки экологических условий местообитаний видов *Globularia* по растительному покрову списки популяций видов сосудистых растений соответствующих геоботанических описаний были обработаны с использованием программы EcoScaleWin (Зубкова и др., 2008). Оценка экологических режимов фитоценозов произведена с помощью метода пересечения большинства интервалов по 10 амплитудным шкалам Д. Н. Цыганова (Цыганов, 1983).

Для количественной оценки использования каждого фактора видами *Globularia* рассчитывали показатель экологической валентности (*REV*), а для комплекса факторов – индекс толерантности видов (*I_t*) (Экологические..., 2010; Методика..., 2020).

Для распределения видов по фракциям валентности (бионтности) применялся принцип, позволяющий выделить следующие фракции валентности (бионтности) (Экологические..., 2010): стеновалентная (стенобионтная) – *REV* (*I_t*) не превышает 0.33; гемистеновалентная (гемистенобионтная) – от 0.34 до 0.45; мезовалентная

(мезобионтная) – от 0.46 до 0.56; гемиэвривалентная (гемиэврибионтная) – от 0.57 до 0.66; эвривалентная (эврибионтная) – от 0.67 и более.

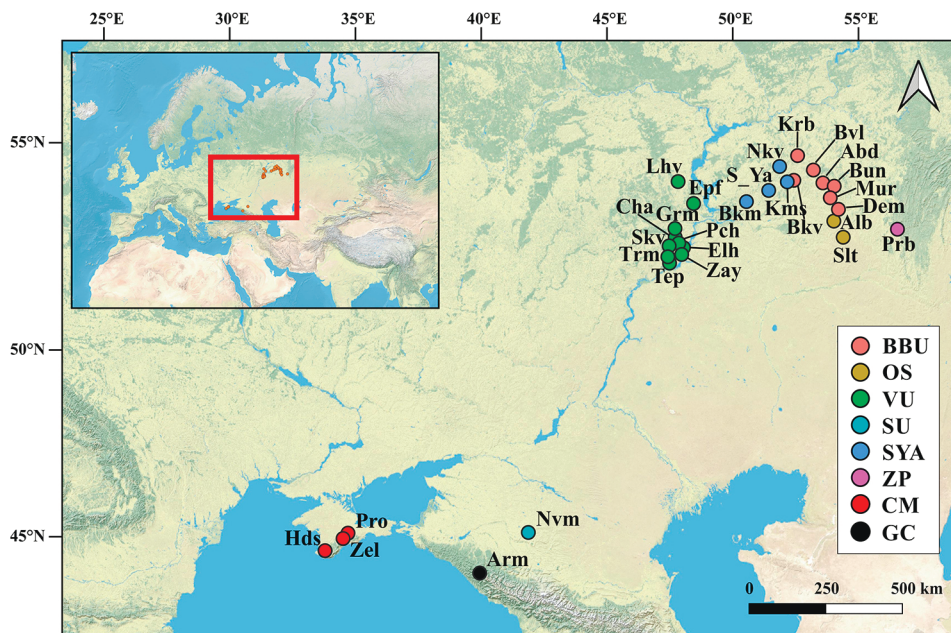


Рис. 1. Местоположение исследованных сообществ с *G. bisnagarica* и *G. trichosantha*: BBU – Бугульминско-Белебеевская возвышенность (Abd, Bun, Mur, Dem (Республика Башкортостан), Krb, Bvl (Республика Татарстан) и Bkv (Оренбургская область)); OS – Общий Сырт (Alb, Slt (Оренбургская область)); VU – Приволжская возвышенность (Lhv, Grm, Cha, Skv (Ульяновская область), Epf (Самарская область), Pch, Elh, Trm, Zay, Tep (Саратовская область)); SU – Ставропольская возвышенность (Nvm (Ставропольский край)); SYA – Сокские Яры (Nkv, Kms, S_Ya, Bkm (Самарская область)); ZP – Зилаирское плато (Prb (Республика Башкортостан)); CM – Крымские горы (Zel, Pro, Hds (Республика Крым)); GC – Армянский перевал Большого Кавказа (Arm (Краснодарский край))

Fig. 1. Location of the studied communities with *G. bisnagarica* and *G. trichosantha*: BBU – Bugulma–Belebey Upland ((Abd, Bun, Mur, Dem (Republic of Bashkortostan), Krb, Bvl (Republic of Tatarstan) and Bkv (Orenburg region)); OS – Obshchy Syrt (Alb, Slt (Orenburg region)); VU – Volga Upland (Lhv, Grm, Cha, Skv (Ulyanovsk region), Epf (Samara region), Pch, Elh, Trm, Zay, Tep (Saratov region)); SU – Stavropol Upland (Nvm (Stavropol territory)); SYA – Sokskie Yary (Nkv, Kms, S_Ya, Bkm (Samara region)); ZP – Zilair Plateau (Prb (Republic of Bashkortostan)); CM – Crimean Mountains (Zel, Pro, Hds (Republic of Crimea)); GC – Armyanskiy pass of Greater Caucasus (Arm (Krasnodar territory))

Выявление глобальных трендов изменчивости видового состава сообществ с участием *G. bisnagarica* и *G. trichosantha*, а также оценка их зависимости от факторов окружающей среды проводились с использованием анализа избыточности на матрице дистанций различия Жаккара (distance based Redundancy Analysis,

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БИОТОПОВ

dbRDA). В качестве объясняющих переменных окружающей среды для каждого местоположения исследованных сообществ использовались значения 19 биоклиматических переменных из открытой базы WorldClim (Fick, Hijmans, 2017) с пространственным разрешением 30 с (~1 км) (табл. 1). Чтобы оценить влияние почвенных характеристик на изменения видового состава сообществ, из базы SoilGrids (Poggio et al., 2021) с пространственным разрешением 250×250 м были получены 8 параметров, характеризующих химический и механический состав почвы (см. табл. 1). Некоторые топографические переменные, такие как высота над уровнем моря, крутизна и экспозиция склона также учитывались в анализе.

Таблица 1. Переменные окружающей среды, используемые в анализе избыточности сообществ с участием *G. bisnagarica* и *G. trichosantha*

Table 1. Environmental variables used in redundancy analysis of the communities with *G. bisnagarica* and *G. trichosantha*

Переменная / Variable	Условное обозначение / Code	Единица измерения / Unit
1	2	3
Среднегодовая температура / Annual mean temperature	bio1	°C
Суточная амплитуда температуры / Mean diurnal range	bio2	°C
Изотермальность / Isothermality	bio3	%
Сезонность температуры / Temperature seasonality	bio4	°C
Максимальная температура наиболее теплого месяца / Maximum temperature of warmest month	bio5	°C
Минимальная температура наиболее холодного месяца / Minimum temperature of coldest month	bio6	°C
Среднегодовая амплитуда колебания температуры / Temperature annual range	bio7	°C
Средняя температура наиболее влажного квартала / Mean temperature of wettest quarter	bio8	°C
Средняя температура наиболее сухого квартала / Mean temperature of driest quarter	bio9	°C
Средняя температура наиболее теплого квартала / Mean temperature of warmest quarter	bio10	°C
Средняя температура наиболее холодного квартала / Mean temperature of coldest quarter	bio11	°C
Среднегодовое количество осадков / Annual precipitation	bio12	мм / mm
Количество осадков самого влажного месяца / Precipitation of wettest month	bio13	мм / mm
Количество осадков самого сухого месяца / Precipitation of driest month	bio14	мм / mm
Сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации) / Precipitation seasonality (coefficient of variation)	bio15	%
Количество осадков наиболее влажного квартала / Precipitation of wettest quarter	bio16	мм / mm
Количество осадков наиболее сухого квартала / Precipitation of driest quarter	bio17	мм / mm
Количество осадков наиболее теплого квартала / Precipitation of warmest quarter	bio18	мм / mm
Количество осадков наиболее холодного квартала / Precipitation of coldest quarter	bio19	мм / mm

Окончание табл. 1
Table 1. Continuation

1	2	3
Содержание органического углерода почвы / Soil organic carbon content	carbon	г/кг / cg/kg
Содержание азота / Nitrogen content	nitrogen	г/кг / cg/kg
pH	pH	—
Объемный вес / Bulk density	bulk	г/см ³ / cg/cm ³
Объем крупнозернистой фракции / Coarse density	coarse	см ³ /дм ³ / cm ³ /dm ³
Содержание глин (глинистость) / Clay content	clay	г/кг / g/kg
Содержание песчаной фракции / Sand content	sand	г/кг / g/kg
Содержание пылеватой фракции / Silt content	silt	г/кг / g/kg
Высота над уровнем моря / Elevation	elevation	м н. ур. м. / m a.s.l.
Угол склона / Slope angle	slope	°
Экспозиция склона / Exposure	exp	сторона света / cardinal

Анализ проводили в среде R (R Core Team, 2023) с использованием пакета vegan (Oksanen, 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сообщества с *G. bisnagarica* в Европейской России приурочены к повышенным элементам рельефа: склонам водоразделов, ложбинам стока, т.е. к тем участкам поверхности, где происходит размыв почвенного слоя и выход на поверхность коренных пород. Крутизна склонов, как правило, составляет от 5 до 45°, чаще – около 10°. Экспозиция склонов преимущественно южная и западная.

В местообитаниях ЦП *G. bisnagarica* на территории Европейской России тип термоклиматического режима (Тм) по Д. Н. Цыганову находится в интервале от суббореального / неморального до неморального (табл. 2).

Таблица 2. Оценка местообитаний *G. bisnagarica* по Д. Н. Цыганову (по средним баллам шкал при большинстве пересечений)

Table 2. Assessment of *G. bisnagarica* habitats according to D. N. Tsyganov (by the average scores of the scales at most intersections)

Экологический фактор / Ecological factor	Балл по шкале / Scale score	Тип режима / Regime type	Ценопопуляции (сообщества) / Coenopopulations (communities)
1	2	3	4
Тм (термоклиматический / thermoclimatic)	8	Суббореальный / неморальный / Subboreal / nemoral	Zay, Cha, Epf, Kms, Krb, Abd
	9	Неморальный / Nemoral	Trm, Nkv, Prb, Bvl, Tep, Pch, Grm, Lhv, Slt, Skv, Elh, S_Ya, Bkm, Alb, Bkv, Dem, Mur, Bun, Nvm
Кп (континентальность климата / climate continentality)	9	Материковый / Mainland	Bkv, Kms, Zay, Skv, Nvm
	10	Материковый / субконтинентальный / Mainland / subcontinental	Trm, Elh, Pch, Grm, Epf, Slt, Alb, Bvl, Lhv, Cha, Nkv, Bun, Dem, Tep, S_Ya, Bkm, Prb, Krb, Mur, Abd
Ом (омброклиматический аридности – гумидности / ombroclimatic aridity–humidity)	6	Мезоаридный / субаридный / Mesoarid / subarid	Mur
	7	Субаридный / Subarid	Lhv, Nkv, S_Ya, Slt, Prb, Krb, Bkv, Tep, Trm, Cha, Dem, Zay, Elh, Pch, Kms, Bkm, Nvm
	8	Субаридный / субгумидный / Subarid / subhumid	Grm, Skv, Epf, Alb, Bvl, Bun, Abd

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БИОТОПОВ

Окончание табл. 2
Table 2. Continuation

1	2	3	4
Cr (криоклиматический / cryoclimatic)	7	Умеренных зим / Temperate winter	Slt, Prb, Mur, S_Ya, Bkm, Bvl, Dem
	8	Умеренных зим / мягких зим / Temperate winter / mild winter	Tep, Cha, Grm, Kms, Alb, Krb, Bun, Abd, Elh, Trm, Lhv, Bkv, Zay, Skv, Pch, Epf, Nkv, Nvm
Hd (увлажнения почв / soil moisture)	8	Среднестепной / лугово-степной / Middle-steppe / meadow-steppe	Epf, Nkv, Bkm, S_Ya, Krb, Abd, Elh, Pch, Skv, Prb, Zay, Slt, Alb, Dem, Mur
	9	Лугово-степной / Meadow-steppe	Tep, Nvm, Bvl, Lhv, Grm, Trm, Cha, Kms
	10	Лугово-степной / сухолесолуговой / Meadow-steppe / dry-forest-meadow	Bkv, Bun
Tr (солевой режим почв / soil salt regime)	7	Довольно богатых почв / Richish soil	Trm, Tep, Zay, Skv, Epf, Slt, Alb, Bun, Nvm, Lhv, Prb, Elh, Pch, Grm, Kms, Dem, Bvl
	8	Довольно богатых / богатых почв / Richish soil / rich soil	Bkv, Abd, Cha, Bkm, Krb, S_Ya, Nkv, Mur
Rc (кислотность почв / soil acidity)	9	Нейтральных почв / Neutral soil	Tep, Trm, Zay, Elh, Pch, Cha, Grm, Skv, Epf, Lhv, Kms, Nkv, S_Ya, Bkm, Slt, Alb, Prb, Bvl, Krb, Bkv, Dem, Mur, Bun, Abd, Nvm
Nt (богатство почв азотом / soil nitrogen richness)	3	Очень бедных азотом почв / Soils very poor in nitrogen	Dem, Zay, Pch, Grm, Skv, Epf, Bkm, Slt, Alb, Bvl, Mur, Nvm, S_Ya, Nkv, Trm
	4	Очень бедных азотом / бедных азотом почв / Soils very poor in nitrogen / soils poor in nitrogen	Prb, Krb, Cha, Abd, Elh, Kms, Bun
	5	Бедных азотом почв / Soils poor in nitrogen	Tep, Lhv
	6	Бедных азотом / достаточно обеспеченных азотом почв / Soils poor in nitrogen / soils with sufficient nitrogen content	Bkv
fH (переменность увлажнения / moisture variability)	6	Слабо переменного / умеренно переменного увлажнения / Slight periodical moistening / periodical moistening	Alb, Bvl, Mur, Bun, Dem, Bkm, Nvm, Skv, Lhv, Trm, Zay, Prb, Pch, Tep, Grm, Kms, S_Ya, Slt
	7	Умеренно переменного увлажнения / Temperate periodical moistening	Nkv, Abd, Elh, Cha, Epf, Krb, Bkv
Lc (освещенность – затенение / Illumination-shading)	2	Открытых / полуоткрытых пространств / Open / partly open spaces	Tep, Trm, Zay, Elh, Pch, Cha, Grm, Skv, Epf, Lhv, Kms, Nkv, S_Ya, Bkm, Slt, Alb, Prb, Bvl, Krb, Bkv, Dem, Mur, Bun, Abd, Nvm

По континентальности климата (Кп) для большей части ЦП *G. bisnagarica* характерен материковый / субконтинентальный режим, а для пяти ЦП – материковый. В отношении омброклиматического режима (Ом) для местообитаний ЦП *G. bisnagarica* определен интервал от мезоаридного / субаридного до субаридного / субгумидного. При первом из указанных типе режима существует лишь одна ЦП (Mur). Большая часть ЦП произрастает в условиях субаридного, семь ЦП – субаридного / субгумидного режима. Криоклиматический режим (Cr) для большинства ЦП *G. bisnagarica* оценён как режим умеренных зим / мягких зим, а для семи – как режим умеренных зим. Тип режима увлажнения (Hd) в ЦП *G. bisnagarica* находится в диапазоне от среднестепного / лугово-степного до лугово-степного / сухолесолугового. При этом большая часть ЦП произрастает при среднестепном / лугово-степном, третья часть – при лугово-степном, а две ЦП – при лугово-

степном / сухолесолуговом типе режима увлажнения. Тип солевого режима (Tr) – от довольно богатых почв до довольно богатых / богатых почв. Две трети ЦП произрастают при первом типе, одна треть – при втором типе солевого режима. По режиму кислотности почвы под всеми ЦП *G. bisnagarica* являются нейтральными.

По шкале богатства почв азотом (Nt) ЦП *G. bisnagarica* отличаются наиболее широким интервалом, занимая четыре ступени шкалы и обитая на почвах от очень бедных азотом почв до бедных азотом / достаточно обеспеченных азотом почв. Большая часть ЦП обитает на очень бедных азотом почвах, семь ЦП – очень бедных азотом / бедных азотом почвах, две – на бедных азотом и одна – на бедных азотом / достаточно обеспеченных азотом почвах.

Переменность увлажнения (fH) в местообитаниях ЦП *G. bisnagarica* от слабо переменного / умеренно переменного до умеренно переменного. Для большинства характерен первый тип режима увлажнения. В отношении освещённости – затенения ЦП *G. bisnagarica* обитают на открытых / полуоткрытых пространствах лугов и степей.

Экологические амплитуды *G. bisnagarica* по отношению к почвенно-климатическим факторам и режиму затенения по шкалам Д. Н. Цыганова представлены в табл. 3.

Анализ диапазонов условий местообитаний *G. bisnagarica* по отношению к различным экологическим факторам показал, что в Европейской России данный вид обитает в очень узких диапазонах климатических факторов: термоклиматического (Tm), континентальности климата (Kn), омброклиматического аридностигумидности (Om) и криоклиматического (Cr), являясь весьма стеновалентным: REV – от 0.03 до 0.11 (см. табл. 3).

Стеновалентным вид является и по отношению к почвенным факторам: увлажнению почвы (Hd), солевому режиму почвы (Tr), богатству почвы азотом (Nt), кислотности (Rc), переменности увлажнения (fH): REV – от 0.05 до 0.27. По отношению к фактору освещённости вид крайне стеновалентен ($REV = 0.001$).

Анализ экологических свойств региональных популяций «краснокнижных» видов растений во флорах трёх регионов Поволжья (Республики Марий Эл и Татарстан, Нижегородская область) показал (Экологические..., 2010), что лимитирующими распространение таких видов могут быть климатические факторы, в первую очередь, термоклиматический и омброклиматический, т. е. общий радиационный баланс и количество осадков. Из почвенных факторов по результатам этих исследований лимитирующими являются влажность и богатство почв, переменность увлажнения. Как видно, та же картина наблюдается для *G. bisnagarica* по результатам нашего анализа. Для ЦП некоторых травянистых, древесных и кустарниковых видов выявлено (Экологические..., 2010), что реализованные экологические валентности в разных регионах (Московская область и Республика Марий Эл) имеют региональные различия, но REV и в том, и в другом регионе в несколько раз меньше потенциальной экологической валентности (PEV). В случае ЦП *G. bisnagarica* можно также ожидать, что в пределах всего ареала PEV будет заметно больше, чем REV , но, скорее всего, не многократно.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БИОТОПОВ

Таблица 3. Экологические амплитуды по шкалам Д. Н. Цыганова и реализованная экологическая валентность (*REV*) *G. bisnagarica* на территории Европейской России

Table 3. Ecological amplitudes according to D. N. Tsyganov's scales and realized ecological valence (*REV*) of *G. bisnagarica* in European Russia

Показатель / Index	Фактор / Factor									
	Tm	Kn	Om	Cr	Hd	Tr	Rc	Nt	fH	Lc
Экологические амплитуды / Ecological amplitudes	+NN	MM+	+DD+	NN+	+CC+	ee+	e	kl+	+ss	G+
<i>REV</i>	0.03	0.09	0.07	0.11	0.06	0.08	0.05	0.27	0.10	0.001

Примечание. Tm – термоклиматический, Kn – континентальности климата, Om – омброклиматический (аридности – гумидности климата), Cr – криоклиматический (морозности климата), Hd – увлажнения почвы, Tr – солевой режим почв, Nt – богатства почв азотом, Rc – кислотности почв, fH – переменности увлажнения, Lc – освещенности – затенения; режимы факторов: N – неморальный, +N – промежуточный между суббореальным и неморальным, M – материковый, M+ – промежуточный между материковым и субконтинентальным, +D – промежуточный между мезоаридным и субаридным, D+ – промежуточный между субаридным и субгумидным, N – умеренных зим, N+ – промежуточный между умеренных зим и мягких зим, +C – промежуточный между среднестепным и лугово-степным, C+ – промежуточный между лугово-степным и сухолесолуговым, e – довольно богатых почв, e+ – промежуточный между режимом небогатых почв и довольно богатых почв; e – нейтральных почв, k – очень бедных азотом почв, l+ – промежуточный между режимом бедных азотом почв и достаточно обеспеченных азотом почв, +s – промежуточный между режимом слабо переменного увлажнения и умеренно переменного увлажнения, s – умеренно переменного увлажнения, G+ – промежуточный между режимом открытых пространств и полукрытых пространств.

Note. Tm – thermoclimatic, Kn – continental climate, Om – ombroclimatic (aridity–humidity of climate), Cr – cryoclimatic (frost climate), Hd – soil moisture, Tr – soil salt regime, Nt – soil nitrogen richness, Rc – soil acidity, fH – moisture variability, Lc – illumination–shading, N – nemoral, +N – intermediate between subboreal and nemoral, M – continental, M+ – intermediate between continental and subcontinental, +D – intermediate between mesoarid and subarid, D+ – intermediate between subarid and subhumid, N – moderate winters, N+ – intermediate between moderate winters and mild winters, +C – intermediate between middle-steppe and meadow–steppe, C+ – intermediate between meadow–steppe and dry-forest meadow, e – rather rich soils, e+ – intermediate between the regime of poor soils and rather rich soils, e – neutral soils; k – very nitrogen-poor soils, l+ – intermediate between the regime of nitrogen-poor soils and sufficiently nitrogen-supplied soils, +s – intermediate between the regime of weakly variable humidification and moderately variable humidification, s – moderately variable humidification, G+ – intermediate between the regime of open spaces and semi-open spaces.

Рассчитанный по совокупности факторов, действующих на ЦП *G. bisnagarica*, индекс толерантности $I_t = 0.09$, что говорит о стенобионтности вида на территории Европейской России.

Сообщества *G. trichosantha* в Европейской России крайне редки и малы по площади. Они приурочены к склонам южной (в Крыму) и восточной (на Северном Кавказе) экспозиции, с выходом на поверхность карбонатных пород и очень тонким слоем протопочвы. Крутизна склонов при этом варьирует от 5 до 45°.

В местообитаниях ЦП *G. trichosantha* на территории Крыма и Северного Кавказа тип термоклиматического режима (Tm) меняется от суббореального / немо-

рального до неморального / субсредиземноморского. В наиболее холодных условиях суббореального / неморального режима обитает ЦП Arm с Армянского перевала Большого Кавказа. В несколько более тёплых условиях существуют крымские ЦП *G. trichosantha*: неморального режима – ЦП Hds, неморального / субсредиземноморского термоклиматического режима – ЦП Pro и Zel (табл. 4).

Таблица 4. Оценка местообитаний *G. trichosantha* в Европейской России по Д. Н. Цыганову (по средним баллам шкал при большинстве пересечений)

Table 4. Assessment of *G. trichosantha* habitats according to D. N. Tsyganov (by the average scores of the scales at most intersections)

Экологический фактор / Ecological factor	Балл по шкале / Scale score	Тип режима / Regime type	Ценопопуляции (сообщества) / Ceno-populations (communities)
1	2	3	4
Тм (термоклиматический / thermoclimatic)	8	Суббореальный / неморальный / Subboreal / nemoral	Arm
	9	Неморальный / Nemoral	Hds
	10	Неморальный / субсредиземноморский / Nemoral / submediterranean	Pro, Zel
Кп (континентальность климата / climate continentality)	8	Субматериковый / материковый / Submainland / mainland	Arm
	10	Материковый / субконтинентальный / Mainland / subcontinental	Hds, Pro, Zel
Ом (омброклиматический аридности – гумидности / ombroclimatic aridity–humidity)	6	Мезоаридный / субаридный / Mesoarid / subarid	Hds, Pro
	7	Субаридный / Subarid	Zel
	8	Субаридный / субгумидный / Subarid / subhumid	Arm
Сг (криоклиматический / cryoclimatic)	8	Умеренных зим / мягких зим / Temperate winter / mild winter	Arm
	9	Мягких зим / Mild winter	Zel
	10	Мягких зим / тёплых зим / Mild winter / open winter	Hds, Pro
Нд (увлажнения почвы / soil moisture)	8	Среднестепной / лугово-степной / Middle-steppe / meadow-steppe	Hds, Zel
	9	Лугово-степной / Meadow-steppe	Pro
	11	Сухолесолуговой / Dry-forest-meadow	Arm
Тр (солевой режим почв / soil salt regime)	6	Небогатых / довольно богатых почв / Poor / richish soils	Arm
	7	Довольно богатых почв / Richish soils	Hds, Zel
	8	Довольно богатых / богатых почв / Richish / rich soils	Pro
Рс (кислотность почв / soil acidity)	8	Слабокислых / нейтральных почв / Slightly acidic / neutral soils	Arm
	9	Нейтральных почв / Neutral soils	Hds, Pro, Zel
Нт (богатство почв азотом / soil nitrogen richness)	3	Очень бедных азотом почв / Soils very poor in nitrogen	Hds, Pro, Zel, Arm
fH (переменность увлажнения / moisture variability)	5	Слабо переменного увлажнения / Slight periodical moistening	Hds
	6	Слабо переменного / умеренно переменного увлажнения / Slight periodical / temperate periodical moistening	Zel, Arm
	7	Умеренно переменного увлажнения / Temperate periodical moistening	Pro

Окончание табл. 4
Table 4. Continuation

1	2	3	4
Лс (освещенность-затенение / Illumination-shading)	2	Открытых / полуоткрытых пространств / Open / partly open spaces	Hds, Pro, Zel, Arm

По континентальности климата (Кн) для ЦП Arm характерен субматериковый / материковый, а для крымских ЦП – материковый / субконтинентальный тип режима. В отношении омброклиматического режима (Om) для местообитаний ЦП *G. trichosantha* так же, как и для ЦП *G. bisnagarica* определён интервал от мезоаридного / субаридного до субаридного / субгумидного. Причём ЦП Arm обитает в условиях субаридного / субгумидного, а крымские ЦП – мезоаридного / субаридного и субаридного омброклиматического режима.

Криоклиматический режим (Cr) в местообитании ЦП Arm – режим умеренных зим / мягких зим. Крымские ЦП *G. trichosantha* произрастают при режиме от мягких зим до мягких / тёплых зим. Тип режима увлажнения (Hd) в местообитании ЦП Arm сухолесолуговой, крымских ЦП – от среднестепного / лугово-степного до лугово-степного. Тип солевого режима (Tr) небогатых / довольно богатых почв характерен для ЦП Arm, а для крымских ЦП – от довольно богатых до довольно богатых / богатых почв. По режиму кислотности для ЦП Arm определены слабо-кислые / нейтральные почвы, для крымских ЦП – нейтральные. По шкале богатства почв азотом (Nt) все исследованные ЦП *G. trichosantha* занимают лишь одно деление шкалы, произрастая на очень бедных азотом почвах. Переменность увлажнения (fH) в местообитаниях ЦП *G. trichosantha* – от слабо переменного до умеренно переменного увлажнения. В отношении освещённости – затенения ЦП *G. trichosantha* обитают на открытых / полуоткрытых пространствах каменистых степей.

Экологические амплитуды *G. trichosantha* по отношению к почвенно-климатическим факторам и режиму затенения по шкалам Д. Н. Цыганова представлены в табл. 5.

Анализ диапазонов местообитаний *G. trichosantha* по отношению к различным экологическим факторам показал, что в Крыму и на Северном Кавказе данный вид, как и *G. bisnagarica* в Европейской России, обитает в очень узких диапазонах климатических, почвенных факторов и освещения, являясь стеновалентным: REV – от 0.03 до 0.15 (см. табл. 5). Рассчитанный по совокупности факторов, действующих на ЦП *G. trichosantha*, индекс толерантности $I_t = 0.08$, что говорит о стенобионтности вида на территории Крыма и Северного Кавказа.

Как подчёркивается (Экологические..., 2010), многие стенобионтные и гемистенобионтные виды, приспособленные к существованию в узких диапазонах по ряду экологических факторов, являются редкими и исчезающими, что в полной мере относится и к *G. bisnagarica*, и к *G. trichosantha*.

Анализ флористического состава сообществ с шаровницей точечной показал, что по биоморфологическому составу подавляющее большинство видов является гемикриптофитами, что типично для умеренно холодных флор Голарктики (рис. 2, а).

Таблица 5. Экологические амплитуды по шкалам Д. Н. Цыганова и реализованная экологическая валентность (*REV*) *G. trichosantha* на территории Европейской России

Table 5. Ecological amplitudes according to D. N. Tsyganov's scales and realized ecological valence (*REV*) of *G. trichosantha* in European Russia

Показатель / Index	Фактор / Factor									
	Tm	Kn	Om	Cr	Hd	Tr	Rc	Nt	fH	Lc
Экологические амплитуды / Ecological amplitudes	+NN+	+MM+	+DD+	+OO+	+Cc	+ee+	+ee	k	rs	G+
<i>REV</i>	0.06	0.07	0.08	0.07	0.11	0.05	0.08	0.03	0.15	0.11

Примечание. N+ – промежуточный между неморальным и субсредиземноморским; +M – промежуточный между субматериковым и материковым; +O – промежуточный между режимом умеренных зим и мягких зим; O+ – промежуточный между режимом мягких зим и теплых зим; c – сухолесолуговой; +e – промежуточный между режимом небогатых почв и довольно богатых почв; +e – промежуточный между режимом слабокислых почв и нейтральных почв; r – слабо переменного увлажнения. Условные обозначения см. табл. 3.

Note. N+ – intermediate between nemoral and sub-Mediterranean; +M – intermediate between subcontinental and continental; +O – intermediate between the regime of moderate winters and mild winters; O+ – intermediate between the regime of mild winters and warm winters; c – dry-forest-meadow; +e – intermediate between the regime of poor soils and rather rich soils; +e – intermediate between the regime of slightly acidic soils and neutral soils; r – weakly variable humidification. See Table 3 for symbols.

Это поликарпические травы, в большинстве – стержнекорневые (*Ajuga glabra*, *Bupleurum falcatum*, *Campanula sibirica*, *Galium octonarium*, *Medicago falcata* и др.), короткокорневищные (*Achillea nobilis*, *Bromus riparius*, *Galium boreale*, *Pentanema hirtum*, *Potentilla incana*, *Psephellus marschallianus*, *Viola ambigua* и др.), длиннокорневищные (*Carex pediformis*, *Coronilla varia*, *Galium verum*, *Origanum vulgare*, *Pentanema oculus-christi*, *Poa compressa*, *Salvia verticillata* и др.), плотнодерновинные злаки (*Festuca valesiaca*, *Koeleria pyramidata*, *Stipa pennata* и др.). В 7 раз меньше в сообществах хамефитов, представленных полукустарниками (*Astragalus albicaulis*, *Genista tinctoria*, *Krascheninnikovia ceratoides*), полукустарничками (*Alyssum lenense*, *Cynanchica tenella*, *Euphorbia glareosa*, *Linum ucranicum*, *Scabiosa isetensis*, *Thymus×cimicinus* и др.), клубнекорневым суккулентом (*Hylotelephium maximum* subsp. *ruprechtii*). Ещё меньше криптофитов, среди которых присутствуют луки (пять видов), *Muscari neglectum*, длиннокорневищные (*Asperula tinctoria*, *Bromus inermis*, *Carex praecox*, *Carex supina*, *Elymus repens*, *Imperata cylindrica*), короткокорневищные (*Asparagus verticillatus*, *Polygonatum officinale*), корнеотпрысковые (*Convolvulus arvensis*, *Sophora alopecuroides*), клубнеобразующие (*Neotinea tridentata*, *Paeonia tenuifolia*), кистекокорневые (*Pedicularis physocalyx*, *Pedicularis sibirica*). Двенадцатью видами представлены фанерофиты, а именно такими деревьями, как *Acer platanoides*, *Malus sylvestris*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Sorbus aucuparia*, кустарниками – *Caragana frutex*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Crataegus curvisepala*, *Euonymus verrucosus*, *Prunus fruticosa*, *Rosa spinosissima* и кустарничком – *Ephedra distachya*. На терофиты приходится 6% флоры, это однолетники: *Acinos arvensis*, *Cerastium brachypetalum* subsp. *tauricum*, *Clinopodium acinos*, *Galium aparine*, *Polygonum patulum*, *Veronica verna* и др.

Рис. 2. Спектр экоморф в сообществах с *G. bisnagarica*: *a* – биоморфы (Ph – фанерофиты, Ch – хамефиты, Hcr – гемикриптофиты, Cr – криптофиты, Th – терофиты), *b* – ценоморфы (Sil – сильванты, SilRu – сильванты-рудеранты, SilCa – сильванты-кальцефиты, Pr – пратанты, PrRu – пратанты-рудеранты, St – степанты, StCa – степанты-кальцефиты, StPs – степанты-псаммофиты, StPtr – степанты-петрофиты, StRu – степанты-рудеранты, Ru – рудеранты), *c* – трофоморфы (OgTr – олиготрофы, MsTr – мезотрофы, MgTr – мегатрофы, Ps – паразиты, Pps – полупаразиты), *d* – гигроморфы (Ks – ксерофиты, MsKs – мезоксерофиты, KsMs – ксеромезофиты, Ms – мезофиты, MsHgr – мезогигрофиты, HgrMs – гигромезофиты), *e* – гелиоморфы (He – гелиофиты, ScHe – сциогелиофиты, HeSc – гелиосциофиты, Sc – сциофиты), *f* – термоморфы (MgT – мегатермы, MsT – мезотермы, OgT – олиготермы)

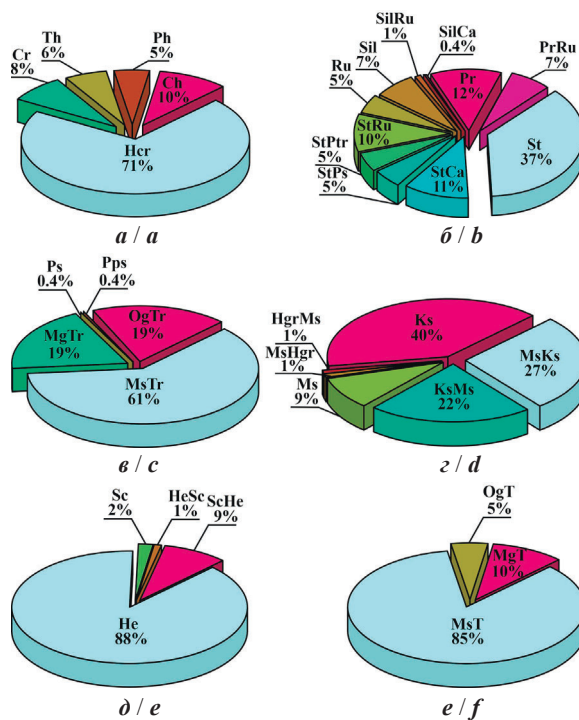


Fig. 2. Spectrum of ecomorphs in communities with *G. bisnagarica*: *a* – biormorphs (Ph – phanerophytes, Ch – chamephytes, Hcr – hemicryptophytes, Cr – cryptophytes, Th – therophytes), *b* – cenomorphs (Sil – sylvans, SilRu – sylvans-ruderants, SilCa – sylvans-calcephytes, Pr – pratants, PrRu – pratants-ruderants, St – stepants, StCa – calcephyte stepants, StPs – psammophyte stepants, StPtr – psammophyte stepants, petrophytes, StRu – stepant-ruderants, Ru – ruderants), *c* – trophomorphs (OgTr – oligotrophs, MsTr – mesotrophs, MgTr – megatrophs, Ps – parasites, Pps – semi-parasites), *d* – hygromorphs (Ks – xerophytes, MsKs – mesoxerophytes, KsMs – xeromesophytes, Ms – mesophytes, MsHgr – mesohygrophytes, HgrMs – hygromesophytes), *e* – heliomorphs (He – heliophytes, ScHe – scioheliophytes, HeSc – heliosciophytes, Sc – sciophytes), *f* – thermomorphs (MgT – megatherms, MsT – mesotherms, OgT – oligotherms)

Спектр ценоморф демонстрирует преимущество степных видов (см. рис. 2, б). Кроме того, здесь хорошо представлена группа степных кальцефитов (*Globularia bisnagarica*, *Aster alpinus*, *Bupleurum falcatum*, *Cephalaria uralensis*, *Euphorbia glareosa*, *Galium octonarium*, *Hedysarum argyrophyllum*, *Jurinea ledebourii*, *Pimpinella tragiun*, *Polygala sibirica*, *Potentilla volgarica*, *Thymus×cimicinus* и др.), имеются приверженцы песчаных степей (*Eremogone biebersteinii*, *Artemisia campestris*, *Jurinea cyanoides*, *Potentilla incana*), а также каменистых степей (*Allium rubens*, *Psephellus sibiricus*, *Clausia aprica*, *Dianthus acicularis*, *Minuartia krascheninnikovii*, *Pedicularis physocalyx* и др.), заметно участие степных сорняков (*Clinopodium acinos*, *Alyssum desertorum*, *Anthemis tinctoria*, *Artemisia austriaca*,

Echinops ritro, *Erysimum diffusum*, *Nonea pulla*, *Verbascum lychnitis* и др.). Значительную роль играют луговые виды (*Bromus inermis*, *Securigera varia*, *Filipendula vulgaris*, *Pimpinella saxifraga*, *Polygala comosa*, *Ranunculus polyanthemus*, *Thalictrum minus* и др.), вместе с ними – луговые сорняки (*Cichorium intybus*, *Elymus repens*, *Hieracium robustum*, *Plantago media* и др.). В сообществах имеются и лесные виды (*Agrimonia eupatoria*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Fragaria viridis*, *Origanum vulgare*, *Pinus sylvestris*, *Sorbus aucuparia* и др.), сильвант-кальцефит (*Carex pediformis*) и сорные лесные растения (*Galium boreale*, *Hieracium umbellatum*, *Viola rupestris*). Собственно сорных видов 5% (*Artemisia absinthium*, *Bromus squarrosus*, *Camelina microcarpa*, *Chenopodium album*, *Erigeron acris*, *Falcaria vulgaris*, *Reseda lutea*, *Silene noctiflora* и др.), но вместе со степными, луговыми и лесными сорняками они составляют заметную долю флористического списка – 23%. Это вполне объяснимо, поскольку они представляют собой первопоселенцев нарушенных субстратов, а рассматриваемые сообщества распространены именно на таких.

Соотношение трофоморф говорит о том, что во флоре сообществ преобладает (61%) группа мезотрофов (см. рис. 2, в). Здесь по 19% олиготрофов (*Achillea setacea*, *Artemisia campestris*, *Carex supina*, *Euphorbia glareosa*, *Gypsophila altissima*, *Jurinea arachnoidea*, *Onosma simplicissima*, *Potentilla incana*, *Stipa pennata* и др.) и мегатрофов (*Bromus riparius*, *Convolvulus arvensis*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria pyramidata*, *Medicago falcata*, *Origanum vulgare*, *Thalictrum minus* и др.). Это подтверждает, что питательность почв, на которых распространены сообщества шаровницы, колеблется в пределах от довольно богатых до довольно богатых / богатых. Отмечен паразит *Cuscuta approximata* и полупаразит *Melampyrum arvense*.

Режим почвенного увлажнения в экотопах, где произрастают сообщества с шаровницей точечной, меняется от среднестепного / луговостепного до лугово-степного / сухолесолугового. Преобладание среднестепного / лугово-степного режима увлажнения объясняет господство видов-ксерофитов и произрастание меньшей на треть группы мезоксерофитов, и ещё меньшей – ксеромезофитов. Лишь 11% приходится на более влаголюбивые виды (см. рис. 2, з).

Местообитания шаровницы, находящиеся на более или менее крутых (5 – 45°) склонах, чаще всего обращённых к югу и западу, получают света более чем достаточно. Совершенно закономерно, что подавляющее большинство произрастающих здесь видов относится к светолюбивым растениям (см. рис. 2, д). Лишь 9% видов являются сциогелиофитами (*Agrimonia eupatoria*, *Anemone sylvestris*, *Asperula tinctoria*, *Brachypodium pinnatum*, *Cerastium arvense*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Crataegus curvisepala* и др.), 1% гелиосциофитами (*Galium aparine*, *Galium boreale*) и 2% сциофитами (*Carex pediformis*, *Polygonatum officinale*, *Viola mirabilis*).

Произрастание сообществ с *G. bisnagarica* в умеренном поясе и на соответствующих формах рельефа объясняет неоспоримое превосходство группы растений-мезотермов (см. рис. 2, е). Лишь для 10% видов для комфортного произрастания требуется большее количество тепла. К таким растениям-мегатермам относятся: *Chamaecytisus ruthenicus*, *Festuca valesiaca*, *Filipendula vulgaris*, *Koeleria pyramidata*, *Verbascum lychnitis* и др. Малая доля видов является олиготермами (*Elymus repens*, *Galium verum*, *Koeleria macrantha* subsp. *macrantha*, *Viola rupestris* и др.).

Анализ флористического состава сообществ с *G. trichosantha*, показал, что по биоморфологическому составу более половины видов являются гемикриптофитами (рис. 3, а).

Это поликарпические травы, в большинстве – стержнекорневые (*Alyssum calycocarpum*, *Anthriscus sylvestris*, *Bupleurum polyphyllum*, *Campanula sibirica*, *Dianthus kubanensis*, *Eryngium campestre*, *Globularia trichosantha*, *Jurinea ledebourii*, *Marrubium peregrinum*, *Onosma rigida*, *Plantago atrata* и др.), короткокорневищные (*Achillea ptarmicifolia*, *Adonis vernalis*, *Ajuga laxmannii*, *Bituminaria bituminosa*, *Brachypodium pinnatum*, *Bromus sclerophyllus*, *Carex humilis* и др.), длиннокорневищные (*Asperula galioides*, *Carex flacca* subsp. *erythrostachys*, *Carex liparocarpus*,

Рис. 3. Спектр экоморф в сообществах с *G. trichosantha*: а – биоморфы (Ph – фанерофиты, Ch – хамефиты, Hcr – гемикриптофиты, Cr – криптофиты, Th – терофиты), б – ценоморфы (Sil – сильванты, SilRu – сильванты-рудеранты, SilCa – сильванты-кальцефиты, Pr – пратанты, PrRu – пратанты-рудеранты, St – степанты, StCa – степанты-кальцефиты, StPs – степанты-псаммофиты, StPtr – степанты-петрофиты, StRu – степанты-рудеранты, Ru – рудеранты), в – трофоморфы (OgTr – олиготрофы, MsTr – мезотрофы, MgTr – мегатрофы, Ps – паразиты, Pps – полу-паразиты), г – гигроморфы (Ks – ксерофиты, MsKs – мезоксерофиты, KsMs – ксеромезофиты, Ms – мезофиты, MsHgr – мезогигрофиты, HgrMs – гигромезофиты), д – гелиоморфы (He – гелиофиты, ScHe – сциогелиофиты, HeSc – гелиосциофиты, Sc – сциофиты), е – термоморфы (MgT – мегатермы, MsT – мезотермы, OgT – олиготермы)

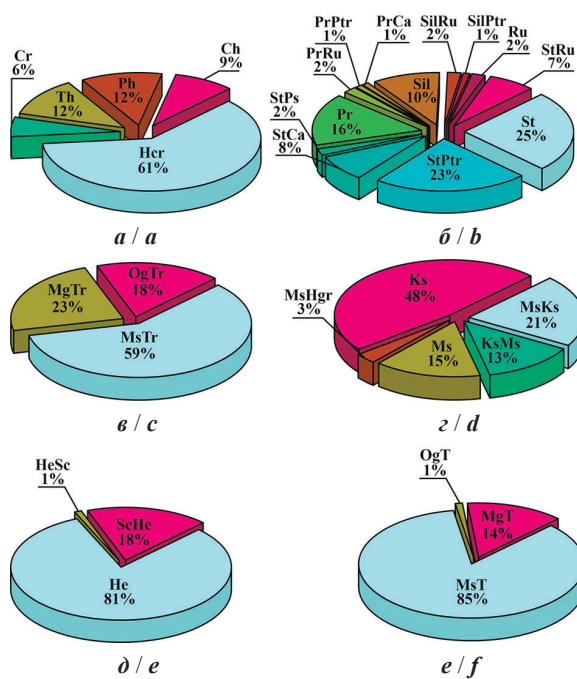


Fig. 3. Spectrum of ecomorphs in communities with *G. trichosantha*: а – biomorphs (Ph – phanerophytes, Ch – chamaephytes, Hcr – hemicryptophytes, Cr – cryptophytes, Th – therophytes), б – cenomorphs (Sil – sylvans, SilRu – sylvans-ruderants, SilCa – sylvans-calcephytes, Pr – pratants, PrRu – pratants-ruderants, St – stepants, StCa – calcephyte stepants, StPs – psammophyte stepants, StPtr – psammophyte stepants, petrophytes, StRu – stepant-ruderants, Ru – ruderants), в – trophomorphs (OgTr – oligotrophs, MsTr – mesotrophs, MgTr – megatrophs, Ps – parasites, Pps – semi-parasites), д – hygromorphs (Ks – xerophytes, MsKs – mesoxerophytes, KsMs – xeromesophytes, Ms – mesophytes, MsHgr – mesohygrophytes, HgrMs – hygromesophytes), е – heliomorphs (He – heliophytes, ScHe – scioheliophytes, HeSc – heliosciophytes, Sc – sciophytes), f – thermomorphs: MgT – megatherms, MsT – mesotherms, OgT – oligotherms)

Clinopodium vulgare и др.) и плотнодерновинные (*Agropyron cristatum*, *Festuca taurica*, *Koeleria brevis*, *Poa bulbosa*, *Stipa capillata*). 12% флоры является фанерофитами, среди которых встречаются деревья (*Juniperus excelsa*, *Malus domestica*, *Prunus mahaleb*, *Quercus pubescens*, *Sorbus aucuparia*, *Ulmus minor* subsp. *minor*), кустарники (*Cornus sanguinea* subsp. *australis*, *Cotinus coggygria*, *Daphne pseudo-sericea*, *Ligustrum vulgare*, *Rhamnus cathartica*, *Rosa spinosissima*, *Salix caucasica*), кустарнички (*Fumana procumbens*, *Genista albida*, *Helianthemum nummularium* subsp. *glabrum*, *H. nummularium* subsp. *obscurum*, *H. oelandicum* subsp. *steverii*). Те же 12% приходятся на терофиты, являющиеся однолетниками (*Arenaria serpillifolia* subsp. *leptoclados*, *Cerastium brachypetalum* subsp. *tauricum*, *Clinopodium graveolens*, *Crepis setosa*, *Linum corymbulosum*, *Melampyrum arvense* и др.) или двулетниками (*Erysimum cuspidatum*, *Iberis simplex*, *Scabiosa micrantha*, *Scorzonera parviflora*, *Sisymbrium orientale*). Хамефиты составляют 9% флоры, это полукустарник (*Salvia tomentosa*), полукустарнички (*Cynanchica rumelica*, *C. tenella*, *Euphorbia glareosa*, *Odontarrhena tortuosa*, *Teucrium chamaedrys*, *T. polium*, *Thymus callieri*, *T. dzevanovskyi*, *T. nummularius*, *Veronica multifida*) и короткокорневищные суккуленты (*Sedum acre*, *S. album*). Лишь 6% флоры приходится на криптофиты: луковичные (*Allium atrovioleaceum*, *A. rotundum*, *Muscari neglectum*, *M. pallens*), корнеотпрысковые (*Convolvulus calvertii* subsp. *calvertii*, *C. cantabrica*), клубнеобразующие (*Paeonia tenuifolia*).

В спектре ценоморф 25% приходится на собственно степные виды, чуть меньше (23%) – на степные петрофиты (*Achillea ptarmicifolia*, *Archanthemis marschalliana*, *Cynanchica rumelica*, *Asphodeline taurica*, *Carex humilis*, *Helianthemum nummularium* subsp. *glabrum* и др.), 8% – на степные кальцефиты (*Ajuga laxmannii*, *Alyssum calycocarpum*, *Cephalaria calcarea* и др.), только 2% – на степные псаммофиты (*Onobrychis arenaria* subsp. *arenaria*, *Sedum acre*) (см. рис. 3, б). Заметна доля (16%) луговых растений (*Betonica macrantha*, *Bituminaria bituminosa*, *Briza media*, *Bupleurum polyphyllum*, *Dactylis glomerata* и др.), по одному представителю луговых петрофитов (*Salix caucasica*) и луговых кальцефитов (*Carex flacca* subsp. *erythrostachys*). Собственно лесные виды занимают 10% флоры сообществ (*Brachypodium pinnatum*, *Clematis flammula*, *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, *Juniperus excelsa* и др.), присутствуют и лесные петрофиты (*Cotinus coggygria*). Собственно сорные виды составляют 2% флоры (*Allium rotundum*, *Bromus squarrosus*, *Crepis setosa* и др.), но к ним присоединяются 7% степных сорняков (*Clinopodium graveolens*, *Allium atrovioleaceum*, *Cota tinctoria* subsp. *tinctoria* и др.), 2% луговых сорняков (*Anthyllis vulneraria* subsp. *boissieri*, *Plantago media*, *Vicia cracca*) и 2% лесных сорняков (*Anthriscus sylvestris*, *Clinopodium vulgare*, *Myosotis sparsiflora*). В совокупности собственно сорные, степные, луговые и лесные сорняки составляют 13% флоры сообществ *G. trichosantha*, что объясняется неразвитостью почвенного покрова, разреженностью растительного покрова, благоприятствующих проникновению в сообщества сорных растений.

В составе трофоморф более половины флоры составляют мезотрофы, около четверти – мегатрофы (*Anthriscus sylvestris*, *Filipendula vulgaris*, *Koeleria pyramidata*, *Lotus corniculatus* subsp. *corniculatus*, *Medicago romanica* и др.), мень-

шую долю составляют олиготрофы (*Odontarrhena tortuosa*, *Euphorbia glareosa*, *Helichrysum arenarium*, *Jurinea ledebourii*, *J. arachnoidea* и др.) (см. рис. 3, в). Такое распределение трофоморф вполне соответствует оценке почвенного плодородия под сообществами по шкалам Цыганова – от небогатых / довольно богатых почв до довольно богатых / богатых почв.

Диапазон режимов увлажнения в местообитаниях сообществ *G. trichosantha* от среднестепного / лугово-степного до сухолесолугового способствует произрастанию в большей мере видов ксерофитов и мезоксерофитов, в меньшей мере – мезофитов и ксеромезофитов, позволяя также произрастать небольшой группе видов мезогигрофитов (см. рис. 3, з).

В сообществах *G. trichosantha* произрастают преимущественно светолюбивые растения (см. рис. 3, д). Это является следствием того, что сообщества приурочены к световым, преимущественно южным, склонам с крутизной от 5 до 45°, позволяющим получать достаточно света. Однако в сообществах присутствуют древесные и кустарниковые, а также лесные травянистые растения, являющиеся сциогелиофитами и гелиосциофитами.

В составе термоморф господствуют мезотермы (см. рис. 3, е), что продиктовано произрастанием сообществ в умеренном поясе, на склонах преимущественно южной экспозиции, способствующей хорошему прогреванию. Больше тепла требуется для 14% видов, являющихся мегатермами (*Centaurea scabiosa* subsp. *adpressa*, *Cotinus coggygia*, *Filipendula vulgaris*, *Iris pumila*, *Phlomis herba-venti* subsp. *pungens*, *Poa bulbosa* и др.). Малочисленны олиготермы, такие как *Galium verum*.

В финальную модель dbRDA вошли три температурные переменные – среднегодовая температура (bio1), суточная амплитуда температуры (bio2) и средняя температура наиболее влажного квартала (bio8) и одна топографическая – высота над уровнем моря (elevation). Доля объясненной дисперсии для модели с четырьмя факторами составила 30%. При этом первые две канонические оси ординации (CAP1 и CAP2) объясняют 21% вариации видового состава (рис. 4). Модель dbRDA в целом, а также все входящие в нее переменные оказались статистически значимы.

Первая каноническая ось (CAP1) объясняет 13% общей вариации видового состава. С данным направлением изменчивости наиболее скоррелированы средняя температура наиболее влажного квартала (bio8) и высота над уровнем моря (elevation). Вторая каноническая ось (CAP2) объясняет 8% вариации видового состава и наиболее скоррелирована с суточной амплитудой температуры (bio2). Среднегодовая температура (bio1) оказалась скоррелирована с обеими осями ординации примерно в равной степени (см. рис. 4). Вдоль первой оси наиболее четко обособляются с одной стороны – все сообщества *G. trichosantha* и одно сообщество *G. bisnagarica* (Nvm) и с другой – все остальные сообщества с *G. bisnagarica*. Вдоль второй оси заметно разделение сообществ *G. bisnagarica* между собой. Так, наиболее компактный кластер образуют сообщества Приволжской возвышенности, а сообщества из других районов произрастания расположены более рассеянно.

В результате разложения общей объясненной дисперсии было установлено, что наибольший эффект на изменение видового состава изученных сообществ ока-

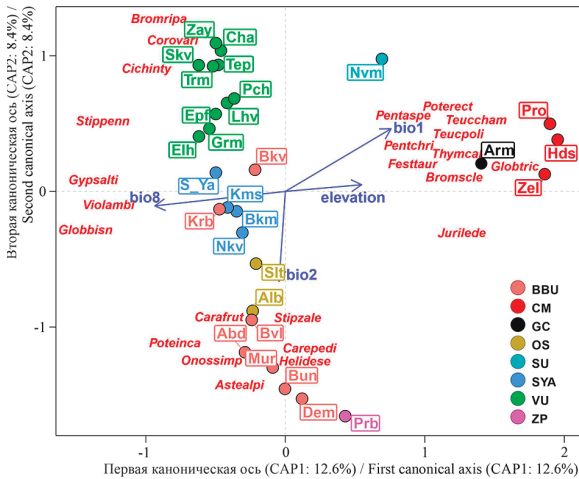


Рис. 4. Ординация сообществ с участием *G. bisnagarica* и *G. trichosantha* методом анализа избыточности на основе матрицы дистанций Жаккара. Красным шрифтом показаны виды, имеющие наибольшую статистически значимую корреляцию с осями ($p \leq 0.05$, $r \geq 0.5$); синим – статистически значимые переменные окружающей среды (длина векторов для непрерывных переменных пропорциональна величине корреляции с осями). Виды даны в формате четырех первых букв родового и видового названий

Fig. 4. Ordination of communities with *G. bisnagarica* and *G. trichosantha* using Redundancy Analysis based on the Jaccard distance matrix. Species with the highest statistically significant correlation with the axes are shown in red ($p \leq 0.05$, $r \geq 0.5$); statistically significant environmental variables are in blue (the length of the vectors for continuous variables is proportional to the correlation with the axes). Species are given in format of first four letters of the generic and species names

сообществ Бугульминско-Белебеевской возвышенности и сообщества Зилаирского плато между собой, а также их отличие от сообществ Приволжской возвышенности связано с присутствием в них таких видов, как *Carex pediformis*, *Caragana frutex*, *Helictotrichon desertorum*, *Aster alpinus*, *Potentilla incana*, *Stipa zaleskii*, *Onosma simplicissima*. Наибольшим отличием от других сообществ с *G. bisnagarica* обладало сообщество Ставропольской возвышенности – Nvm. По видовому составу оно оказалось ближе к сообществам с *G. trichosantha*, местообитания которых характеризуются большей среднегодовой температурой и высотой над уровнем моря. За обособление данной группы, состоящей из четырех сообществ с *G. trichosantha* и одного сообщества с *G. bisnagarica*, отвечают виды: *Teucrium*

зывают температурные факторы. Они объясняют 14.6% от общей вариации видового состава.

Таким образом, среди изученных сообществ с *G. bisnagarica* наибольшую схожесть между собой продемонстрировали сообщества Приволжской возвышенности. При этом видами, присутствие которых в наибольшей степени определяет обособление данной группы, были: *Bromus riparius*, *Coronilla varia*, *Scabiosa ochroleuca*, *Cichorium intybus*, *Stipa pennata*. Местообитания данных сообществ характеризуются меньшей суточной амплитудой температуры, чем местообитания сообществ из других районов произрастания. Среди сообществ Бугульминско-Белебеевской возвышенности наиболее сходными между собой оказались сообщества Dem, Mur, Bun, Abd и Bvl, в то время как два сообщества Krb и Bkv проявили больше сходства с сообществами других групп: Сокских Яров и Приволжской возвышенности соответственно. Сходство большинства сообществ

polium, *Teucrium chamaedrys*, *Potentilla recta*, *Festuca taurica*, *Bromus sclerophyllus*, *Pentanema asperum*, *Pentanema oculus-christi*, *Thymus callieri*. Среди сообществ *G. trichosantha* наиболее отличным от остальных являлось высокогорное сообщество Кавказского биосферного заповедника (Arm).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ диапазонов местообитаний *G. bisnagarica* и *G. trichosantha* по отношению к различным экологическим факторам показал, что на территории исследованного фрагмента ареала данные виды обитают в очень узких диапазонах климатических и почвенных факторов, являясь стенобионтными. Так как при этом оба вида характеризуются довольно высоким обилием в большинстве изученных сообществ, их индикационную значимость можно назвать высокой.

Анализ флористического состава сообществ с участием *G. bisnagarica* и *G. trichosantha* показал, что спектр экоморф в них практически идентичен. Подавляющее большинство видов сосудистых растений, слагающих исследованные сообщества, это степные виды. Среди биоморф по классификации Раункиера преобладают гемикриптофиты. В составе трофоморф более половины флоры исследованных сообществ с *Globularia* составляют мезотрофы. По отношению к температурному режиму доминирующей группой являются мезотермы. Диапазон режимов увлажнения в местообитаниях сообществ способствует произрастанию в большей мере видов-ксерофитов и мезоксерофитов. Из-за специфики местообитаний сообществ с участием *Globularia* на открытых склонах, большинство видов являются гелиофитами, при этом вид *G. bisnagarica* по отношению к фактору освещённости крайне стеновалентен ($REV = 0.001$).

Из факторов, определяющих глобальные тренды в распределении сообществ по видовому составу (рассмотренных в рамках данного исследования), наиболее значимыми оказались температурные переменные: среднегодовая температура (bio1), суточная амплитуда температуры (bio2) и средняя температура наиболее влажного квартала (bio8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакин О. В., Рогова Т. В., Ситников А. П. Сосудистые растения Татарстана. Казань: Издательство Казанского университета, 2000. 496 с.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. М.: Прогресс, 1968. Т. 1. 552 с.
- Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов н/Д: Издательство Ростовского университета, 1978. Т. 1. 320 с.
- Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов н/Д: Издательство Ростовского университета, 1980а. Т. 2. 352 с.
- Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов н/Д: Издательство Ростовского университета, 1980б. Т. 3. 747 с.
- Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М.: Советская наука, 1949. 747 с.
- Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И. Определитель сосудистых растений Саратовской области. Саратов: ИП Баженов, 2009. 248 с.
- Зубкова, Е. В., Ханина Л. Г., Грохлина Т. И., Дорогова Ю. А. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWin. Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2008. 96 с.

- Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 635 с.
- Матвеев Н. М. Биоэкологический анализ флоры и растительности (на примере лесостепной и степной зоны). Самара: Самарский университет, 2006. 311 с.
- Методика изучения популяций редких и ресурсных видов растений на охраняемых природных территориях Республики Башкортостан / под ред. М. М. Ишмуратовой. Уфа: Башкирская энциклопедия, 2020. 276 с.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Фитоценология: Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 212 с.
- Определитель высших растений Башкирской АССР сем. Onocleaceae – Fumariaceae / под ред. Е. В. Кучерова, А. А. Мулдашева. М.: Наука, 1988. 316 с.
- Определитель высших растений Башкирской АССР сем. Brassicaceae – Asteraceae / под ред. Е. В. Кучерова, А. А. Мулдашева. М.: Наука, 1989. 375 с.
- Определитель высших растений Крыма / под ред. Н. И. Рубцова. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1972. 550 с.
- Раков Н. С., Саксонов С. В., Сенатор С. А., Васюков В. М. Сосудистые растения Ульяновской области. Флора Волжского бассейна. Тольятти: Кассандра, 2014. Т. 2. 295 с.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
- Рябинина З. Н., Князев М. С. Определитель сосудистых растений Оренбургской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 758 с.
- Флора европейской части СССР (Флора Восточной Европы): в 11 т. / под ред. Ан. А. Федорова, Н. Н. Цвелёва. Л.; СПб.; М.: Наука, 1974 – 1989. Т. 1 – 8; Мир и семья, 1996 – 2001. Т. 9 – 10; Товарищество научных изданий КМК, 2004. Т. 11.
- Флора СССР: в 30 т. / под ред. В. Л. Комарова. Л.; М.: Издательство АН СССР, 1934 – 1963. Т. 1 – 28, 30; Наука, 1964. Т. 29.
- Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 197 с.
- Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений / под ред. Л. А. Жуковой. Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2010. 368 с.
- Fick S. E., Hijmans R. J. WorldClim 2: New 1 km spatial resolution climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2017. Vol. 37, iss. 12. P. 4302 – 4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Kondratieva A. O., Parkhomenko A. S., Bogoslov A. V., Shilova I. V., Kashin A. S. Spatial structure of *Globularia bisnagarica* L. (Plantaginaceae, Magnoliopsida) coenopopulations // Povolzhskiy Journal of Ecology. 2021. № 1. P. 35 – 46. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-1-35-46>
- Oksanen J. Vegan: Community Ecology Package Ordination Methods, Diversity Analysis and Other Functions for Community and Vegetation Ecologists. 2019. Available at: <https://cran.rproject.org/web/packages/vegan/vegan.pdf> (accessed July 24, 2023).
- Poggio L., de Sousa L. M., Batjes N. H., Heuvelink G. B. M., Kempen B., Ribeiro E., Rossiter D. SoilGrids 2.0: Producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty // Soil. 2021. № 7. P. 217 – 240. <https://doi.org/10.5194/soil-7-217-2021>
- POWO. Plants of the World Online. Kew: Royal Botanic Gardens, 2023. Available at: <http://www.plantsoftheworldonline.org/> (accessed February 5, 2023).
- R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing, 2023. Available at: <http://www.R-project.org/> (accessed July 24, 2023).

Ecological characteristics of biotopes and the structure of communities with *Globularia* L. (Plantaginaceae, Magnoliopsida) within the Eastern European fragment of its range

A. S. Parkhomenko , I. V. Shilova, A. O. Kondratieva, J. I. Kuliseva, A. S. Kashin

*Saratov State University
83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia*

Received: June 28, 2023 / revised: August 15, 2023 / accepted: August 19, 2023 / published: June 28, 2024

Abstract. The paper presents an assessment of the ranges of ecological conditions in which *Globularia bisnagarica* L. and *G. trichosantha* Fisch. & C. A. Mey species exist in communities growing in European Russia. Studies were carried out in 25 communities with *G. bisnagarica* and 4 ones with *G. trichosantha*, respectively. Our assessment of the ecological regimes of phytocenoses according to D. N. Tsyganov's scales has shown that both species live in very narrow ranges of climatic, soil factors and lighting, being stenovalent. For *G. bisnagarica*, the thermoclimatic and light factors were the most limiting ones. Few soil characteristics such as salinity and nitrogen richness were the limiting factors for *G. trichosantha*. According to the spectrum of ecomorphs, the communities of the two species were similar. The vast majority of species are classified as steppe ones. Hemicryptophytes were the predominant type of biotopes. In relation to trophicity, more than half of the species was mesotrophic. According to the temperature regime, the mesotherms were the predominant group. The range of moisture regimes in the habitats of communities contributes to the growth of xerophytes and meso-xerophyte species to a greater extent. Due to certain specificity of the habitats of communities with *Globularia* on open slopes, most species were heliophytes. Our analysis of regularities of changes in the species composition of the communities in relation to environmental factors at global scale has shown that temperature factors make the greatest contribution.

Keywords: *Globularia*, plant community, ecological valency, tolerance, ecomorphs, species composition

Funding: The study was supported by a grant from the Russian Science Foundation (Project number 21-74-00004, <https://rscf.ru/project/21-74-00004/>).

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.

For citation: Parkhomenko A. S., Shilova I. V., Kondratieva A. O., Kuliseva J. I., Kashin A. S. Ecological characteristics of biotopes and the structure of communities with *Globularia* L. (Plantaginaceae, Magnoliopsida) within the Eastern European fragment of its range. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 2, pp. 167–189 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-167-189>

 *Corresponding author.* Botanical Garden, Saratov State University, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Alena S. Parkhomenko: <https://orcid.org/0000-0002-9948-7298>, parkhomenko_as@mail.ru; Irina V. Shilova: <https://orcid.org/0000-0002-9828-4229>, schiva1952@yandex.ru; Anna O. Kondratieva: <https://orcid.org/0000-0001-5000-8914>, popova.ao@mail.ru; Julia I. Kuliseva: <https://orcid.org/0000-0002-3715-5837>, yulya.kuliseva@mail.ru; Alexandr S. Kashin: <https://orcid.org/0000-0002-2342-2172>, kashinas2@yandex.ru.

REFERENCES

- Bakin O. V., Rogova T. V., Sitnikov A. P. *Sosudistye rasteniia Tatarstana* [Vascular Plants of Tatarstan]. Kazan, Kazan State University Publ., 2000. 496 p. (in Russian).
- Walter H. *Die Vegetation der Erde*. Moscow, Progress, 1968, vol. 1. 552 p. (in Russian).
- Galushko A. I. *Flora Severnogo Kavkaza. Opredelitel'* [Flora of the North Caucasus. Determination Key]. Rostov-on-don, Rostov State University Publ., 1978, vol. 1. 320 p. (in Russian).
- Galushko A. I. *Flora Severnogo Kavkaza. Opredelitel'* [Flora of the North Caucasus. Determination Key]. Rostov-on-don, Rostov State University Publ., 1980a, vol. 2. 352 p. (in Russian).
- Galushko A. I. *Flora Severnogo Kavkaza. Opredelitel'* [Flora of the North Caucasus. Determination Key]. Rostov-on-don, Rostov State University Publ., 1980b, vol. 3. 747 p. (in Russian).
- Grossgeim A. A. *Opredelitel' rasteniy Kavkaza* [Determination Key to Plants of the Caucasus]. Moscow, Sovetskaya Nauka, 1949. 747 p. (in Russian).
- Elenevskiy A. G., Bulaniy Y. I., Radygina V. I. *Opredelitel' sosudistyykh rasteniy Saratovskoy oblasti* [Determination Key to Vascular Plants of the Saratov Region]. Saratov, IP Bazhenov, 2008. 248 p. (in Russian).
- Zubkova E. V., Khanina L. G., Grokhlina T. I., Dorogova Iu. A. *Komp'yuternaya obrabotka geobotanicheskikh opisaniy po ekologicheskim shkalam s pomoshch'yu programmy EcoScaleWin* [Computer Processing of Geobotanical Descriptions on Ecological Scales using the EcoScaleWin Program]. Yoshkar-Ola, Mari State University Publ., 2008. 96 p. (in Russian).
- Maevskiy P. F. *Flora of the Middle Zone of the European Part of Russia*. 11 ed. Moscow, KMK Scientific Press, 2014. 635 p. (in Russian).
- Matveev N. M. *Bioekologicheskii analiz flory i rastitel'nosti (na primere lesostepnoi i stepnoi zony)* [Bioecological Analysis of Flora and Vegetation (on the Example of the Forest-steppe and Steppe Zones)]. Samara, Samara University Publ., 2006. 311 p. (in Russian).
- Metodika izucheniia populiatsii redkikh i resursnykh vidov rasteniy na okhraniayemykh prirodnykh territoriyakh Respubliki Bashkortostan. Pod red. M. M. Ishmuratova* [Ishmuratova M. M., ed. Methodology for Studying Populations of Rare and Resource Plant Species in Protected Natural Areas of the Republic of Bashkortostan]. Ufa, Bashkirskaya entsiklopediya, 2020. 276 p. (in Russian).
- Mirkin B. M., Rozenberg G. S. *Fitotsenologiya: Printsipy i metody* [Phytocenology: Principles and Methods]. Moscow, Nauka, 1978. 212 p. (in Russian).
- Opredelitel' vysshikh rasteniy Bashkirskoi ASSR sem. Onocleaceae – Fumariaceae. Pod red. E. V. Kuchero, A. A. Muldashev* [Kuchero E. V., Muldashev A. A., eds. Determination Key to Vascular Plants of the Bashkir ASSR Fam. Onocleaceae – Fumariaceae]. Moscow, Nauka, 1988. 316 p. (in Russian).
- Opredelitel' vysshikh rasteniy Bashkirskoi ASSR sem. Brassicaceae – Asteraceae. Pod red. E. V. Kuchero, A. A. Muldashev* [Kuchero E. V., Muldashev A. A., eds. Determination Key to Vascular Plants of the Bashkir ASSR Fam. Brassicaceae – Asteraceae]. Moscow, Nauka, 1989. 375 p. (in Russian).
- Opredelitel' vysshikh rasteniy Kryma. Pod red. N. I. Rubtsov* [Rubtsov N. I., ed. Determination Key to Vascular Plants of the Crimea]. Leningrad, Nauka, 1972. 550 p. (in Russian).
- Rakov N. S., Saksonov S. V., Senator S. A., Vasjukov V. M. *Vascular Plants of Ulyanovsk Region. Flora of the Volga River Basin*. Togliatti, Kassandra, 2014, vol. 2. 295 p. (in Russian).
- Ramensky L. G., Tsatsenkin I. A., Chizhikov O. N., Antipin N. A. *Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodii po rastitel'nomu pokrovu* [Ecological Assessment of Fodder Lands by Vegetation Cover]. Moscow, Selkhozgiz, 1956. 472 p. (in Russian).
- Riabinina Z. N., Kniazev M. S. *Opredelitel' sosudistyykh rasteniy Orenburgskoi oblasti* [Determination Key to Vascular Plants of the Orenburg Region]. Moscow, KMK Scientific Press, 2009. 758 p. (in Russian).

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БИОТОПОВ

Fedorov An. A., Tsvelev N. N., eds. Flora of the European part of the USSR (*Flora of Eastern Europe*): in 11 vols. Leningrad, St. Petersburg, Moscow, Nauka, 1974–1989, vol. 1–8; Mir i sem'ya, 1996–2001, vol. 9–10; KMK Scientific Press, 2004, vol. 11.

Komarov V. L., ed. *Flora of the USSR: in 30 vols.* Leningrad, Moscow, Izdatel'stvo AN SSSR, 1934–1963, vol. 1–28, 30; Nauka, 1964, vol. 29.

Tsyganov D. N. *Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoino-shirokolistvennykh lesov* [Phytoindication of Ecological Regimes in the Subzone of Coniferous-broadleaved Forests]. Moscow, Nauka, 1983. 197 p. (in Russian).

Zhukova L. A., ed. *Ecological Indicator Values and Methods of Analysis of Ecological Diversity of Plants*. Yoshkar-Ola, Mari State University Publ., 2010. 368 p. (in Russian).

Fick S. E., Hijmans R. J. WorldClim 2: New 1 km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 2017, vol. 37, iss. 12, pp. 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>

Kondratieva A. O., Parkhomenko A. S., Bogoslov A. V., Shilova I. V., Kashin A. S. Spatial structure of *Globularia bisnagarica* L. (Plantaginaceae, Magnoliopsida) coenopopulations. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2021, no. 1, pp. 35–46. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-1-35-46>

Oksanen J. *Vegan: Community Ecology Package Ordination Methods, Diversity Analysis and Other Functions for Community and Vegetation Ecologists*. 2019. Available at: <https://cran.rproject.org/web/packages/vegan/vegan.pdf> (accessed July 24, 2023).

Poggio L., de Sousa L. M., Batjes N. H., Heuvelink G. B. M., Kempen B., Ribeiro E., Rossiter D. SoilGrids 2.0: Producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty. *Soil*, 2021, no. 7, pp. 217–240. <https://doi.org/10.5194/soil-7-217-2021>

POWO. *Plants of the World Online*. Kew, Royal Botanic Gardens, 2023. Available at: <http://www.plantsoftheworldonline.org/> (accessed February 5, 2023).

R Core Team R: *A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing, 2023. Available at: <http://www.R-project.org/> (accessed July 24, 2023).

Оригинальная статья

УДК 598.132.4:591.111.1

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-190-204>

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ИММУНОГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОФИЛЬ *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* И *P. LESSONAE* (AMPHIBIA: RANIDAE), ИНФИЦИРОВАННЫХ ГЕМОПАРАЗИТАМИ

Е. Б. Романова , В. Д. Плотникова, Е. С. Рябинина

Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет
им. Н. И. Лобачевского

Россия, 603950, г. Нижний Новгород, просп. Гагарина, д. 23

Поступила в редакцию 21.11.2023 г., после доработки 23.12.2023 г., принята 25.12.2023 г., опубликована 28.06.2024 г.

Аннотация. Изучена направленность адаптивных реакций здоровых и инфицированных *Hepatozoon* spp. зеленых лягушек водных объектов Нижегородской области с различными гидрохимическими условиями. За период наблюдений выявлено заражение прудовых лягушек и возрастание суммарных популяционных показателей заражения *Hepatozoon* spp. самцов и самок озерных лягушек. У озерных лягушек выявлена гипертрофия морфометрических показателей зараженных эритроцитов крови по сравнению со здоровыми клетками. Содержание нейтрофильных гранулоцитов в крови зараженных озерных лягушек было выше по сравнению со здоровыми особями, уровень иммунных комплексов не различался. У зараженных прудовых лягушек выявлено возрастание уровня крупных иммунных комплексов в сыворотке крови и индекса укрупнения по сравнению со здоровыми на фоне общего снижения резистентности организма в условиях сильного загрязнения среды обитания тяжелыми металлами и сульфатами. Для озерных лягушек установлена корреляционная взаимосвязь доли зараженных эритроцитов с содержанием в крови миелоцитов и юных форм нейтрофилов; для прудовых – с содержанием нейтрофилов и индексом укрупнения иммунных комплексов. Методом многофакторного дисперсного анализа выявлено значимое влияние на иммунный статус амфибий факторов: пол и взаимодействие пол/заражение гемопаразитами.

Ключевые слова: *Pelophylax ridibundus*, *P. lessonae*, *Hepatozoon* spp., формула крови, иммунные комплексы

Соблюдение этических норм. Протоколы с использованием животных были одобрены Комиссией по биоэтике Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского (протокол № 38 от 03.03.2020 г.).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Романова Е. Б., Плотникова В. Д., Рябинина Е. С. Сравнительный иммуногематологический профиль *Pelophylax ridibundus* и *P. lessonae* (Amphibia: Ranidae), инфицированных гемопаразитами // Поволжский экологический журнал. 2024. № 2. С. 190 – 204. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-190-204>

 **Для корреспонденции.** Институт биологии и биомедицины Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского.

ORCID и e-mail адреса: Романова Елена Борисовна: <https://orcid.org/0000-0002-1925-7864>, romanova@ibbm.unn.ru; Плотникова Валерия Дмитриевна: <https://orcid.org/0000-0002-4305-7651>, psyche_medea@mail.ru; Рябинина Елена Сергеевна: <https://orcid.org/0000-0001-5544-2912>, ryabinina.e.s@yandex.ru.

ВВЕДЕНИЕ

Жизнеспособность популяций амфибий напрямую связана с состоянием особей, важными маркерами которого являются иммуногематологические показатели, подверженные влиянию комплекса экологических факторов и широко используемые для оценки долгосрочных перспектив выживания, сохранения и реабилитации видов (Леонтьева, Семенов, 1997; Пескова, 2002; Вершинин, 2004; Романова и др., 2018, 2023 и др.). При оценке состояния популяций используется и паразитологический анализ (Малютина, 2008; Шевкопляс, Лопатин, 2008; Файзулин, Зарипова, 2017; Чихляев и др., 2018 и др.), поскольку благодаря эвритопности, высокой численности и темпам размножения, особенностям жизненного цикла со сменой среды обитания, амфибии заражены многими видами паразитов (Рыжиков, Шарпило, Шевченко, 1980; Резванцева и др., 2010; Романова и др., 2013), в том числе гемопаразитами (Smith, 1996; Netherlands et al., 2014; Peskova et al., 2018; Mehus, Vaughan, 2013; Flaherty et al., 2021), и являются индикатором паразитарного заражения ареала (Гаибова, Мамедова, 2010).

Сведения о характере количественных изменений в крови лягушек при заражении гемопаразитами с учетом антропогенной нагрузки на среду обитания носят фрагментарный характер и зачастую противоречивы (Малышева, 2009; Гаибова, Мамедова, 2010; Smith, 1996; Netherlands et al., 2014; Peskova et al., 2018). Кроме того, практически отсутствуют динамические исследования по сравнительному анализу межвидовых особенностей функциональной активности иммунитета и немногочисленны данные о популяционных иммуногематологических характеристиках инфицированных амфибий. В этой связи задача отслеживания изменения направленности адаптивных реакций системы крови прудовых и озерных лягушек в условиях естественных биотопов является актуальной и своевременной, а также необходима как для теории, так и для решения практических природоохранных вопросов в области экофизиологии амфибий.

Цель работы: сравнительный анализ лейкоцитарного профиля и уровня циркулирующих иммунных комплексов в крови *Pelophylax ridibundus* Pallas, 1771 и *P. lessonae* Camerano, 1882 Нижегородской области при заражении *Hepatozoon* spp.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом служили сборы озерных (103 особи) и прудовых (40 особей) лягушек шести водоемов Нижегородской области в 2020 – 2022 гг. В пробах воды с помощью спектрофотометра Hach DR-2800 (Hach Company, США) определены основные химические загрязнители (железо, марганец, медь, хром, нитраты (NO_3^-), нитриты (NO_2^-), сульфаты (SO_4^{2-}), сульфиды (S^{2-}), никель, кобальт, цинк, свинец) и произведен расчет удельного комбинаторного индекса загрязненности воды (УКИЗВ) (РД 52.24.643-2002). У всех особей из сердца была взята кровь для определения лейкоцитарной формулы крови (Меньшиков и др., 1987). Дифференцировку клеток проводили на окрашенных по Романовскому – Гимза мазках крови под микроскопом Meiji Techno (Japan) с иммерсией (ув. $\times 1500$). В сыворотке крови определяли уровень крупных и мелких циркулирующих иммунных комплексов (ЦИК, ед. опт./10 мл) методом селективной преципитации в растворе полиэти-

ленгликоля (3.5 – 7.0%) (Гриневич, Алферов, 1981) с последующим расчетом индекса укрупнения (отн. ед.) как отношения содержания крупных комплексов к мелким иммунным комплексам.

На основании лейкоцитарной формулы были рассчитаны интегральные лейкоцитарные индексы (отн. ед.):

крово-клеточный показатель (ККП): $= \text{Э} + \text{ПН} + \text{СН} / \text{Л} + \text{М}$;

реактивный ответ нейтрофилов (РОН): $= \text{ПН} \times \text{СН} / \text{Л} + \text{М} \times \text{Э}$;

лимфоцитарно-гранулоцитарный индекс (ИЛГ): $= \text{Л} \times 10 / \text{Э} + \text{ПН} + \text{СН}$;

индекс соотношения нейтрофилов и лимфоцитов (ИСНЛ): $= \text{ПН} + \text{СН} / \text{Л}$;

индекс соотношения лимфоцитов и эозинофилов (ИСЛЭ): $= \text{Л} / \text{Э}$;

индекс соотношения нейтрофилов и эозинофилов (ИСНЭ): $= \text{ПН} + \text{СН} / \text{Э}$;

индекс сдвига лейкоцитов (ИСЛ): $= \text{Э} + \text{Б} + \sum \text{Н} / \text{М} + \text{Л}$;

индекс ядерного сдвига нейтрофилов (ИЯСН): $= \text{ПН} + \text{Мл} + \text{ЮН} / \text{СН}$,

где Мл – миелоциты; ЮН – юные нейтрофилы; ПН – палочкоядерные нейтрофилы; СН – сегментоядерные нейтрофилы; Э – эозинофилы; Б – базофилы; М – моноциты; Л – лимфоциты.

Учет внутриэритроцитарных гемопаразитов *Hepatozoon* spp. проводили на 500 эритроцитов каждой особи. Определяли: экстенсивности инвазии (Е, %) – количество особей вида, зараженных гемопаразитами, по отношению ко всему числу исследованных особей; среднюю интенсивность инвазии (I, отн.ед.) – количество паразитов, приходящихся в среднем на одну особь; индекс обилия (ИО, отн. ед.) – количество гемопаразитов, приходящихся на одну особь.

Окуляр-микрометром проводили измерение большой (2a) и малой (2b) осей здоровых и инфицированных эритроцитов. Площадь (мкм²) клеток рассчитывали по формуле эллипса: $S = \pi \times a \times b$, где, a – большая полуось эллипса; b – малая полуось эллипса; $\pi = 3.14$.

Полученные первичные данные проверяли на нормальность распределения по критериям Шапиро – Уилка, Лиллиефорса, Колмогорова – Смирнова (Реброва, 2008). Поскольку полученное значение p для данных критериев оказалось меньше принятого критического уровня ($\alpha < 0.05$), то распределение показателей считали отличающимся от нормального. С учетом вида распределения полученные данные описывали медианой и межквартильным расстоянием. Статистический анализ проводили методами непараметрической статистики с расчетом критериев: Манна – Уитни (U) (при сравнении двух независимых выборок); Краскела – Уоллиса (H) (при множественном сравнении независимых групп по одному признаку) с поправкой Бонферрони; Данна (Z) (множественным критерием при попарном сравнении групп), коэффициента ранговой корреляции Спирмена (ρ), критерия z (при сравнении долей), а также методом многомерного дисперсионного анализа с использованием лямбды Уилкса (λ Wilks) в качестве критериальной статистики. Ввиду несоответствия первичных данных нормальному распределению, значимость отличий (p -значения) рассчитывалась путем рандомизации с использованием перестановочной процедуры (Шитиков, Розенберг, 2014). Группировку объектов исследования и визуализацию межгрупповых различий проводили методами классификационного анализа (кластерным анализом, методом главных компо-

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ИММУНОГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОФИЛЬ

нент), реализованными в пакете прикладных программ Statistica 8 (StatSoft Inc., OK, USA). За величину уровня статистической значимости принимали $\alpha = 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результат гидрохимического анализа водных объектов выявил превышение норматива качества воды для водоемов рыбохозяйственного назначения (ПДК_{рыб-хоз}) по содержанию железа, марганца, меди, хрома, нитритов, сульфидов, кобальта, цинка, никеля. С целью группирования водных объектов по содержанию изученных химических элементов использовали кластерный анализ. Исследованные водоемы разделились на четыре кластера (рис. 1).

В первый кластер вошли оз. Вторчермет (2020 – 2021 гг.) с наиболее близкими гидрохимическими показателя и доминированием прудовых лягушек и оз. Силикатное (2020 г.) с близкими абиотическими условиями среды обитания озерных лягушек (IV класс, грязная, разряд «а») и высоким содержанием марганца, меди, хрома и цинка (табл. 1). Внутри этого кластера водные объекты объединялись в соответствии с межгодовыми гидрохимическими различиями. Второй кластер сформировало оз. Силикатное (2021, 2022) с доминированием озерных лягушек, в котором за период исследований качество воды ухудшилось и перешло по сравнению с 2020 г. из разряда «а» и разряда «б» – грязная (2021), а позднее – в разряд «в» – очень грязная (2022), за счет сильного загрязнения водоема органическими веществами, а также окисления сульфидов и серы, что подтверждалось значительным количеством сульфатов в пробах водного объекта. В третий и четвертый кластер вошли водные объекты Нижегородской области Борского и Павловского районов с более высоким, согласно УКИЗВ, уровнем загрязнения.

Водные объекты III кластера (Бол. Белкино-2 и Бол. Груздевское) с доминированием озерных лягушек, в отличие от городских объектов, отличались повышенным содержанием железа, меди, а также наличием дополнительных тяжелых металлов: никеля и кобальта. Оба водных объекта IV кластера, согласно УКИЗВ, относились к категории экстремально грязных вод с высоким содержанием сульфатов, меди, марганца, железа и других тяжелых металлов, при

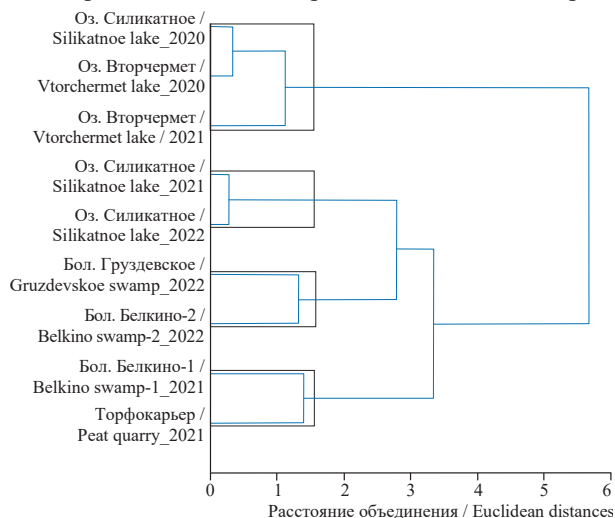


Рис. 1. Дендрограмма иерархической кластеризации водных объектов Нижегородской области (2020 – 2022 гг.)

Fig. 1. Hierarchical clustering dendrogram of water bodies of the Nizhni Novgorod region (2020–2022)

этом в Бол. Белкино-1 (2021) доминировали прудовые, а в торфокарьере Ситниковского заказника (2021) – озерные лягушки.

Таблица 1. Превышение ПДК_{рыб-хоз} (раз) химических элементов водных объектов, группирующихся по гидрохимическому составу

Table 1. Excesses over the maximum permissible concentrations of chemical elements (used for fishery reservoirs) in water bodies, grouped by hydrochemical composition

Кластер / Cluster	Водоем / Год / УКИЗВ, отн. ед / Water body / Year / Specific Combinatorial Index of Water Pollution, rel. u.s	Fe	Mn	Cu	Cr	NO ₂	SO ₄	Zn	Ni	Co
I	Оз. Силикатное / Silikatnoe lake / 2020 / 5.1	–	30	15.5	2.0	24.3	–	39	–	–
	Оз. Вторчермет / Vtorchermet lake / 2020 / 5.59	1.3	60	90	3.3	10.3	–	37	–	–
	Оз. Вторчермет / Vtorchermet lake / 2021 / 4.4	–	30	60	4.9	–	–	4	–	1.6
II	Оз. Силикатное / Silikatnoe lake / 2021 / 7.15	–	50	30	2.5	–	600	11	–	–
	Оз. Силикатное / Silikatnoe lake / 2022 / 8.82	–	20	40	2.0	–	800	8	–	–
III	Бол. Груздевское / Gruzdevskoe swamp / 2022 / 10.36	7.9	130	410	7.3	–	74	–	2.8	6.3
	Бол. Белкино-2 / Belkino swamp_2 / 2022 / 11.03	15.3	120	310	5.2	–	22.6	50	6.23	6.4
IV	Торфокарьер / Peat quarry / 2021 / 19.2	13.7	220	440	8.2	–	2200	2	1.8	–
	Бол. Белкино-1 / Belkino swamp / 2021 / 34.02	17.3	330	770	12.05	–	5000	17	4.1	9

Примечание. Прочерк – отсутствует превышение ПДК_{рыб-хоз} химического элемента.

Note. Dash means the absence of any excess over the maximum permissible concentrations (used for fishery reservoirs) of the chemical element.

В эритроцитах крови озерных лягушек (II, III кластер) и прудовых (IV кластер) были обнаружены гамонты гемопаразита *Hepatoozon* spp. (Hepatoozoidae, Adeleida, Sporozoa). Как известно, представители семейства Hepatoozoidae обладают особенно сложными жизненными циклами, которые значительно различаются между видами (Малышева, 2009; Smith, 1996; Netherlands et al., 2014). Заражение происходит при проглатывании комара, содержащего *Hepatoozon* spp. на стадии спорозонта. Спорозонты из кишечника лягушки мигрируют в паренхиматозные клетки печени, где подвергаются шизогонии с образованием меронтов. Меронты попадают в кровоток, где образуют гаметоциты. Развитие и рост гаметоцитов продолжается в эритроцитах, при этом ядро смещается к одному из полюсов клетки. Молодые гамонты имеют бобовидную форму тела и невыраженную паразитофорную вакуоль (рис. 2, а). Зрелые гамонты лежат в паразитофорной вакуоли, имеют широкоовальную форму, их цитоплазма сильно вакуолизирована (см. рис. 2, б). Это заключительная стадия развития в организме лягушки – промежуточного хозяина *Hepatoozon* spp.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ИММУНОГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОФИЛЬ

Экстенсивность инвазии и доля зараженных эритроцитов различались у самок и самцов обоих видов амфибий. Выявлено значимое возрастание инвазии и доли зараженных клеток у самцов озерной лягушки оз. Силикатное (II кластер) в полевые сезоны 2021 – 2022 гг. ($z = 2.6, p = 0.01$) в отличие от самок, у которых эти показатели не изменялись ($z = 0.17, p > 0.05$). Интенсивность заражения самок озерных лягушек в условиях III кластера (Бол. Белкино-2) *Hepatozoon* spp. оказалась существенно выше ($z = 6.33, p = 0.001$), что отражалось и на суммарных показателях интенсивности и экстенсивности инвазии в целом по выборке ($z = 4.26, p = 0.001$) по сравнению с особями, обитающими в менее загрязненной водной среде (табл. 2).

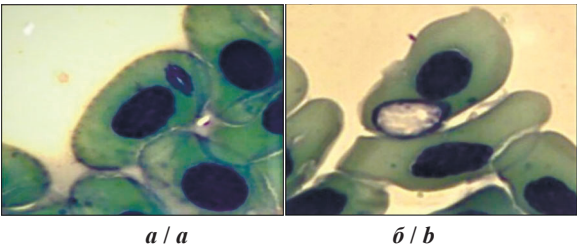


Рис. 2. Микрофотографии паразитарных форм *Hepatozoon* spp.: *a* – молодой гамонт, *б* – зрелый гамонт
Fig. 2. Microphotographs of *Hepatozoon* spp. parasitic forms: *a* – young gamont, *b* – mature gamont

Таблица 2. Зараженность озерных лягушек II и III кластеров *Hepatozoon* spp.
Table. 2. Infestation of marsh frogs of clusters II and III with *Hepatozoon* spp.

Выборки / Samplings	Число зараженных особей / Number of infected individuals	Число паразитов на 500 эритроцитов / The number of parasites per 500 red blood cells	Доля клеток с паразитами / The proportion of cells with parasites	<i>E</i> , %	<i>I</i> , отн. ед. / rel. un.	ИО, отн. ед. / <i>AI</i> , rel. un.
Оз. Силикатное / Silikatnoe lake, 2021 (II кластер / cluster)						
Самки / Females (<i>n</i> = 14)	6	19	0.038	42.85	3.17	1.36
Самцы / Males (<i>n</i> = 10)	7	20	0.04	70.0	2.86	2.0
В целом по выборке / Total sample (<i>n</i> = 24)	13	39	0.078	54.16	3.0	1.62
Оз. Силикатное / Silikatnoe lake, 2022 (II кластер / cluster)						
Самки / Females (<i>n</i> = 5)	2	20	0.04	40.0	10.00	1.25
Самцы / Males (<i>n</i> = 11)	6	40	0.08	54.55	6.67	2.63
В целом по выборке / Total sample (<i>n</i> = 16)	8	60	0.12	50.0	7.5	3.88
Бол. Белкино-2 / Belkino swamp-2, 2022 (III кластер / cluster)						
Самки / Females (<i>n</i> = 9)	7	80	0.16	77.78	11.43	8.89
Самцы / Males (<i>n</i> = 5)	4	45	0.09	80.0	11.25	9.0
В целом по выборке / Total sample (<i>n</i> = 14)	11	125	0.25	78.57	11.36	8.93

Примечание. *E* – экстенсивность инвазии, *I* – средняя интенсивность инвазии, ИО – индекс обилия.

Note. *E* – extensiveness of invasion, *I* – average invasion intense, *AI* – abundance index.

Общая доля зараженных клеток прудовых лягушек (IV кластер) оказалась меньше ($z = 7.87, p = 0.001$) по сравнению аналогичным показателем озерных лягушек (III кластер), за счет невысокой интенсивности заражения как самцов ($z = 6.43, p = 0.001$), так и самок ($z = 4.87, p = 0.001$) (табл. 3).

Таблица 3. Зараженность прудовых лягушек IV кластера *Hepatozoon* spp.
Table 3. Infection of pool frogs of cluster IV with *Hepatozoon* spp.

Пол / Sex	Число зараженных особей / Number of infected individuals	Число паразитов на 500 эритроцитов / Number of parasites per 500 red blood cells	Доля клеток с паразитами / Proportion of cells with parasites	<i>E</i> , %	<i>I</i> , отн. ед. / rel. un.	ИО, отн. ед. / <i>AI</i> , rel. un.
Самки / Females (<i>n</i> = 8)	6	32	0.064	75.0	5.33	4.0
Самцы / Males (<i>n</i> = 4)	1	2	0.004	25.0	2	0.5
В целом по выборке / Total sample (<i>n</i> = 12)	7	34	0.068	58.3	4.86	2.83

Примечание. *E* – экстенсивность инвазии, *I* – средняя интенсивность инвазии, ИО – индекс обилия.

Note. *E* – extensiveness of invasion, *I* – average invasion intense, *AI* – abundance index.

Площадь и длина зараженных эритроцитов самцов ($z = 2.8, p = 0.03$; $z = 3.18, p = 0.009$) и самок ($z = 3.71, p = 0.001$; $z = 2.68, p = 0.04$) озерных лягушек превышали показатели здоровых клеток. При этом у самок, в отличие от самцов, зараженные клетки были слегка расширены ($z = 2.9, p = 0.02$). В целом по выборке озерных лягушек II кластера все морфометрические показатели зараженных эритроцитов оказались статистически значимо больше, чем аналогичные показатели здоровых клеток (табл. 4).

Многофакторный дисперсионный анализ выявил значимое влияние на иммуногематологические показатели пола ($\lambda_{Wilks} = 0.809, p = 0.028$) и взаимодействие факторов пол/заражение гемопаразитами ($\lambda_{Wilks} = 0.814, p = 0.03$). Эффект фактора заражения гемопаразитами оказался незначимым ($\lambda_{Wilks} = 0.95, p = 0.72$).

У зараженных озерных лягушек наименее загрязненного II кластера доля сегментоядерных форм ($z = 2.67, p = 0.007$) и общее содержание нейтрофильных гранулоцитов ($z = 2.31, p = 0.02$) было выше по сравнению со здоровыми особями, что отражалось на интегральных показателях ИСНЛ ($z = 2.31, p = 0.02$) и ИСНЭ ($z = 2.04, p = 0.04$) и свидетельствовало об активации неспецифической защитной системы крови. У озерных лягушек III, IV кластеров отклонений в лейкоцитарном профиле здоровых и инфицированных особей не обнаружено. Лейкограмма этих особей характеризовалась снижением количества лимфоцитов и нейтрофильных гранулоцитов, что отражало снижение адаптивных реакций системы крови и формирование стресс-индуцированной реакции при высоких значениях ИЛГ и низких показателях ККП, РОН, ИСНЛ, ИСЛ, ИЯСН.

Уровень активации гуморального иммунного ответа как зараженных, так и здоровых озерных лягушек в сходных гидрохимических условиях обитания был

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ИММУНОГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОФИЛЬ

сопоставимым, о чем свидетельствовало отсутствие значимых различий между уровнем мелких и крупных ЦИК и индексом укрупнения инфицированных и здоровых особей, как во II (крупные – $U = 710.5, p = 0.12$; мелкие – $U = 1536.5, p = 0.05$; индекс укрупнения – $U = 837, p = 0.98$), так и в III кластере (крупные – $U = 182, p = 0.8$; мелкие – $U = 147.5, p = 0.24$; индекс укрупнения – $U = 133, p = 0.12$).

Таблица 4. Морфометрические параметры эритроцитов озерных лягушек II кластера (оз. Силикатное, г. Нижний Новгород) (Me / IQR)

Table. 4. Morphometric parameters of erythrocytes of marsh frogs of cluster II (Silikatnoye lake, Nizhni Novgorod) (Me / IQR)

Пол / Sex	Эритроциты крови / Erythrocyte	a , мкм / μm	b , мкм / μm	a / b	S , мкм ² / μm^2
Самки / Females	1. Без паразитов / Without parasites, $n = 100$	22 / 4	14 / 2.75	1.64 / 0.27	939.34 / 267.04
	2. С паразитами / With parasites, $n = 100$	23 / 4	14.5 / 3	1.63 / 0.19	1055.57 / 282.74
Самцы / Males	3. Без паразитов / Without parasites, $n = 100$	22 / 3	14 / 2	1.6 / 0.35	984.88 / 243.47
	4. С паразитами / With parasites, $n = 100$	24 / 3	14 / 2	1.64 / 0.3	1083.85 / 282.74
Статистические показатели / Statistical index		$H = 20.45$ $p < 0.01$	$H = 10.83$ $p = 0.013$	$H = 2.39$ $p = 0.5$	$H = 22.92$ $p < 0.01$
		$z_1 - z_2 = 2.68$, $p = 0.04$; $z_1 - z_4 = 4.03$, $p = 0.0003$; $z_3 - z_4 = 3.18$, $p = 0.009$	$z_1 - z_2 = 2.9$, $p = 0.02$	$z_1 - z_2 = 0.33$ $z_1 - z_3 = 0.8$ $z_1 - z_4 = 0.79$ $z_2 - z_3 = 0.3$ $z_2 - z_4 = 1.12$ $z_3 - z_4 = 1.44$	$z_1 - z_2 = 3.71$, $p = 0.001$; $z_1 - z_4 = 4.01$, $p = 0.0003$; $z_3 - z_4 = 2.8$, $p = 0.03$
В целом по выборке / Total over the sample	Без паразитов / Without parasites, $n = 200$	22 / 3	14 / 2	1.63 / 0.3	942.48 / 268.61
	С паразитами / With parasites, $n = 200$	23 / 3	14 / 2	1.63 / 0.29	1061.86 / 296.88
Статистические показатели / Statistical index		$U = 18439$ $p < 0.01$	$U = 20145$ $p = 0.002$	$U = 23019.5$ $p = 0.04$	$U = 17941.5$ $p < 0.01$

Примечание. a – длина большой оси, b – длина малой оси, S – площадь клетки, H – критерий Краскела – Уоллиса, D – критерий Данна, u – критерий Манна – Уитни, n – количество просмотренных клеток. Жирным шрифтом выделены значимые различия.

Note. a – the major axis length; b – the minor axis length; S – the area of the cell; H – the Kruskal–Wallis criterion; D – the Dunn criterion; U – the Mann–Whitney criterion; n – the number of viewed cells. Significant differences are highlighted in bold.

Реакцией прудовых лягушек на высокий уровень загрязнения являлась активация специфической иммунной составляющей, проявляющаяся повышением содержания в крови лимфоцитов. Изменение интегральных лейкоцитарных индексов: увеличение ККП ($z = 2.75, p = 0.006$), РОН ($z = 2.85, p = 0.004$), ИСНЛ ($z = 3.35; p = 0.0008$), ИСЛ ($z = 3.217, p = 0.001$) и снижение ИЛГ ($z = 2.92, p = 0.004$), ИСЛЭ ($z = 2.27, p = 0.023$) отображало перераспределение гранулоцитов и агранулоцитов в организмах прудовых лягушек I и IV кластеров. Лейкоцитарный состав крови зараженных и здоровых прудовых лягушек, обитающих в наиболее

загрязненных условиях (IV кластер), не различался и характеризовался пониженным суммарным содержанием гранулоцитов ($z = 2.55, p = 0.011$), нейтрофильных гранулоцитов ($z = 3.75, p = 0.0002$) за счет палочкоядерных ($z = 3.45, p = 0.0003$) и сегментоядерных ($z = 2.05, p = 0.037$) форм. Зараженные прудовые лягушки IV кластера отличались повышенным индексом укрупнения ($U = 41, p = 0.0004$) и уровнем крупных иммунных комплексов ($U = 64, p = 0.009$) (рис. 3) по сравнению со здоровыми особями, что свидетельствовало о снижении фагоцитарной функции и повышении реактивности иммунной системы организма в условиях сильного загрязнения среды обитания тяжелыми металлами, сульфатами и одновременного инфицирования гемопаразитами.

Исследование линейной связи количественных иммуногематологических показателей озерных лягушек с числом зараженных эритроцитов выявило наличие умеренной отрицательной корреляции в выборке II кластера с количеством эозинофилов ($\rho = -0.36, p = 0.03$), в выборке III кластера – с уровнем крупных иммунных комплексов ($\rho = -0.62, p < 0.05$). Для прудовых лягушек (IV кластер) установлена корреляционная взаимосвязь числа пораженных эритроцитов с суммарным содержанием нейтрофильных гранулоцитов ($\rho = -0.57, p < 0.05$) и индексом укрупнения ($\rho = 0.91, p < 0.05$) иммунных комплексов.

С целью изучения взаимосвязей между различными показателями иммунного статуса амфибий, находящихся в условиях одновременного воздействия комплекса абиотических и биотических экологических факторов, а также выявления факторов, которые упростили бы процесс классификации изучаемых выборок, мы воспользовались методом главных компонент. Первая главная компонента, соответствующая максимальному собственному значению 239.89, описывала приблизительно 82.78% общей дисперсии и обладала сильной положительной корреляцией

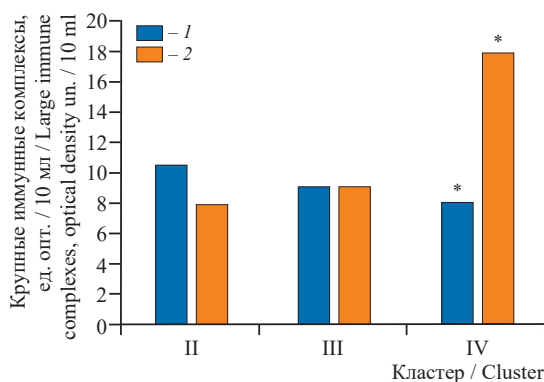


Рис. 3. Содержание крупных иммунных комплексов в сыворотке крови здоровых и зараженных зеленых лягушек: 1 – здоровые, 2 – инфицированные

Fig. 3. Content of large immune complexes in the blood serum of healthy and infected green frogs: 1 – healthy, 2 – infected with *Hepatozoon* spp.

с переменными: эозинофилы (2.55), нейтрофилы (2.26), базофилы (1.54), и сильной отрицательной корреляцией с переменными: лимфоциты (-8.97), фракции мелких (-6.39) и крупных (-3.80) циркулирующих иммунных комплексов. Вторая компонента с собственным значением 48.17 описывала 16.62% оставшейся дисперсии и имела сильную положительную корреляцию с лимфоцитами (1.66) и миелоцитами (0.80); сильные отрицательные корреляции – с фракцией мелких (-5.94) и крупных (-1.09) иммунных комплексов, а также нейтрофилами (-0.92), эозинофилами (-0.80) и базофилами (-0.72).

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ИММУНОГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОФИЛЬ

График рассеяния выборок в пространстве двух первых компонент визуализировал отличия функциональной активности иммунитета инфицированных и здоровых особей. В первом квадранте факторного пространства удаленно от других выборок располагались здоровые озерные лягушки наименее загрязненного I кластера, имеющие минимальный уровень крупных и мелких иммунных комплексов в сыворотке крови и относительно сбалансированный адаптивный ответ. Зараженные *Hepatozoon* spp. озерные лягушки занимали первый, второй и четвертый квадранты, что обуславливалось разнонаправленными изменениями лейкоцитарного профиля в разных гидрохимических условиях среды. Напротив, прудовые лягушки, как здоровые, так и зараженные по совокупности показателей были близки к здоровым озерным лягушкам III кластера и располагались во втором квадранте (рис. 4).

Следует отметить, что различия по исследованным показателям между выборками здоровых амфибий оказались гораздо значительнее, чем между выборками инфицированных особей. Лейкоцитарный профиль и маркеры популяционного гомеостаза (лейкоцитарные индексы реактивности) озерных и прудовых лягушек, дополняя друг друга, свидетельствовали о значимых изменениях в состоянии организма в специфических гидрохимических условиях среды, обусловленных комплексом внешних и внутренних экологических факторов, среди которых особая роль отводится гемопаразитам.

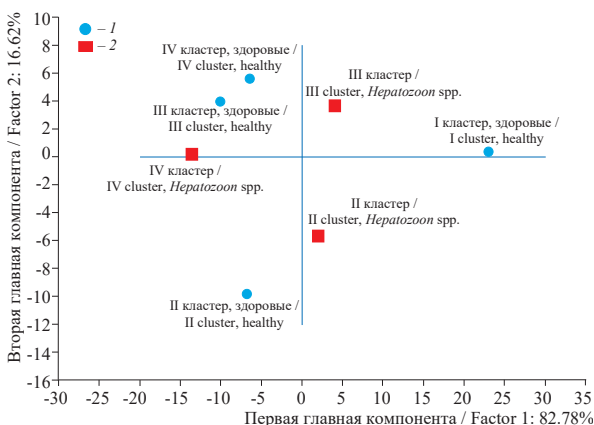


Рис. 4. График рассеивания выборок из популяций здоровых и зараженных озерных (I – III кластеры) и прудовых (IV кластер) лягушек в пространстве главных компонент, построенных по иммуногематологическим переменным: 1 – здоровые, 2 – инфицированные *Hepatozoon* spp.

Fig. 4. Dispersion graph of samples from the populations of healthy and infected marsh (clusters I–III) and pool (cluster IV) frogs in the space of the main components constructed by immunohematological variables: 1 – healthy, 2 – infected with *Hepatozoon* spp.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют о взаимосвязи и разнонаправленности одновременного влияния комплекса абиотических и биотических экологических факторов на зеленых лягушек рода *Pelophylax*. Показано, что специфика гидрохимического загрязнения среды обитания влияет на интенсивность инфицирования лягушек гемопаразитами *Hepatozoon* spp. Постоянное нахождение амфибий в условиях повышенного загрязнения вызывает стрессовый тип адаптации, проявляющейся у озерных лягушек напряжением неспецифической защитной системы крови, а у прудовых характеризуется пониженным содержанием нейтрофильных

гранулоцитов и повышенной долей лимфоцитов. Межвидовые различия в путях адаптации на уровне системы крови озерных и прудовых лягушек к гидрохимическим условиям среды осложнялись дополнительным заражением амфибий *Hepatozoon* spp., как возможным фактором, который не только определяет численность животных (Frost, 2010), но и, подавляя иммунную защиту организма, повышает риски заражения другими инфекционными и вирусными заболеваниями. Кроме того, состояние постоянной интоксикации, обусловленное наличием гемопаразита, вызывает нарушение баланса системы антиген – антитело и существенные сбои в механизме гуморальной защиты организма.

Суммируя полученные результаты, следует заключить, что возможности реакций врожденного и адаптивного иммунитета озерных и прудовых лягушек в условиях подавления токсикантами водной среды крайне снижены, и, следовательно, отсутствие существенных изменений в организме амфибий при заражении эритроцитов *Hepatozoon* spp. может быть обманчивым. Можно полагать, что гипертрофия инфицированных эритроцитов, выполняющих регуляторные функции, отражается и на функциональной активности иммунокомпетентных клеток организма хозяина. Массовое заражение гемопаразитами *Hepatozoon* spp. может поставить под угрозу существование соответствующих видов амфибий. Таким образом, выявление и анализ эколого-физиологических особенностей паразитарных систем могут иметь решающее значение для лучшего понимания механизма межвидовых отношений паразит – хозяин и сохранения биологического разнообразия, что обосновывает необходимость дальнейших исследований путей формирования адаптивных стратегий амфибий, позволяющих особям успешно выживать, расширять ареал и существовать на антропогенно трансформированных территориях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вершинин В. Л. Гемопоез бесхвостых амфибий – специфика адаптациогенеза видов в современных экосистемах // Зоологический журнал. 2004. Т. 83, № 11. С. 1367 – 1374.
- Гаибова Г. Д., Мамедова С. О. Кровепаразиты озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* из водоёмов Азербайджана // Вестник Харьковского национального университета им. В. Н. Каразина. Сер. Биология. 2010. № 920. С. 54 – 60.
- Гриневич Ю. А., Алферов А. Н. Определение иммунных комплексов в крови онкологических больных // Лабораторное дело. 1981. № 8. С. 493 – 495.
- Леонтьева О. А., Семенов Д. В. Земноводные как биоиндикаторы антропогенных изменений среды // Успехи современной биологии. 1997. Т. 117, вып. 6. С. 726 – 736.
- Мальшева М. Н. К фауне кровепаразитов бесхвостых амфибий (Anura) Киргизии // Паразитология. 2009. Т. 43, вып. 1. С. 32 – 45.
- Малютина Т. А. Взаимоотношения в системе паразит – хозяин: биохимические и физиологические аспекты адаптации (ретроспективный обзор) // Российский паразитологический журнал. 2008. № 1. С. 22 – 40.
- Меньшиков В. В., Делекторская Л. Н., Золотницкая Р. П., Андреева З. М., Анкирская А. С., Балаховский И. С., Белокриницкий Д. В., Воропаева С. Д., Гаранина Е. Н., Лукичева Т. И., Плетнева Н. Г., Смоляницкий А. Я. Лабораторные методы исследования в клинике М.: Медицина, 1987. 368 с.
- Пескова Т. Ю. Структура популяций земноводных как биоиндикатор антропогенного загрязнения среды. М.: Наука, 2002. 132 с.
- Реброва О. Ю. Статистический анализ медицинских данных. Применение пакета прикладных программ STATISTICA. М.: МедиаСфера, 2008. 312 с.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ИММУНОГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОФИЛЬ

Резванцева М. В., Лада Г. А., Кулакова Е. Ю. Возрастные и половые особенности гельминтофауны зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) на востоке Центрального Черноземья // Вестник Тамбовского государственного университета. Сер. Естественные и технические науки. 2010. Т. 15, вып. 2. С. 646 – 659.

РД 52.24.643-2002. Метод комплексной оценки степени загрязненности поверхностных вод по гидрохимическим показателям / Росгидромет. Ростов н/Д, 2002. 56 с.

Романова Е. Б., Фадеева Г. А., Вершинина К. С., Николаев В. Ю. Изменение лейкоцитарной формулы крови озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus* (Pallas 1771) при гельминтозах // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. 2013. № 5. С. 141 – 147.

Романова Е. Б., Шаповалова К. В., Рябинина Е. С., Гелашивили Д. Б. Лейкоцитарные индексы и микроядра в эритроцитах как популяционные маркеры иммунного статуса *Pelophylax ridibundus* Pallas 1771 (Amphibia: Ranidae), обитающих в различных биотопических условиях // Поволжский экологический журнал. 2018. № 1. С. 60 – 75. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2018-1-60-75>

Романова Е. Б., Луконина С. А., Рябинина Е. С., Плотникова В. Д. Эколого-физиологический анализ иммунных реакций *Pelophylax ridibundus* и *P. lessonae* (Amphibia: Ranidae) антропогенно-трансформированных территорий // Поволжский экологический журнал. 2023. № 1. С. 77 – 96. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-1-77-96>

Рыжиков К. М., Шарпило В. П., Шевченко Н. Н. Гельминты амфибий фауны СССР. М.: Наука, 1980. 279 с.

Файзулин А. И., Зарипова Ф. Ф. Гельминты озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) г. Салават (Республика Башкортостан) // Известия Самарского научного центра РАН. 2017. Т. 19, № 2. С. 75 – 79.

Шевкопояс В. Н., Лопатин В. Г. Влияние гельминтозов на течение иммунологических процессов у животных // Российский паразитологический журнал. 2008. № 4. С. 94 – 101.

Шутков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра, 2014. 314 с.

Чихляев И. В., Кириллова Н. Ю., Кирилов А. А. Обзор гельминтов земноводных (Amphibia) Самарской области // Известия Самарского научного центра РАН. 2018. Т. 20, № 5(3). С. 385 – 400.

Flaherty B. R., Barratt J., Lane M., Talundzic E., Bradbury R. S. Sensitive universal detection of blood parasites by selective pathogen-DNA enrichment and deep amplicon sequencing // Microbiome. 2021. Vol. 9. Article number 1. <https://doi.org/10.1186/s40168-020-00939-1>

Frost D. R. Amphibian Species of the World: An Online Reference. Version 5.4 (8 April, 2010). New York, American Museum of Natural History, 2010. Available at: <https://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia> (accessed May 30, 2023).

Mehus J. O., Vaughan J. A. Molecular identification of Vertebrate and Hemoparasite DNA within mosquito blood meals from Eastern North Dakota // Vector-Borne and Zoonotic Diseases. 2013. Vol. 13, № 11. P. 818 – 824. <https://doi.org/10.1089/vbz.2012.1193>

Netherlands E. C., Cook C. A., Smit N. J. *Hepatoozon* species (Adeleorina: Hepatozoidae) of African bufonids, with morphological description and molecular diagnosis of *Hepatoozon ixoxo* sp. nov. parasitising three *Amietophrynus* species (Anura: Bufonidae) // Parasites and Vectors. 2014. Vol. 7. Article number 552. <https://doi.org/10.1186/s13071-014-0552-0>

Peskova T. Yu., Bachevskaya O. N., Plotnikov G. K. Hemoparasites of the lake frog *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Ranidae, Anura) inhabiting reservoirs of the North-Western Ciscaucasia // Current Studies in Herpetology. 2018. Vol. 18, iss. 3/4. С. 146 – 152. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-3-4-146-152>

Smith T. G. The genus *Hepatoozon* (Apicomplexa: Adeleina) // The Journal of Parasitology. 1996. Vol. 82, № 4. P. 565 – 585. <https://www.jstor.org/stable/3283781>

Comparative immunohematological profile of *Pelophylax ridibundus* and *P. lessonae* (Amphibia: Ranidae) infected with hemoparasites

E. B. Romanova ✉, V. D. Plotnikova, E. S. Ryabinina

Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod
23 Gagarin Avenue, Nizhni Novgorod 603950, Russia

Received: November 21, 2023 / revised: December 23, 2023 / accepted: December 25, 2023 / published: June 28, 2024

Abstract. The direction of adaptive reactions of healthy and *Hepatozoon* spp.-infected green frogs from water bodies of the Nizhni Novgorod region with various hydrochemical conditions was studied. During the observation period, infection of pool frogs and an increase in the total population indicators of infection of male and female marsh frogs with *Hepatozoon* spp. were revealed. Hypertrophy of the morphometric parameters of infected blood erythrocytes compared with healthy cells was revealed in marsh frogs. The content of neutrophil granulocytes in the blood of infected marsh frogs was higher compared to healthy individuals, while the level of immune complexes did not differ. In infected pool frogs, an increase in the level of large immune complexes in the blood serum and the enlargement index was revealed compared to healthy ones against the background of a general decrease in the body's resistance in conditions of severe pollution of their habitat with heavy metals and sulfates. For marsh frogs, a correlation was established between the proportion of infected erythrocytes and the content of myelocytes and young forms of neutrophils in the blood; while for pool frogs – with the content of neutrophils and the enlargement index of immune complexes. The method of multifactorial dispersion analysis revealed a significant influence of such factors as gender and the interaction of gender/infection with hemoparasites on the immune status of amphibians.

Keywords: *Pelophylax ridibundus*, *P. lessonae*, *Hepatozoon* spp., WBC (white blood cells), immune complexes

Ethics approval and consent to participate: Animal protocols were approved by the Bioethics Commission of the Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod (protocol No. 38 dated March 3, 2020).

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

For citation: Romanova E. B., Plotnikova V. D., Ryabinina E. S. Comparative immunohematological profile of *Pelophylax ridibundus* and *P. lessonae* (Amphibia: Ranidae) infected with hemoparasites. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 2, pp. 190–204 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-190-204>

REFERENCES

Vershinin V. L. Hemopoiesis of anurans – specific features of adaptiogenesis in species in recent ecosystems. *Zoologicheskii zhurnal*, 2004, vol. 83, no. 11, pp. 1367–1374 (in Russian).

✉ *Corresponding author.* Department of Ecology of Institute of Biology and Biomedicine, Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Elena B. Romanova: <https://orcid.org/0000-0002-1925-7864>, romanova@ibbm.unn.ru; Valeria D. Plotnikova: <https://orcid.org/0000-0002-4305-7651>, psyche_medea@mail.ru; Elena S. Ryabinina: <https://orcid.org/0000-0001-5544-2912>; ryabinina.e.s@yandex.ru.

- Gaibova H. D., Mamedova S. O. Blood parasites of the Eurasian marsh frog *Pelophylax ridibundus* from the fresh waters of Azerbaijan. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series: Biology*, 2010, no. 920, pp. 54–60 (in Russian).
- Grinevich Ju. A., Alferov A. N. Determination of immune complexes in the blood of cancer patients. *Laboratornoe delo*, 1981, no. 8, pp. 493–495 (in Russian).
- Leontyeva O. A., Semenov D. V. Amphibians as bioindicators of anthropogenic change. *Uspekhi Sovremennoi Biologii*, 1997, vol. 117, no. 6, pp. 726–736 (in Russian).
- Malysheva M. N. Contributions to the fauna of haemoparasites of batrachians (Amphibia, Anura) in Kyrgyzstan. *Parazitologiya*, 2009, vol. 43, iss. 1, pp. 32–45 (in Russian).
- Malyutina T. A. The relationships in the system of parasite – host: Biochemical and physiological aspects adaptations (retrospective review). *Russian Journal of Parasitology*, 2008, no. 1, pp. 22–40 (in Russian).
- Menshikov V. V., Delektorskaya, L. N., Zolotnitskaya R. P., Andreeva Z. M., Ankirskaya A. S., Balakhovsky I. S., Belokrinitsky D. V., Voropaeva S. D., Garanina E. N., Lukicheva T. I., Pletneva N. G., Smolyanitsky A. I. *Laboratornye metody issledovaniya v klinike* [Laboratory Methods of a Research in the Clinic]. Moscow, Meditsina, 1987. 368 p. (in Russian).
- Peskova T. Yu. *Struktura populjatsij zemnovodnykh kak bioindikator antropogennogo zagryaznenija sredy* [Structure of Amphibian Populations as a Bioindicator of Anthropogenic Environmental Pollution]. Moscow, Nauka, 2002. 132 p. (in Russian).
- Rebrova O. Yu. *Statisticheskij analiz meditsinskih dannykh. Primenenie paketa prikladnykh programm STATISTICA* [Statistical Analysis of Medical Data. Application of STATISTICA Package of Applied Programs]. Moscow, MediaSfera, 2008. 312 p. (in Russian).
- Rezvantseva M. V., Lada G. A., Kulakova E. Yu. Age and sex peculiarities of helminthes' fauna of green frogs (*Rana esculenta* complex) on the east of Central Chernozem region. *Tambov University Bulletin. Series: Natural and Technical Sciences*, 2010, vol. 15, iss. 2, pp. 646–659 (in Russian).
- RD 52.24.643-2002. *Metod kompleksnoi otsenki stepeni zagryaznenosti poverkhnostnykh vod po gidrokhimicheskim pokazateliam / Rosgidromet* [Method for a Comprehensive Assessment of the Degree of Pollution]. Rostov-on-Don, Rosgydromet Publ., 2002. 56 p. (in Russia).
- Romanova E. B., Fadeeva G. A., Vershinina K. S., Nikolaev V. Yu. Leukogram changes in the marsh frog (*Pelophylax ridibundus* Pallas, 1771) with helminthiasis. *Vestnik of Lobachevsky University of Nizhni Novgorod*, 2013, no. 5, pp. 141–147 (in Russia).
- Romavova E. B., Shapovalova K. V., Ryabinina E. S., Gelashvili D. B. Leukocytic indices and micronucleus in erythrocytes as population markers of the immune status of *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Amphibia: Ranidae) living in various biotopic conditions. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2018, no. 1, pp. 60–75 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2018-1-60-75>
- Romanova E. B., Lukonina S. A., Ryabinina E. S., Plotnikova V. Yu. Ecological and physiological analysis of immune reactions of *Pelophylax ridibundus* and *P. lessonae* (Amphibia: Ranidae) in anthropogeneously transformed territories. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2023, no. 1, pp. 77–96 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-1-77-96>
- Ryzhikov K. M., Sharpilo V. P., Shevchenko N. N. *Gel'minty amfibij fauny SSSR* [Helminths of Amphibians of the USSR Fauna]. Moscow, Nauka, 1980. 279 p. (in Russian).
- Fayzulín A. I., Zaripova F. F. Helminths of the marsh frog *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) of the city of Salavat (Republic of Bashkortostan). *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2017, vol. 19, no. 2, pp. 75–79 (in Russian).
- Shevko-pljas V. N., Lopatin V. G. The influence of helminthosis on current immunologic processes at animals. *Russian Journal of Parasitology*, 2008, no. 4, pp. 94–101 (in Russian).
- Shitikov V. K., Rozenberg G. S. *Randomizatsiya i butstrep: statisticheskij analiz v biologii i jekologii s ispol'zovaniem R.* [Randomization and Bootstrap: Statistical Analysis in Biology and Ecology Using R]. Togliatti, Kassandra, 2014. 314 p. (in Russian).

Chikhlyayev I. V., Kirillova N. Yu., Kirillov A. A. Overview of helminths of amphibians (Amphibia) from the Samara region. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2018, vol. 20, no. 5(3), pp. 385–400 (in Russian).

Flaherty B. R., Barratt J., Lane M., Talundzic E., Bradbury R. S. Sensitive universal detection of blood parasites by selective pathogen-DNA enrichment and deep amplicon sequencing. *Microbiome*, 2021, vol. 9, article no. 1. <https://doi.org/10.1186/s40168-020-00939-1>

Frost D. R. *Amphibian Species of the World: An Online Reference. Version 5.4* (8 April, 2010). New York, American Museum of Natural History, 2010. Available at: <https://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia> (accessed May 30, 2023).

Mehus J. O., Vaughan J. A. Molecular identification of Vertebrate and Hemoparasite DNA within mosquito blood meals from Eastern North Dakota. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 2013, vol. 13, no. 11, pp. 818–824. <https://doi.org/10.1089/vbz.2012.1193>

Netherlands E. C., Cook C. A., Smit N. J. *Hepatozoon* species (Adeleorina: Hepatozoidae) of African bufonids, with morphological description and molecular diagnosis of *Hepatozoon ixoxo* sp. nov. parasitising three *Amietophrynus* species (Anura: Bufonidae). *Parasites and Vectors*, 2014, vol. 7, article no. 552. <https://doi.org/10.1186/s13071-014-0552-0>

Peskova T. Yu., Bachevskaya O. N., Plotnikov G. K. Hemoparasites of the lake frog *Pelodytes punctatus* (Pallas, 1771) (Anura) inhabiting reservoirs of the North-Western Ciscaucasia. *Current Studies in Herpetology*, 2018, vol. 18, iss. 3/4, pp. 146–152. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-3-4-146-152>

Smith T. G. The genus *Hepatozoon* (Apicomplexa: Adeleina). *The Journal of Parasitology*, 1996, vol. 82, no. 4, pp. 565–585. <https://www.jstor.org/stable/3283781>

Оригинальная статья

УДК 574.583

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-205-221>

МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА КУЛТУЧНОЙ ЗОНЫ ДЕЛЬТЫ ВОЛГИ В ЛЕТНИЙ СЕЗОН МАЛОВОДНОГО ПЕРИОДА

Л. А. Федяева

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, д. 109*

Поступила в редакцию 14.02.2023 г., после доработки 23.11.2023 г., принята 03.12.2023 г., опубликована 28.06.2024 г.

Аннотация. Приведены результаты исследований межгодовых изменений структуры летнего зоопланктона култучной зоны дельты Волги. Показаны основные тенденции изменений зоопланктона в условиях колебаний гидрологических и метеорологических факторов. Выявлено, что при низком объеме стока, коротком половодье и слабом обводнении пойменных территорий сообщества характеризовались низкими видовым богатством, средней индивидуальной массой ракообразных, численностью Rotifera, высокой долей ювенильных Copepoda в общей численности зоопланктона. В условиях снижения уровня воды при повышении температуры перед половодьем, а затем последующим поздним и стремительным его подъемом с приносом холодных вод и сносом личинок рыб, зоопланктон отличался минимальным видовым богатством, количественными характеристиками Rotifera, увеличением биомассы Cladocera и индекса Шеннона. При стабильном и относительно высоком уровне воды до половодья, нересте рыб в култучной зоне сокращались биомасса зоопланктона за счет Cladocera, средняя индивидуальная масса ракообразных, число видов в пробе. В средневодный год, характеризующийся наибольшим объемом стока и продолжительным половодьем, увеличением обводнения пойменных и нагульных участков, зоопланктон отличался максимальным видовым богатством, числом видов в пробе, обилием Rotifera, общей биомассой и биомассой Cladocera, средней индивидуальной массой ракообразных, индексом Шеннона, но минимальной долей ювенильных Copepoda в общей численности и биомассе.

Ключевые слова: зоопланктон, гидрологический режим, экологические группы, видовое богатство, гидрологический режим

Соблюдение этических норм. Протоколы с использованием животных были одобрены Комиссией по биоэтике Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (протокол № 38 от 03.03.2020 г.).

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Федяева Л. А. Межгодовые изменения зоопланктона култучной зоны дельты Волги в летний сезон маловодного периода // Поволжский экологический журнал. 2024. № 2. С. 205 – 221. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-205-221>

✉ Для корреспонденции. Лаборатория экологии водных беспозвоночных Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН.

ORCID и e-mail адрес: Федяева Людмила Андреевна: <https://orcid.org/0000-0002-3389-9900>, fedyayevala@mail.ru.

ВВЕДЕНИЕ

Култучная зона дельты р. Волги состоит из обширных мелководий (глубиной до 1.5 м), открытых и изолированных заливов (култуков), заросших макрофитами, и является переходной полосой от надводной дельты к подводной (Белевич, 1963). Она представляет сложный лабиринт из островов, кос, мелей и незамкнутых водоемов, с хорошо проточными банчинами и слабо проточными култуками. Ширина ее колеблется от 200 – 300 м до нескольких километров (Белевич, 1963; Астраханский..., 1991). Култуки образуются на участках края дельты, где есть малочисленные или слабые и отмирающие протоки за счет аккумулятивных наносов (Белевич, 1963; Горбунов, 1976; Русанов и др., 2003; Малов, 2011).

Гидрологический режим дельты Волги во многом определяется зарегулированием р. Волги и внутригодовым перераспределением стока, осуществляемого в интересах энергетики (Горбунов, 1976; Катунин, 1971; Чавычалова, 2013). При этом современный маловодный период обусловлен снижением стока р. Волги и падением уровня Каспийского моря. В таких условиях эффективность воспроизводства рыбных запасов снижается, что является серьезной проблемой (Чавычалова, 2013; Литвинов, Подоляко, 2014). Сократились периоды обводнения полостей и время стояния высоких уровней в дельте, увеличились скорости подъема и спада половодья, объем воды, поступающей в период зимней межени и т.д. (Катунин, 1971; Тарадина, Чавычалова, 2017). Это привело к снижению запасов водных биоресурсов Каспийского бассейна, значительным нарушениям условий размножения и обитания рыб, обусловило сокращение масштабов их естественного воспроизводства (Васильченко и др., 1977; Алехина, Финаева, 2001; Чавычалова, 2013). В маловодный период в култучной зоне уменьшаются глубины и увеличивается степень зарастания, но возрастает ее роль для размножения и нагула молоди полупроходных и туводных видов рыб (Никитин, 2013; Литвинов, Подоляко, 2014; Тарадина, Чавычалова, 2017).

В култучной зоне, как известно (Хорошко, 1956; Косова, 1965), зоопланктон выступает главным компонентом кормовой базы молоди рыб, особенно в условиях высокой степени зарастания макрофитами. Развитие сообществ водных беспозвоночных данного участка отличается от системы надводной дельты, здесь происходит более ранний и длительный период полициклического развития отдельных видов гидробионтов и более поздний переход их к анабиозу (Косова, 1958). Летом в планктоне сублиторали преобладающими являются реофильные виды, но в период зарастания погруженными водными растениями планктон обогащается за счет расселения зарослевых теплолюбивых форм со стороны литорали (Косова, 1965; Астраханский заповедник..., 1991). Особую роль в сублиторали играет непрекращающееся влияние банчин, обеспечивающих проточность. В литорали концентрация зоопланктона во много раз превышает концентрацию в сублиторали, сообщество представлено зарослевыми плактобентическими, бентонектическими и прикрепленными сидячими формами (Косова, 1958, 1965; Fedyaeva, Fedyaev, 2022). Однако в недостаточной степени описаны межгодовые изменения основных характеристик зоопланктона култучной зоны в условиях лет различной водности.

МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА КУЛТУЧНОЙ ЗОНЫ

Также маловодный период характеризуется динамикой погодных и гидрологических условий, при этом влияние этих изменений на зоопланктон мало изучено.

Цель работы – анализ межгодовых изменений структуры зоопланктона культурной зоны дельты р. Волги в летний сезон в зависимости от погодных и гидрологических условий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили пробы зоопланктона, собранные в культурной зоне в июне – июле и периодичностью в 14 дней в 2012 – 2014 гг. на территории Дамчикского (западного) (Сазаний култук (45°42'25.8" с.ш., 47°52'30.1" в.д.), остров Постовой (45°41'39.231" с.ш., 47°53'32.573" в.д.)) и Обжоровского (восточного) (устье протока Кутум (46°14'55.781" с.ш., 49°5'42.457" в.д.), култук Прямой-Лотосный (46°16'5.358" с.ш., 49°6'26.81" в.д.), северная оконечность острова Блинов (46°14'8.557" с.ш., 49°8'38.029" в.д.) участков Астраханского заповедника. Пробы отбирали сетью Апштейна с размером ячеей 64 мкм процеживанием 100 л воды с помощью мерного ведра, камеральную обработку проводили стандартными методами (Методические рекомендации..., 1982). Основные типы растительности данных участков описаны ранее (Литвинова, Федяева, 2016; Fedyaeva, Fedyaev, 2022).

Зоопланктон оценивали по видовому богатству, удельному видовому богатству (число видов в пробе), численности, биомассе, соотношению таксономических групп в общей численности и биомассе, составу доминирующих видов, индексу Шеннона, рассчитанному по биомассе, средней индивидуальной массе ракообразных, доле экологических групп в общей численности и биомассе (Андронникова, 1996). Экологические группы определяли на основе классификаций беспозвоночных по типу питания и способу передвижения (Чуйков, 1981; Кривенкова, 2018).

Характеристика погодных и гидрологических условий 2012 – 2014 гг. В работе использовали данные уровня и температуры воды водомерных постов Астраханского государственного заповедника на протоке Быстрой (Летопись природы..., 2013 – 2015), сведения объемов стока р. Волги у г. Волгограда согласно данным Астраханского центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (<https://www.meteorf.gov.ru/>).

Параметры гидрологического режима исследуемых лет приведены в ряде работ (Летопись природы..., 2013 – 2015; Литвинов, Подоляко, 2014; Литвинов, 2018; Подоляко, 2018). Среднемноголетний объем стока р. Волги у г. Волгограда считается равным – 252 км³, среди исследуемых лет – 2012 (240 км³ в год) и 2014 г. (224 км³) относились к маловодным, а 2013 г. – средневодным (271 км³). Предыдущий 2011 г. характеризовался как экстремально маловодный с объемом стока 201 км³ за год (Подоляко, 2018).

Маловодные 2012 и 2014 гг. отличались низким стоком, коротким и поздним половодьем, более ранним спадом уровней (табл. 1). Среди них 2012 г. характеризовался наибольшим объемом стока весной, значительным и продолжительным снижением уровня воды перед половодьем (-46 см) и большей продолжительностью стояния максимальных уровней. Подъем воды в половодье происходил резко

и в два этапа, наблюдалось позднее потепление, но последующий стремительный подъем температур воды до половодья. В июне наблюдалась стабилизация высокого уровня воды, но в июле произошло его резкое снижение (-62 см). Количество нитратов в воде было минимальным и составило в среднем в мае – 0.3 мг/л, а в июне – 0.4 мг/л. В 2014 г. зарегистрирован низкий объем стока за период половодья, при этом отмечен наиболее высокий и стабильный уровень воды перед его началом. Это способствовало плавному подъему уровня, раннему, но короткому сроку стояния максимального уровня, а также раннему и плавному подъему температуры. В июне отмечено значительное снижение уровня (-63 см), которое продолжалось и в июле (-31 см). Количество нитратов в воде в среднем составило в мае 1.53 мг/л, в июне – 1.75 мг/л.

Таблица 1. Основные параметры весенне-летнего половодья в дельте Волги на Дамчикском (протока Быстрая) (I) и Обжоровском (протока Обжорова) (II) участках Астраханского заповедника (Летопись природы..., 2013 – 2015 гг.; Литвинов, 2018)

Table 1. Main parameters of the spring–summer flood in the Volga delta in the Damchik (Bystraya Channel) (I) and Obzhorov (Obzhorov Channel) (II) sections of the Astrakhan Nature Reserve (Chronicle of Nature..., 2013–2015; Litvinov, 2018)

Параметр / Parameter	Год / Year					
	2012		2013		2014	
	Участок / Section					
	I	II	I	II	I	II
Дата начала половодья / Flood start date	27.04		28.03		27.04	
Дата перехода температуры воды через +4°C / Date of water temperature transitions through +4°C	6.04		23.03		26.03	
Максимальный уровень половодья, м БС / Maximum flood level, m BS	-24.91		-24.83		-25.03	
Максимальный уровень / Maximum level	309	351	317	355	298	344
Период стояния максимальных уровней / количество дней / Period of maximum levels / number of days /	<u>24.05–13.06</u> 21	<u>15.05–13.06</u> 30	<u>11.05–20.06</u> 41	<u>5.05–17.06</u> 44	<u>14.05–25.05</u> 12	<u>14.05–25.05</u> 12
Дата окончания половодья / End date of flood	23.07		28.07		2.07	
Общая продолжительность половодья / Total duration of flood	88		122		67	
Объем стока р. Волги в период половодья, км³ / Volume of river flow Volga during the flood period, km³	114		140		101	
Объем стока за год, км³ / Volume of runoff per year, km³	240		271		224	

Средневодный 2013 г. отличался ранним, высоким и продолжительным половодьем с наибольшими объемом стока, длительностью стояния максимального уровня, при этом зимним повышением и последующим снижением уровня до половодья (-15 см), а также поздним и резким спадом половодья в июле. Уровень нитратов в воде составил 1.43 мг/л – в мае и 1.53 мг/л – в июне.

Статистический анализ данных выполнен в программах Excel (Microsoft Corp.) и STATISTICA 10 (Statsoft Inc., OK, USA), включал оценку нормальности распределения (Shapiro – Wilk-тест), определение статистической значимости различий сред-

МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА КУЛТУЧНОЙ ЗОНЫ

них с помощью однофакторного дисперсионного анализа ANOVA ($p \leq 0.05$) или Kruskal – Wallis H -Test. После ANOVA попарные сравнения между годами проводились с помощью LSD -test ($p \leq 0.05$). Для оценки воздействия абиотических факторов на показатели зоопланктона определяли коэффициенты корреляции Пирсона ($p \leq 0.05$) и Спирмена ($p \leq 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В период исследований в култушной зоне зарегистрировано 116 видов планктонных беспозвоночных, среди которых Rotifera – 54, Cladocera – 35, Copepoda – 27. Наибольшим видовым богатством отличался 2013 г. за счет Rotifera, наименьшим – 2014 г. за счет ракообразных (табл. 2).

Таблица 2. Видовое богатство зоопланктона култушной зоны летом 2012 – 2014 гг.

Table 2. Species richness of zooplankton in the kultuk zone in the summer of 2012–2014

Таксоны / Taxa	Год / Year		
	2012	2013	2014
Rotifera	26	44	29
Copepoda	18	18	13
Cladocera	27	26	19
Общее количество видов / Total number of species	71	88	61

Среди постоянно встречающихся видов (более 75% проб) в 2012 – 2014 гг. отмечены *Euchlanis dilatata* (Ehrenberg, 1832) и *Chydorus sphaericus* (Müller, 1785), в 2012 – 2013 гг. – *Mytilina ventralis* (Ehrenberg, 1830) и *Lecane bulla* (Gosse, 1851), в 2012 и 2014 гг. – *Coronatella rectangula* (Sars, 1861), в 2012 г. – *Macrocyclus albidus* (Jurine 1820) и *Pleuroxus aduncus* (Jurine, 1820), в 2013 г. – *Trichocerca rattus* (Müller, 1776).

Удельное видовое богатство зоопланктона в 2013 г. статистически значительно превышало данные 2014 г. ($p = 0.01$) за счет Rotifera (рис. 1, табл. 3).

Численность зоопланктона варьировала от 5.4 ± 3.5 (2012 г.) до 7.7 ± 2.2 (2014 г.) тыс. экз./м³, биомасса от 13.4 ± 8.7 (2012 г.) до 30.0 ± 65.1 (2013 г.) мг/м³ (рис. 2). Максимальная численность и биомасса Rotifera обнаружена в 2013 г., Copepoda – в 2012 г., численность Cladocera – 2014 г., биомасса – в 2013 г., однако статистически значимых различий не выявлено (см. табл. 3).

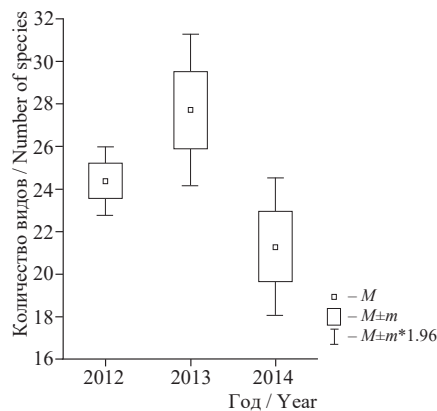


Рис. 1. Удельное видовое богатство зоопланктона култушной зоны летом в 2012 – 2014 гг.

Fig. 1. Specific species richness of zooplankton in the kultuk zone in the summer of 2012–2014

Таблица 3. Количественные показатели зоопланктона култушной зоны летом 2012 – 2014 гг.
Table 3. Quantitative indicators of zooplankton in the kultuk zone in the summer of 2012–2014

Показатель / Index	Таксоны / Taxa	2012 ^a	2013 ^b	2014 ^c	F / H_{K-W}	p
S	Rotifera	8.1±3.8 ^b	13.1±2.4 ^a	10.7±6.1	$F = 2.70$	0.08
	Copepoda	6.8±2.6	6.0±2.9	5.3±1.4	$F = 0.96$	0.39
	Cladocera	5.2±2.2	5.0±1.7	4.3±1.5	$F = 0.69$	0.51
$\frac{N \text{ тыс. экз./м}^3}{\% N}$	Rotifera	0.9±1.8	4.4±6.7	3.8±1.8	$K-W = 4.50$	0.10
		33.2±23.3 ⁶	64.4±17.6 ^a	43.7±18.7	$F = 5.77$	0.009
	Copepoda	2.6±3.2	1.4±0.9	2.3±2.6	$K-W = 1.61$	0.21
		48.5±21.6 ⁶	24.5±15.3 ^a	38.9±25.5	$F = 3.08$	0.06
	Cladocera	0.6±0.6	0.6±0.4	0.8±1.0	$K-W = 1.61$	0.44
		18.3±12.4	11.0±6.5	17.3±13.2	$F = 1.18$	0.32
$\frac{B \text{ мг/м}^3}{\% B}$	Rotifera	1.6-3.7	6.7±30.3	4.3±2.4	$K-W = 5.50$	0.06
		18.0±15.3	39.8±30.9	37.6±19.9	$F = 2.08$	0.14
	Copepoda	8.3-6.0	4.0±9.0	2.9±8.1	$K-W = 0.92$	0.63
		39.1±22.3	24.8±24.9	29.7±23.3	$F = 0.81$	0.45
	Cladocera	3.3±25.9	3.5±13.6	2.9±3.2	$K-W = 0.21$	0.89
		42.0±29.0	25.3±22.1	32.5±16.9	$F = 1.14$	0.33
H_B		3.2±0.6	3.1±0.5	2.8±0.9	$F = 0.73$	0.49
w_{Crust}		0.004±0.006	0.007±0.004 ^b	0.002±0.0008 ^a	$F = 2.72$	0.08

Примечание. N – численность, медиана, тыс. экз./м³; $\% N$ – доля от общей численности, среднее; B – биомасса, медиана, мг/м³; $\% B$ – доля от общей биомассы, среднее; S – удельное видовое богатство, среднее; H_B – индекс Шеннона по биомассе, среднее, бит; w_{Crust} – средняя индивидуальная масса ракообразных, мг; $\pm \text{std.dev.}$ – стандартное отклонение; F – критерий Фишера, H_{K-W} – Краскела – Уоллиса, p – значение, ^{a,b,c} – достоверные различия ($p \leq 0.05$) между годами, при попарных сравнениях LSD -test.

Note. N – numbers, median, thousand ind./m³; $\% N$ – share of the total numbers, average; B – biomass, median, mg/m³; $\% B$ – share of the total biomass, average; S – specific species richness, average; H_B – Shannon's index for biomass, average, bits; w_{Crust} – average individual weight of crustaceans, mg; $\pm \text{std.dev.}$ – standard deviation; F – Fisher test, H_{K-W} – Kruskal–Wallis test, p – value, ^{a,b,c} – significant differences ($p \leq 0.05$) between years, with pairwise comparisons LSD -test.

В 2013 – 2014 гг. основу численности и биомассы составляли Rotifera, причем в 2013 г. их доля статистически значимо превышала значения в другие годы (см. табл. 3). В 2012 г. обнаружена максимальная доля Cladocera и Copepoda в общей численности зоопланктона. По численности доминировали *Euchlanis dilatata* (2012 – 2014 гг.), *Lecane bulla* (2013 г.), *Trichocerca ruttus* (2012 – 2013 гг.), науплиусы Cyclopoida (2012 – 2014 гг.), копепоиды Cyclopoida (2012 г.), по биомассе – *Euchlanis dilatata* (2012 – 2014 гг.), *Macrocyclus albidus* (2012 – 2013 гг.), копепоиды Cyclopoida (2012 г.) и *Bosmina longirostris* (Müller 1785) (2014 г.).

Максимальные значения индекса Шеннона зарегистрированы в 2012 – 2013 гг., хотя статистически значимых различий не обнаружено. В 2013 г. отмечена максимальная средняя индивидуальная масса ракообразных, статистически значимо превышающая значения в 2014 гг. (см. табл. 3).

Среди экологических групп беспозвоночных основу численности составляли плавающие-ползающие организмы, максимальная доля которых зарегистрирована в 2013 г., статистически значимо превышающая значения 2012 г. за счет вертикаторов (табл. 4). В 2012 и 2014 гг. отмечена наибольшая доля смешанной по способам передвижения и питания группы ювенильных копепод – тонких фильтраторов.

МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА КУЛТУЧНОЙ ЗОНЫ

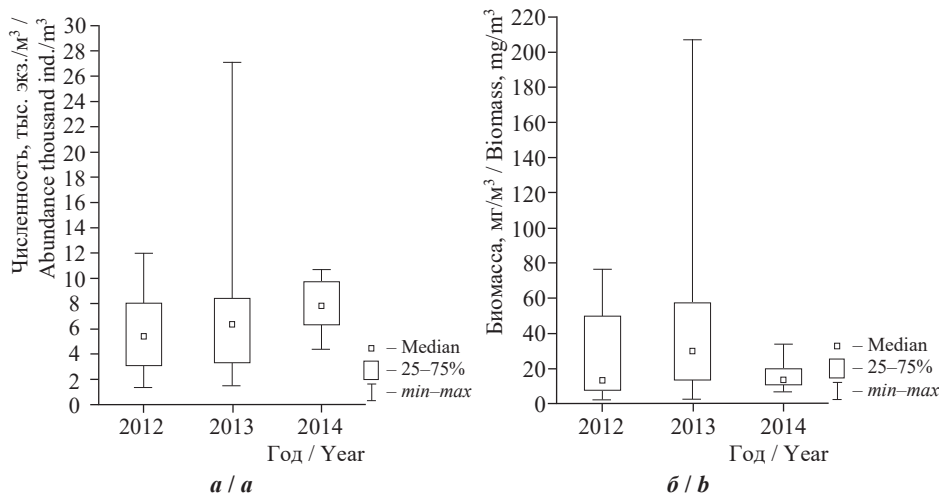


Рис. 2. Численность (а) и биомасса (б) зоопланктона култушной зоны летом
Fig. 2. Abundance (a) and biomass (b) of zooplankton in the kultuk zone in the summer

Основу биомассы среди экологических групп беспозвоночных также составляли плавающе-ползающие организмы, максимальная доля которых отмечена в 2013 г. (табл. 5). Среди них преобладали вертикаторы (2012 – 2014 гг.), вторичные фильтраторы соскребатели и детритофаги (2012 – 2014 гг.), собиратели эврифаги (2012 г.) и хищники (2012 – 2013 гг.). Кроме этого, высокой доли достигали прикрепленные к субстрату первичные тонкие и грубые фильтраторы (2012 – 2013 гг.), смешанная по способам передвижения и питания группа ювенильных копепод (2012 и 2014 гг.), а среди плавающих организмов – первичные тонкие и грубые фильтраторы (2014 г.).

Таблица 4. Доля (%) экологических групп беспозвоночных в общей численности зоопланктона култушной зоны летом 2012 – 2014 гг.

Table 4. Share (%) of ecological groups of invertebrates in the total numbers of zooplankton in the kultuk zone in the summer of 2012–2014

По способу движения и отношения к субстрату* / According to the method of movement and relationship to the substrate*	По способу питания** / By way of nutrition **	2012 ^a	2013 ^b	2014 ^c	F	p
1	2	3	4	5	6	7
I	1	3.0±5.8	3.6±8.4	1.1±1.3	0.38	0.69
	6	0.9±1.9	2.8±4.0	7.0±13.6	1.11	0.34
	9	0.6±1.2	0.08±0.2	0.3±0.9	0.86	0.43
	10	0	0.4±0.9	1.3±1.6	2.95	0.07
	13	0	0	0	–	–
Всего / Total		4.6±7.4	7.0±10.3	9.8±14.1	0.41	0.66

Окончание табл. 4
Table 4. Continuation

1	2	3	4	5	6	7
II	2	34.0±21.2 ^b	59.1±20.8 ^a	44.7±24.8	2.7	0.09
	7	13.9±10.6	7.0±6.6	8.2±7.4	1.6	0.22
	8	4.9±6.3	1.4±2.5	0.8±1.4	2.7	0.09
	11	1.5±1.8	2.0±4.0	6.1±16.9	0.08	0.91
	12	0	0.02±0.04	0	–	–
	Всего / Total	54.6±24.2 ^b	69.2±18.3 ^a	55.2±21.4	1.42	0.26
III	5	0.7±1.4	0.9±1.8	0.1±0.2	0.86	0.43
IV	3	32.7±25.3	16.5±9.4	28.5±19.0	1.88	0.17
	4	7.8±4.4	5.8±4.9	4.3±3.7	1.13	0.33
	Всего / Total	40.5±23.7	22.4±11.9	32.8±22.0	1.90	0.17

Примечание. *I – свободноплавающие организмы, II – связанные с субстратом, III – прикрепленные к субстрату и поверхностной пленке воды, IV – смешанная группа ювенильных копепод; **1, 2 – вертикализаторы; 3 – тонкие фильтраторы; 4 – грубые фильтраторы; 5, 6 – первичные, тонкие и грубые фильтраторы; 7 – вторичные фильтраторы, соскребаатели и детритофаги; 8 – собиратели, эврифаги; 9 – активные хищники, эврифаги копеподы; 10 – хищники-хвататели с инкудатным типом мастакса; 11 – хищники Copepoda; 12 – прикрепляющиеся вертикализаторы; 13 – копеподы-фильтраторы и хищники. *F* – критерий Фишера, *p* – значение, ^{a,b,c} – достоверные различия ($p \leq 0.05$) между годами, при попарных сравнениях *LSD*-test.

Note. *I – free-floating organisms, II – associated with the substrate, III – attached to the substrate and the surface water film, IV – mixed group of juvenile copepods; **1, 2 – verticalizers; 3 – fine filters; 4 – coarse filters; 5, 6 – primary, fine and coarse filters; 7 – secondary filter feeders, scrapers and detritivores; 8 – gatherers, euryphages; 9 – active predators, euryphagous copepods; 10 – grasping predators with an incudate type of mastax; 11 – Copepoda predators; 12 – attached verticalizers; 13 – copepods are filter feeders and predators. *F* – Fisher test; *p* – value; ^{a, b, c} – significant differences ($p \leq 0.05$) between years, with pairwise comparisons, *LSD*-test.

Таблица 5. Доля (%) экологических групп беспозвоночных в общей биомассе зоопланктона култушной зоны летом 2012 – 2014 гг.

Table 5. Share (%) of ecological groups of invertebrates in the total biomass of zooplankton in the kultuk zone in the summer of 2012–2014

По способу движения и отношения к субстрату* / According to the method of movement and relationship to the substrate*	По способу питания ** / By way of nutrition **	2012 ^a	2013 ^b	2014 ^a	<i>F</i>	<i>p</i>
1	2	3	4	5	6	7
I	1	1.2±2.8	0.8±1.4	0.5±0.9	0.28	0.75
	6	2.6±5.9	4.6±8.4	11.6±20.9	0.96	0.39
	9	0.9±1.6	0.6±1.0	1.1±2.8	0.17	0.83
	10	0	1.0±1.7	4.4±6.3	2.96	0.07
	13	0	0	0	–	–
	Всего / Total	4.7±8.5	7.1±8.8	17.6±20.3	2.00	0.15
II	2	20.3±14.5	41.2±27.6	34.4±26.1	1.53	0.23
	7	26.0±19.7	15.7±17.7	19.2±16.2	0.69	0.50
	8	13.9±18.2	2.9±4.1	6.4±12.2	1.75	0.19
	11	10.1±9.9	16.0±22.2	6.1±16.9	0.67	0.51
	12	0	0.06±0.13	0	–	–
	Всего / Total	70.5±20.2	74.3±24.2	66.2±19.9	0.30	0.73

Окончание табл. 5
Table 5. Continuation

1	2	3	4	5	6	7
III	5	9.5±22.1	10.6±21.3	1.4±1.8	0.65	0.52
IV	3	7.7±12.6	2.2±2.3 ^a	6.8±4.4 ⁶	1.45	0.25
	4	8.9±7.5	4.9±3.9	6.5±5.1	1.12	0.34
	Всего / Total	16.6±14.5	7.1±5.2	13.3±7.5	2.30	0.12

Примечание. Условные обозначения см. табл. 4.

Note. See Table 4 for symbols.

Выявлены наиболее значимые корреляции ряда показателей зоопланктона с изученными абиотическими факторами среды. С максимальным уровнем воды в протоках положительно коррелировали число видов в пробе ($r = 0.54$) и средняя индивидуальная масса ракообразных ($r = 0.42$). С датой установления максимального уровня отрицательно коррелировали удельное видовое богатство Rotifera ($r = -0.47$), доля Rotifera в общей численности и биомассе зоопланктона ($r = -0.52$ и -0.39), положительно – доля Соперода в общей численности ($r = 0.44$). С количеством нитратов в култуках обнаружена положительная корреляция удельного видового богатства Rotifera в мае и июне ($r = 0.42$ и 0.39), доли Rotifera в общей численности и биомассе в мае ($r = 0.41$ и 0.42). С уровнем воды на начало половодья положительно связано удельное видовое богатство Rotifera ($r = 0.40$), а с уровнем в июне – доля Соперода в общей численности ($r = 0.45$) и индивидуальная масса ракообразных ($r = 0.43$). С температурой воды в апреле и июне наблюдаются отрицательные связи удельного видового богатства Rotifera ($r = -0.46$ и -0.45), доли Rotifera в общей биомассе в июне ($r = -0.54$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенные исследования показали, что независимо от водности, летом при установлении меженного уровня, высоких температур, развитии высшей водной растительности, в култучной зоне наблюдаются сходные черты организации зоопланктона: близкие значения общей численности, доминирование плавающе-ползающих организмов, высокое число постоянно встречающихся видов.

Большинство межгодовых различий структуры зоопланктона было выявлено в основном на уровне тенденций и связано, по всей видимости, с погодными и гидрологическими особенностями в отдельные годы. Так, в маловодные годы при снижении объема стока, уровня воды, сокращении продолжительности половодья и более раннем наступлении межени сокращается площадь затопленных пойменных территорий, в результате чего уменьшается интенсивность поступления организмов и органического вещества (Горбунов, 1976). Также, по данным Горбунова (1976), в дельте Волги большую роль играет аллохтонное органическое вещество по сравнению с автохтонным. Как показали наши данные, в этих условиях зоопланктон отличается низким видовым богатством и числом видов в пробе, средней индивидуальной массой ракообразных, численностью Rotifera, но высокой плотностью Соперода за счет ювенильных стадий. Аналогичные изменения в маловодные годы, в частности снижение видового богатства и увеличение доли ювениль-

ных *Copepoda*, зарегистрированы в ряде водотоков (Zalocar de Domitrovic, 2002; Keckeis et al., 2003; Frutos et al., 2006; Beaver et al., 2013; José de Paggi et al., 2014). Уменьшение средней индивидуальной массы ракообразных в маловодный период может быть связано с увеличением доли ювенильных копепод, меньшим поступлением из затопленных территорий крупных ракообразных. Возможно, в условиях маловодья и уменьшения скоростей течения для взрослых особей *Copepoda* создается большая вероятность встреч самцов и самок, что приводит к увеличению доли молоди. Полученные корреляции также указывают на обратную связь молоди *Copepoda* с уровнем воды.

Одновременно в ряду маловодных лет отмечены вариации показателей развития зоопланктона. В 2012 г. падение уровня воды до половодья в период роста температур и последующее резкое повышение уровня с холодными полыми водами привело к низкому поступлению и слабым процессам деструкции органического вещества, о чем могут свидетельствовать низкие концентрации растворенного азота NO_3^- в мае и июне. Как известно, в период половодья и весенне-летнего повышения температуры вода водоемов дельты обогащается органическим веществом, с последующей деструкцией и вовлечением биогенных элементов – азота и фосфора (Горбунов, 1976). Пики нитратов в летний период приурочены к срокам, следующим за подъемом аммонийного азота, когда активно происходят процессы нитрификации. Весенне-летняя вспышка размножения бактерий приводит к развитию последующего ряда организмов пищевой цепи – простейших, коловраток и других планктеров (Горбунов, 1976). В результате, летом 2012 г. обнаружены минимальные численность и биомасса *Rotifera*, их низкое удельное видовое богатство, на что указывают их корреляции с количеством нитратов. Одновременно более высокий сток и позднее половодье в ряду маловодных лет привели к длительному стоянию полых вод. Это способствовало поступлению организмов из затопленных территорий, повышению доли вторичных фильтраторов, соскребателей-детритофагов, а также прикрепляющихся первичных тонких и грубых фильтраторов, увеличению числа постоянно встречающихся видов. Определенную роль также играло снижение контроля сверху. Резкое повышение уровня в период половодья в два этапа в 2012 г. привело к сносу личинок рыб из култушной зоны (Литвинов, Подоляко, 2014), благодаря чему в составе зоопланктона увеличилась доля *Cladocera* и их биомасса, число видов ракообразных и их средняя индивидуальная масса.

Известно, что в маловодные годы возрастает роль култушной зоны в нересте рыб (Литвинов, Подоляко, 2014; Никитин, 2017; Тарадина, Чавычалова, 2017; Литвинов, 2018). Очевидно, в результате увеличения контроля сверху, а также слабого обводнения пойменных участков летом 2014 г. сокращалась биомасса зоопланктона за счет *Cladocera*, средняя индивидуальная масса ракообразных, общее число встречаемых видов и удельное видовое богатство, а также доля плавающих организмов. Также весенний плавный подъем уровней воды мог способствовать относительно высоким значениям численности, в том числе за счет *Rotifera*.

С увеличением водности в 2013 г. формирование зоопланктона происходило в условиях высокого и продолжительного половодья, наибольшего объема стока,

МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА КУЛТУЧНОЙ ЗОНЫ

увеличения площадей затопленных территорий. Большой объем стока способствовал длительному затоплению территорий богатых водной растительностью, что привело к поступлению организмов и органического вещества из них. В связи с этим в этот год наблюдалось максимальное число встреченных таксонов, возросло удельное видовое богатство зоопланктона в основном за счет Rotifera, увеличивалось их обилие благодаря плавающе-ползающим вертикаторам и зарегистрирована максимальная общая биомасса. Также в этот год увеличилась доля связанных с субстратом тонких и грубых фильтраторов, средняя индивидуальная масса ракообразных за счет снижения смешанных по способу передвижения и питания ювенильных копепоид. Это подтверждается положительной корреляцией средней индивидуальной массы ракообразных с максимальным уровнем и уровнями воды в протоках в период половодья.

Одновременно благоприятный нерест рыб на пойменных нерестилищах способствовал активным миграциям и нагулу молоди рыб летом в култучной зоне (Литвинов, Подоляко, 2014; Тарадина, Чавычалова, 2017). Как указывают А. Ф. Коблицкая (1958) и Э. В. Никитин (2013, 2017), молодь рыб, мигрирующая из выше-расположенных нерестилищ, задерживается и нагуливается в култучной зоне, а при длительном стоянии высоких уровней более рассредоточена и скатывается постепенно. Вероятно, по сравнению с 2014 г., когда нерест проходил в култучной зоне, влияние рыб было ниже за счет увеличения обводненности и рассредоточения молоди среди растительности. Поэтому наблюдались максимальная биомасса и величины средней индивидуальной массы ракообразных.

В отдельные годы сочетание близких абиотических факторов способствовало сходным чертам зоопланктона. Так, в маловодный 2012 г. и средневодный 2013 г. отмечены более длительные сроки стояния максимального уровня и продолжительности половодья, более позднее установление межени, сокращение нерестующих рыб. Это способствовало распространению организмов из затопляемых территорий и зарослей макрофитов, благодаря чему летом возрастало количество постоянно встречающихся видов, удельное видовое богатство ракообразных, близким значениям численности и биомассы Cladocera, индекса Шеннона, преобладанию плавающих и прикрепляющихся к субстрату первичных тонких и грубых фильтраторов, плавающе-ползающих хищников.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали относительную стабильность количественного развития и структуры летнего зоопланктона култучной зоны в маловодные и средневодные годы. Влияние ряда гидрологических и погодных условий проявлялось на уровне тенденций. В маловодные годы основное влияние на структуру летнего зоопланктона култучной зоны, вероятно, оказывает низкий объем стока, короткое половодье и сокращение площади затопленных территорий. В этих условиях зоопланктон отличается низким видовым богатством и числом видов в пробе, средней индивидуальной массой ракообразных, численностью Rotifera, но высокой плотностью Copepoda за счет ювенильных стадий. Межгодовые различия в маловодные годы, как предполагается, определялись снижением

уровня воды перед половодьем во время ее значительного прогрева и последующим стремительным подъемом с приносом холодных вод, поздними датами становления максимального уровня в два этапа и сносом личинок рыб, но длительным половодьем среди маловодных лет. В этих условиях в 2012 г. зоопланктон характеризовался минимальным видовым богатством и количественными величинами Rotifera, но повышением биомассы Cladocera (вторичных фильтраторов, соскребателей детритофагов, а также связанных с субстратом ветвистоусых), увеличением числа видов ракообразных, индекса Шеннона и средней индивидуальной массы ракообразных. В 2014 г. ведущими факторами выступали минимальный сток и короткое половодье, но более высокие и стабильные уровни перед началом половодья, при нересте рыб в култушной зоне, в результате чего зоопланктон отличался низкой биомассой за счет Cladocera, средней индивидуальной массой ракообразных, индекса Шеннона, удельным видовым богатством и долей плавающих организмов.

В средневодный год при продолжительном половодье с наибольшим объемом стока, увеличением площадей обводнения, рассредоточением молоди на нагульной территории зоопланктон отличался максимальным числом обнаруженных таксонов, наиболее высоким удельным видовым богатством, обилием Rotifera, биомассой Cladocera, максимальной общей биомассой и индивидуальной массой ракообразных, высокими значениями индекса Шеннона, увеличением доли связанных с субстратом ветвистоусых раков, но минимальной долей ювенильных Corepoda.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алехина Р. П., Финаева В. Г. Оценка эффективности размножения полупроходных рыб в д. Волги // Экология молоди и проблемы воспроизводства Каспийских рыб. М.: ВНИРО, 2001. С. 7 – 21.
- Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Астраханский заповедник / под ред. Г. А. Кривоносова, Г. В. Русакова. М.: Агропромиздат, 1991. 191 с.
- Белевич Е. Ф. Районирование дельты Волги // Труды Астраханского государственного заповедника. 1963. Вып. 8. С. 401 – 421.
- Васильченко О. Н., Горюнова В. Н., Алехина Р. П. О воспроизводстве полупроходных рыб в дельте Волги // Труды ВНИРО. 1977. Т. 127А. С. 133 – 144.
- Горбунов К. В. Влияние зарегулирования Волги на биологические процессы в ее дельте и биосток. М.: Наука, 1976. 219 с.
- Катунин Д. Н. Заливание волжской дельты в условиях работы Волго-Камского каскада гидроэлектростанций // Труды КаспНИРХа. 1971. Т. 26. С. 35 – 41.
- Коблицкая А. Ф. Сезонные миграции молоди рыб в низовьях дельты Волги в период, предшествующий зарегулированию стока // Труды Астраханского заповедника. 1958. Вып. 4. С. 209 – 235.
- Косова А. А. Состав и распределение зоопланктона и бентоса в западной части низовьев дельты Волги // Труды Астраханского заповедника. 1958. Вып. 4. С. 159 – 193.
- Косова А. А. Зоопланктон западной части низовьев дельты Волги в период регулирования стока // Изменения биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. М.: Наука, 1965. С. 98 – 135.

МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА КУЛТУЧНОЙ ЗОНЫ

Кривенкова И. Ф. Значение фитофильного зоопланктона для экосистемы озера Кенон // Учёные записки ЗабГУ. Сер. Биологические науки. 2018. Т. 13, № 1. С. 60 – 65. <https://doi.org/10.21209/2500-1701-2018-13-1-60-65>

Летопись природы Астраханского государственного природного биосферного заповедника. Астрахань, 2013. Кн. 1. 137 с.; Кн. 2. 102 с.; 2014. К. 1. 158 с.; Кн. 2. 122 с.; 2015. Кн. 1. 131 с.; Кн. 2. 134 с.

Литвинов К. В. Анализ современных закономерностей миграционной активности полупроходных и туводных рыб в весенне-летний период в водоемах Астраханского заповедника: дис. ... канд. биол. наук. Астрахань, 2018. 122 с.

Литвинов К. В., Подольяко С. А. Влияние гидрологического режима на ход нерестовых миграций рыб разных экологических групп в нижнюю зону дельты Волги // Астраханский вестник экологического образования. 2014. Т. 4, № 30. С. 102 – 109.

Литвинова Н. В., Федяева Л. А. Влияние развития макрофитов в формировании структуры зоопланктона низовьев дельты р. Волги // Поволжский экологический журнал. 2016. № 4. С. 399 – 410.

Малов В. Г. О геоморфологическом строении островов нижней и култучной зон дельты Волги // Особо охраняемые природные территории в XXI веке: современное состояние и перспективы развития: материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной 20-летию юбилею НП «Водлозёрский». Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2011. С. 187 – 191.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция / под ред. Г. Г. Винберг, Г. М. Лаврентьева. Л. : ГосНИОРХ, 1982. 33 с.

Никитин Э. В. Естественное воспроизводство промысловых рыб в култучной зоне дельты р. Волги в условиях многоводных и маловодных лет // Научный потенциал регионов на службу модернизации. 2013. № 2(5). С. 67 – 74.

Никитин Э. В. Численность и качественные характеристики мальков рыб на мелководном устьевом взморье реки Волги в летне-осенний период 2012 года // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. 2017. № 3. С. 65 – 73.

Подольяко С. А. Условия формирования пойменной системы нижней зоны дельты Волги (2011 – 2015) // Труды Астраханского государственного заповедника. 2018. Вып. 17. С. 103 – 112.

Русанов Г. М., Гаврилов Н. Н., Горбунов А. К., Горбунова А. В., Живогляд А. Ф., Иванов В. М., Кизина Л. П., Косова А. А., Литвинов В. П., Реуцкая Н. И., Реуцкий Н. Д., Русаков Г. В., Рыбак В. С., Семёнова Н. Н., Шкварникова Ж. А. Изменения гидрологического режима в водоёмах дельты и авандельты Волги, вызванные колебаниями уровня Каспийского моря // Структурные изменения экосистем Астраханского биосферного заповедника, вызванные подъёмом уровня Каспийского моря. Астрахань: ИПК Волга, 2003. С. 21 – 36.

Тарадина Д. Г., Чавычалова Н. И. О естественном воспроизводстве полупроходных и некоторых речных видов рыб в низовьях р. Волга в 2011 – 2015 гг. // Труды ВНИРО. 2017. Т. 166. С. 85 – 108.

Хорошко П. Н. Зоопланктон авандельты Волги и его роль в питании молоди леща // Труды ВНИРО. 1956. Т. 32. С. 197 – 214.

Чавычалова Н. И. Современные проблемы естественного воспроизводства рыб в низовьях Волги // Научный потенциал регионов на службу модернизации. 2013. № 2(5). С. 80 – 87.

Чуйков Ю. С. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных. Экологическая классификация беспозвоночных, встречающихся в планктоне пресных вод // Экология. 1981. № 3. С. 71 – 77.

Beaver J. R., Jensen D. E., Casamatta D. A., Tausz C. E., Scotese K. C., Buccier K. M., Teacher C. E., Rosati T. C., Minerovic A. D., Renicker T. R. Response of phytoplankton and zoo-

plankton communities in six reservoirs of the middle Missouri River (USA) to drought conditions and a major flood event // *Hydrobiologia*. 2013. Vol. 705. P. 173 – 189. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1397-1>

Fedyaeva L. A., Fedyaev R. A. Zooplankton of macrophyte thickets of different types in “kultuk” zone of the Volga River Delta in the spring-summer period // *Ecosystem Transformation*. 2022. Vol. 5, № 1. P. 3 – 18. <https://doi.org/10.23859/estr-210708>

Frutos S. M., Poi de Neiff A. S. G., Neiff J. J. Zooplankton of the Paraguay River: A comparison between sections and hydrological phases // *International Journal of Limnology*. 2006. Vol. 42, iss. 4. P. 277 – 288. <https://doi.org/10.1051/limn/2006028>

José de Paggi S. B., Devercelli M., Molina F. R. Zooplankton and their driving factors in a large subtropical river during low water periods // *Fundamental and Applied Limnology*. 2014. Vol. 184, iss. 2. P. 125 – 139. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2014/0520>

Keckeis S., Baranyi C., Hein T., Holarek C., Riedler P., Schiemer F. The significance of zooplankton grazing in a floodplain system of the River Danube // *Journal of Plankton Research*. 2003. Vol. 25, iss. 3. P. 243 – 253. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.3.243>

Zalocar de Domitrovic Y. Structure and variation of the Paraguay river phytoplankton in two periods of its hydrological cycle // *Hydrobiologia*. 2002. Vol. 472. P. 177 – 196. <https://doi.org/10.1023/A:1016304803431>

**Inter-annual changes in zooplankton
in the Volga delta kultuk zone in summer (low-water period)**

L. A. Fedyaeva

*I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences
Borok, Nekouzsky district, Yaroslavl oblast 152742, Russia*

Received: February 14, 2023 / revised: November 23, 2023 / accepted: December 3, 2023 / published: June 28, 2024

Abstract. The paper presents the results of our studies of inter-annual changes in the structure of summer zooplankton in the kultuk zone of the Volga delta depending on hydrological and meteorological conditions. The study shows the main trends in zooplankton differences in a series of low-water years. It was found that in low-water years in the kultuk zone with low runoff, short floods and weak watering of floodplain territories, zooplankton was characterized by low species richness, reduced average individual mass of crustaceans and the number of Rotifera, but a high proportion of the number of juvenile Copepoda. In the year when the water level decreased before the flood during the period of temperature increase, and then a rapid rise with the inflow of cold waters and the removal of fish larvae, zooplankton was characterized by a minimum species richness and quantitative values of Rotifera, but increased biomass of Cladocera and the Shannon index. In every low-water year, with a stable and relatively high water level before the flood, fish spawning in the kultuk zone, biomass of zooplankton reduced due to Cladocera, and the number of species in the sample. In every mid-water year, the flood had the largest runoff and prolonged, increased flooding of the floodplain, zooplankton was characterized by the maximum total and specific species richness, abundance of Rotifera, total biomass on account of Cladocera, and the individual mass of crustaceans, the Shannon index, but the minimum proportion of juvenile Copepoda.

Keywords: zooplankton, hydrological regime, ecological groups, species richness, hydrological regime

Ethics approval and consent to participate: Animal protocols were approved by the Bioethics Commission of the I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences (protocol No. 38 dated March 3, 2020).

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

For citation: Fedyaeva L. A. Inter-annual changes in zooplankton in the Volga delta kultuk zone in summer (low-water period). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 2, pp. 205–221 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-205-221>

REFERENCES

Alehina R. P., Finaeva V. G. Evaluation of the efficiency of reproduction of semi-anadromous fish in the Volga village. *Young Fish Ecology and Caspian Fish Reproduction Problems*. Moscow, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography Publ., 2001, pp. 7–21 (in Russian).

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Ecology of Aquatic Invertebrates, I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail address: Liudmila A. Fedyaeva: <https://orcid.org/0000-0002-3389-9900>, fedyayeva@mail.ru.

- Andronikova I. N. *Strukturno-funktsional'naya organizatsiya zooplanktona ozernykh ekosistem raznykh troficheskikh tipov* [Structural and Functional Organization of Zooplankton of Lake Ecosystems of Different Trophic Types]. Saint Petersburg, Nauka, 1996. 189 p. (in Russian).
- Astrakhanskij zapovednik. Pod red. G. A. Krivonosova, G. V. Rusakova [Krivonosov G. A., Rusakov G. V., eds. Astrakhan Nature Reserve]. Moscow, Agropromizdat, 1991. 191 p. (in Russian).
- Belevich E. F. Zoning of the Volga Delta. *Proceedings of the Astrakhan State Reserve*, 1963, iss. 8, pp. 401–421 (in Russian).
- Vasilchenko O. N., Goryunova V. N., Alekhina R. P. On the reproduction of semi-anadromous fish in the Volga delta. *Trudy VNIRO*, 1977, vol. 127A, pp. 133–144 (in Russian).
- Gorbunov K. V. *Vliianie zaregulirovaniia Volgi na biologicheskie protsessy v ee del'te i bio-drainage* [Influence of Regulation of the Volga River on Biological Processes in its Delta and Bio-drainage]. Moscow, Nauka, 1976. 219 p. (in Russian).
- Katunin D. N. Flooding of the Volga delta under the conditions of operation of the Volga-Kama cascade of hydroelectric power plants. *Proceedings of the Caspian Fisheries Research Institute*, 1971, vol. 26, pp. 35–41 (in Russian).
- Koblitskaya A. F. Seasonal migrations of juvenile fish in the lower reaches of the Volga delta in the period preceding runoff regulation. *Proceedings of the Astrakhan Reserve*, 1958, iss. 4, pp. 209–235 (in Russian).
- Kosova A. A. Composition and distribution of zooplankton and benthos in the western part of the lower reaches of the Volga delta. *Proceedings of the Astrakhan Reserve*, 1958, iss. 4, pp. 159–193 (in Russian).
- Kosova A. A. Zooplankton in the western part of the lower reaches of the Volga delta during the period of runoff regulation. In: *Izmeneniia biologicheskikh kompleksov Kaspiiskogo moria za poslednie desiatiletia* [Changes in the Biological Complexes of the Caspian Sea Over the Past Decades]. Moscow, Nauka, 1965, pp. 98–135 (in Russian).
- Krivenkova I. F. The importance of phytophilic zooplankton for the ecosystem of Lake Keron. *Scholarly Notes of Transbaikal State University. Series Biological Sciences*, 2018, vol. 13, no. 1, pp. 60–65 (in Russian). <https://doi.org/10.21209/2500-1701-2018-13-1-60-65>
- Letopis' prirody Astrakhanskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika* [Chronicle Nature of the Astrakhan State Natural Biosphere Reserve]. Astrakhan, 2013, vol. 1. 137 p.; vol. 2, 102 p.; 2014, vol. 1. 158 p.; vol. 2, 122 p.; 2015, vol. 1. 131 p.; vol. 2. 134 p. (in Russian).
- Litvinov K. V. *Analysis of Modern Patterns of Migratory Activity of Semi-anadromous and Non-migratory Fish in the Spring-summer Period in the Reservoirs of the Astrakhan Nature Reserve*. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Astrakhan, 2018. 122 p. (in Russian).
- Litvinov K. V., Podolyako S. A. Influence of the hydrological regime on the course of spawning migrations of fish of different ecological groups to the lower zone of the Volga delta. *Astrakhan Bulletin of Ecological Education*, 2014, vol. 4, no. 30, pp. 102–109 (in Russian).
- Litvinova N. V., Fedyaeva L. A. Influence of macrophyte development in the zooplankton structure formation in the lower reaches of the Volga river delta. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2016, no. 4, pp. 399–410 (in Russian).
- Malov V. G. On the geomorphological structure of islands of the lower and kultuchnaya zones of the Volga Delta. In: *Specially Protected Natural Areas in the XXI Century: Current State and Prospects for Development: Proceedings of the All-Russian Scientific-Practical Conference With International Participation, Dedicated to the 20th Anniversary of the National Park "Vodlozorsky"*. Petrozavodsk, Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences Publ., 2011, pp. 187–191 (in Russian).
- Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoemakh. Zooplankton i ego produktsiya*. Pod red. G. G. Vinberg, G. M. Lavrent'eva [Vinberg G. G., Lavrentiev G. M., eds. Methodical Recommendations on

Collection and Processing of Materials for Hydrobiological Research in Freshwater Reservoirs. Zooplankton and Its Production]. Leningrad, State Research Institute of Lake and River Fisheries, USSR Academy of Sciences Publ., 1982. 33 p. (in Russian).

Nikitin E. V. Natural reproduction of commercial fish in the cultural zone of the delta of the river. Volga in conditions of high-water and low-water years. *Scientific Potential of Regions for the Service of Modernization*, 2013, no. 2(5), pp. 67–74 (in Russian).

Nikitin E. V. Number and qualitative characteristics of fish fry in the shallow estuarine coast of the Volga River in the summer-autumn period of 2012. *Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing industry*, 2017, no. 3, pp. 65–73 (in Russian).

Podolyako S. A. Conditions for the formation of the hollow system of the lower zone of the Volga delta (2011–2015). *Proceedings of the Astrakhan State Reserve*, 2018, iss. 17, pp. 103–112 (in Russian).

Rusanov G. M., Gavrillov N. N., Gorbunov A. K., Gorbunova A. V., Zhivoglyad A. F., Ivanov V. M., Kizina L. P., Kosova A. A., Litvinov V. P., Reutskaya N. I., Reutsky N. D., Rusanov G. V., Rybak V. S., Semyonova N. N., Shkvarnikova Zh. Caused by fluctuations in the level of the Caspian Sea. In: *Strukturnye izmeneniya jekosistem Astrakhanskogo biosfernogo zapovednika, vyzvannye podjomom urovnja Kaspijskogo morja* [Structural Changes in the Ecosystems of the Astrakhan Biosphere Reserve Caused by the Rise in the Level of the Caspian Sea]. Astrakhan, IPK Volga, 2003, pp. 21–36 (in Russian).

Taradina D. G., Chavychalova N. I. On the natural reproduction of semi-anadromous and some river fish species in the lower reaches of the river. Volga in 2011–2015. *Trudy VNIRO*, 2017, vol. 166, pp. 85–108 (in Russian).

Khoroshko P. N. Zooplankton of the Volga Delta and its role in the nutrition of juvenile bream. *Trudy VNIRO*, 1956, vol. 32, pp. 197–214 (in Russian).

Chavychalova N. I. Modern problems of natural reproduction of fish in the lower reaches of the Volga. *Scientific Potential of Regions for the Service of Modernization*, 2013, no. 2 (5), pp. 80–87 (in Russian).

Chuikov Yu. S. Methods of ecological analysis of the composition and structure of communities of aquatic animals. Ecological classification of invertebrates found in fresh water plankton. *Ekologiya*, 1981, no. 3, pp. 71–77 (in Russian).

Beaver J. R., Jensen D. E., Casamatta D. A., Tausz C. E., Scotese K. C., Buccier K. M., Teacher C. E., Rosati T. C., Minerovic A. D., Renicker T. R. Response of phytoplankton and zooplankton communities in six reservoirs of the middle Missouri River (USA) to drought conditions and a major flood event. *Hydrobiologia*, 2013, vol. 705, pp. 173–189. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1397-1>

Fedyaeva L. A., Fedyaev R. A. Zooplankton of macrophyte thickets of different types in “kultuk” zone of the Volga River Delta in the spring-summer period. *Ecosystem Transformation*, 2022, vol. 5, no. 1, pp. 3–18. <https://doi.org/10.23859/estr-210708>

Frutos S. M., Poi de Neiff A. S. G., Neiff J. J. Zooplankton of the Paraguay River: A comparison between sections and hydrological phases. *International Journal of Limnology*, 2006, vol. 42, iss. 4, pp. 277–288. <https://doi.org/10.1051/limn/2006028>

José de Paggi S. B., Devercelli M., Molina F. R. Zooplankton and their driving factors in a large subtropical river during low water periods. *Fundamental and Applied Limnology*, 2014, vol. 184, iss. 2, pp. 125–139. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2014/0520>

Keckeis S., Baranyi C., Hein T., Holarek C., Riedler P., Schiemer F. The significance of zooplankton grazing in a floodplain system of the River Danube. *Journal of Plankton Research*, 2003, vol. 25, iss. 3, pp. 243–253. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.3.243>

Zalocar de Domitrovic Y. Structure and variation of the Paraguay river phytoplankton in two periods of its hydrological cycle. *Hydrobiologia*, 2002, vol. 472, pp. 177–196. <https://doi.org/10.1023/A:1016304803431>

Оригинальная статья

УДК 57.044

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-222-234>

БИОТЕСТИРОВАНИЕ ДЕКАБРОМДИФЕНИЛОКСИДА С ПРИМЕНЕНИЕМ МНОГОКОМПОНЕНТНОЙ ТЕСТ-СИСТЕМЫ

Л. П. Эрдниев¹, Ю. С. Гусев¹, Е. В. Плешакова^{2✉},
И. С. Кошелева¹, Д. А. Кузянов^{1,2}, А. Н. Микеров¹

¹ Саратовский медицинский научный центр гигиены ФБУН «ФНЦ медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения»
Россия, 410022, г. Саратов, ул. Заречная, здание 1А, стр. 1

² Саратовский национальный исследовательский государственный университет
имени Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83

Поступила в редакцию 24.10.2023 г., после доработки 25.11.2023 г., принята 29.11.2023 г., опубликована 28.06.2024 г.

Аннотация. Проанализировано биотестирование антипирина декабромдифенилоксида с применением многокомпонентной тест-системы. Показано, что его водные растворы характеризуются обратным дозозависимым эффектом в стимуляции роста колонии зеленой водоросли *Chlorella vulgaris* и отсутствием признаков токсического воздействия у *Daphnia magna*. При термической деструкции декабромдифенилоксида при температуре 400°C образуется смесь продуктов, одним из компонентов которой является бром. Смесь продуктов деструкции попадает в воздух и обладает токсическими свойствами, которые проявляются в виде стимуляции роста колонии зеленой водоросли *Chlorella vulgaris*, а также гибели и нарушения роста эмбрионов моллюсков *Planorbis*. Таким образом, оценка токсичности проб воды с содержанием антипирина может проводиться методом биотестирования с использованием в качестве тест-объектов культуры зеленой водоросли *Chlorella vulgaris* и суточных эмбрионов *Planorbis*. Отмечено, что на фоне сформированного мнения о безопасности декабромдифенилоксида, обоснованного плохой растворимостью в воде и низкой токсичностью для биообъектов, возникает необходимость изучения эмбриотоксического действия продуктов термической деструкции для животных и человека.

Ключевые слова: *Chlorella vulgaris*, *Daphnia magna*, декабромдифенилоксид, антипирин, биотестирование, токсикология

Соблюдение этических норм. Протоколы с использованием животных были одобрены Комитетом по биоэтике Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского (протокол № 8 от 18.04.2023 г.).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

✉ Для корреспонденции. Кафедра биохимии и биофизики Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского.

ORCID и e-mail адреса: Эрдниев Леонид Петрович: <https://orcid.org/0000-0001-5187-7361>, leonid-erdniev@yandex.ru; Гусев Юрий Сергеевич: <https://orcid.org/0000-0001-7379-484X>; yuran1989@yandex.ru; Плешакова Екатерина Владимировна: <https://orcid.org/0000-0003-3836-0258>, plekat@yandex.ru; Кошелева Ирина Сергеевна: <https://orcid.org/0000-0003-1992-5305>; irishka-kosheleva@mail.ru; Кузянов Дмитрий Андреевич: <https://orcid.org/0000-0002-5070-4431>; dimakuzyanov@gmail.ru; Микеров Анатолий Николаевич: <https://orcid.org/0000-0002-0670-7918>; mail@smnecg.ru.

БИОТЕСТИРОВАНИЯ ДЕКАБРОМДИФЕНИЛОКСИДА

Для цитирования. Эрдиев Л. П., Гусев Ю. С., Плешакова Е. В., Кошелева И. С., Кузянов Д. А., Микеров А. Н. Биотестирование декабромдифенилоксида с применением многокомпонентной тест-системы // Поволжский экологический журнал. 2024. № 2. С. 222 – 234. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-222-234>

ВВЕДЕНИЕ

На сегодняшний день антипирены являются неотъемлемыми компонентами материалов, используемых при производстве электроники и мебели. Анализ литературы показывает, что бромсодержащие антипирены составляют 39% от объема потребления (Арбузова, 2019; Zhang et al., 2016). Одним из наиболее перспективных и высокоэффективных в этой группе является декабромдифенилоксид (ДБДФО) (Norrocks, 2020).

Декабромдифенилоксид представляет собой белое или почти белое порошкообразное вещество. Практически нерастворим в воде (менее 0.1 мг/л); частично растворяется в ацетоне (50 мг/л), хлорбензоле (600 мг/л), о-ксилоле (870 мг/л) и некоторых других органических растворителях (Шафран и др., 2013). Предполагается, что ДБДФО в чистом виде характеризуется низкой токсичностью при воздействии на живые биологические объекты при попадании в объекты окружающей среды в связи с плохой растворимостью в воде (de Boer et al., 2003). В ранних исследованиях показано, что пероральное введение ДБДФО беременным самкам белых крыс в суточной дозе 1000 мг/кг на протяжении 19 суток не вызвало никаких клинических и патоморфологических изменений не только у взрослых особей, подвергшихся воздействию, но и у потомства (Hardy et al., 2002). Низкая токсичность ДБДФО объясняется плохой сорбционной способностью из желудочно-кишечного тракта и хорошей элиминацией. Так, в экспериментах сорбционная доза составила 0.3 – 2% от поступившей, а время полного выведения с калом составило 72 ч (Hardy, 2002).

Однако по результатам данных исследований нельзя в полной мере говорить о полной безопасности ДБДФО для человека и биологических объектов. На сегодняшний день имеются исследования, указывающие на способность метаболитов ДБДФО к аккумуляции в живых организмах и объектах окружающей среды в концентрациях, превышающих безопасные значения (Bastos et al., 2008; Wang et al., 2018; Wu et al., 2019). Одним из наиболее опасных метаболитов является бром. Так, при хроническом воздействии в суточных дозах от 0.1 до 1 мг/кг на протяжении 2 лет отмечалось увеличение его концентрации в печени и жировых тканях. При этом в сыворотке крови, мышцах и почках его концентрация сохранялась в норме. Авторами также отмечается, что изменения носили нестойкий характер, и значения указанных показателей нормализовались через год после прекращения поступления ДБДФО (Зарембо, 1981).

Как ни странно, но на фоне хорошо исследованной пероральной токсичности ДБДФО, обосновывающей естественный путь попадания в организм (Darnerud et al., 2001; Chen et al., 2009; Watkins et al., 2011), остается малоизученной ингаляционная токсичность. Данные о регистрации общетоксического действия ДБДФО на организм белых крыс при хроническом ингаляционном воздействии в concentra-

ции 40 мг/м³ в течение 20 суток не способны охарактеризовать показатели токсичности продуктов его термической деструкции (Шафран и др., 2013). Хотя предполагается, что именно эти продукты, включая бром, являются наиболее опасной формой ингаляционного воздействия ДБДФО на организм человека и могут выступать в качестве загрязнителей объектов окружающей среды.

Отмечено, что в условиях высоких температур ДБДФО способен разлагаться с выделением паров брома, вступающего в свою очередь в реакцию окисления вместо кислорода при горении материалов, и тем самым подавляющего процесс горения, так как энергетический выход реакции субстрата с бромом значительно ниже энергетического выхода реакции с кислородом. Доля ДБДФО, разлагаемая при термическом воздействии, зависит от воздействующей температуры и составляет от 1 до 90% при значениях 290 – 408°C соответственно (Леонова и др., 2013). Таким образом, при температуре более 400°C в воздухе одномоментно создается токсическая концентрация продуктов термической деструкции ДБДФО, основным компонентом которых являются пары брома, быстро сорбируемые легкими. У человека симптомы отравления бромом при ингаляционном поступлении проявляются следующим образом: удушье, отмечающееся при концентрациях 11 – 23 мг/м³; тяжелые токсические явления – при 30 – 60 мг/м³ и смерть – при 220 мг/м³ (Перминова, 2017).

Помимо кратковременного токсического ингаляционного воздействия на человека продукты термической деструкции ДБДФО, попадая в окружающую среду, воздействуют на биологические объекты и способны накапливаться в объектах окружающей среды. Наибольшую угрозу экологической безопасности представляет факт накопления брома в воде и почве (Белозеров и др., 2018; Чернюк и др., 2022).

Таким образом, перечисленные факты обосновывают актуальность вопросов по изучению токсичности продуктов термической деструкции ДБДФО при остром и хроническом воздействии на организм биообъектов, включая человека. При этом отдельными не менее актуальными задачами необходимо признать исследования, направленные на изучение процессов трансформации этих продуктов в результате взаимодействия с компонентами окружающей среды и их последующего комбинированного воздействия на биологические объекты и человека.

Ответы на эти вопросы позволят повысить достоверность комплексной оценки риска здоровью населения, создаваемого в результате использования ДБДФО в составе антипиреновых рецептур.

Цель настоящего исследования заключалась в оценке токсического действия водных растворов декабромдифенилоксида и продуктов его термической деструкции методом биотестирования с использованием многокомпонентной тест-системы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Оценка острой токсичности продуктов термической деструкции ДБДФО проводилась в лабораторных условиях. В работе использовалось химически чистое соединение ДБДФО (Shandong Haiwang Chem Co.Ltd, Китай). Создание заданных концентраций соединения осуществлялось методом термической возгонки 1000, 4000 и 6000 мг при температуре 400±20°C в течение 5 мин в ингаляционной каме-

БИОТЕСТИРОВАНИЯ ДЕКАБРОМДИФЕНИЛОКСИДА

ре объемом 0,2 м³ при температуре воздуха 24±2°C при относительной влажности воздуха 40±5%.

Отбор газообразных продуктов термической деструкции ДБДФО, содержащихся в воздухе, осуществлялся аспиратором «ПУ-4Э» со скоростью 2 л/мин в течение 10 мин. Сорбция продуктов из воздуха осуществлялась методом барботирования через фильтрующую систему двух последовательно соединенных поглотителей Петри (малый) и фильтра АФА-ХП. В качестве сорбирующего раствора использовали отстоянную водопроводную воду. Каждый поглотитель помещали в 5 мл сорбирующего раствора и настаивали в течение 3 суток. Последующее замачивание фильтра АФА-ХП в поглотительном растворе в течение суток обеспечивало переход осажденных на нем частиц в раствор.

Для оценки токсических эффектов использовалась биотест-система, состоящая из тест-объектов с разным уровнем организации: термофильный штамм одноклеточной зеленой водоросли *Chlorella vulgaris* Beijer («Европолитест», г. Москва, свидетельство на тест-объект от 01.02.2022 г.); ветвистоусых рачков *Daphnia magna* («Европолитест», г. Москва, свидетельство на тест-объект от 09.03.2023 г.) и моллюсков рода *Planorbis*.

Оценка токсичности продуктов термической деструкции ДБДФО с применением в качестве тест-объекта *Chlorella vulgaris* проводилось на комплексе оборудования «Лаборатория биотестирования вод» в соответствии с требованиями ПНД Ф Т 14.1:2:3:4.10-04 (Т 16.1:2:2.3:3.7-04).

Исследования на *Daphnia magna* осуществлялись в соответствии с требованиями ГОСТ 32536-2013 «Методы испытания химической продукции, представляющей опасность для окружающей среды. Определение острой токсичности для дафний».

Критерием токсического действия относительно улиток *Planorbis* служили визуальные изменения, наблюдаемые у эмбрионов, подвергшихся воздействию токсикантов по сравнению с контрольной группой: гибель, задержка развития, проявления мутаций. Отобранные кладки помещали в стаканы объемом 50 мл с культивационной водой (контроль) и растворами токсикантов в разных концентрациях (опыт) при температуре 24±1°C и световом режиме 12/12 ч. Продолжительность экспозиции кладок в растворе с содержанием продуктов термической деструкции ДБДФО составляла 15 сут. Изучение состояния кладок и эмбрионов осуществляли методом микроскопии при увеличении в 12,5 раз.

Биотестирование с применением указанных тест-объектов проводилось в трехкратной биологической и аналитической повторности.

Для выявления ионов брома был использован метод капиллярного электрофореза с применением аппарата Капель 105-М («Люмэкс», Россия). Этот метод основывался на разделении ионов в растворе под воздействием электрического поля, обусловленного различием их подвижности в капилляре. Для определения концентрации ионов брома в образце был разработан и применен градуированный график, который представляет собой калибровочную кривую, связывающую концентрацию ионов брома с их временем миграции или другими параметрами, характеризующими их поведение при электрофорезе.

Для описания данных использовали следующие показатели: средняя арифметическая (M), ошибка средней арифметической (m) и уровень достоверности (p).

Оценку различий между выборками проводили с использованием *t*-критерия Стьюдента, так как переменные соответствовали нормальному распределению. Уровень достоверности различий считали значимым при $p < 0.05$.

Статистическая обработка результатов проводилась при помощи программы Microsoft Excel (Microsoft Corp., USA) и Statistica 10.0 (StatSoft Inc., OK, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Первоначально для подтверждения имеющихся данных о низкой токсичности ДБДФО для биологических объектов было проведено исследование по определению показателя острой токсичности водных растворов при воздействии на зеленую водоросль *Chlorella vulgaris* Beijer и рачков *Daphnia magna*.

Учитывая низкую растворимость антипирена в воде, при оценке острой токсичности использовались растворы, приготовленные методом замачивания ДБДФО в воде объемом 50 мл с последующим удалением нерастворенной части путем фильтрации через бумажный фильтр. Экспозиция ДБДФО в воде составляла 10 мин. Результаты исследования представлены в табл. 1.

Таблица 1. Показатели токсичности ДБДФО по результатам биотестирования на *Chlorella vulgaris* и *Daphnia magna*

Table 1. Toxicity indices of decabromodiphenyl oxide (DBDPO) based on bioassays with *Chlorella vulgaris* and *Daphnia magna*

Вид тест-объекта / Test subject type	Масса ДБДФО, мг / Mass of DBDPO, mg	Регистрируемый токсический эффект / Registered toxic effect	Величина токсического эффекта, % / Incidence of toxic effect, %
<i>Chlorella vulgaris</i>	Контроль / Control	—	100±1
	2500	Стимуляция роста колонии культуры водоросли / Increasing algal culture colony growth through stimulation	140±1*
	5000		122±2*
	7500		119±2*
	15000		115±1*
<i>Daphnia magna</i>	Контроль / Control	Признаков токсического воздействия не отмечается / No signs of toxic effects are observed	
	2500		
	5000		
	7500		
	15000		

Примечание. * – различие в группе достоверно в сравнении с контрольной группой ($p < 0.05$).

Notes. * – in comparison to the control group, the difference within the group is statistically significant ($p < 0.05$).

Результаты свидетельствуют, что в исходном виде антипирен обладает определенной видовой токсичностью. Отмечена обратная направленность дозозависимого эффекта в зависимости от массы антипирена, подвергнувшегося замачиванию в воде, или термической деструкции.

БИОТЕСТИРОВАНИЯ ДЕКАБРОМДИФЕНИЛОКСИДА

Тенденция ответной реакции культуры водоросли *Chlorella vulgaris* на повышение дозовой нагрузки за счет увеличения относительной массы ДБДФО с 50 до 300 мг/мл, проконтактировавшего с водой, показывает, что наибольшей токсичностью обладает водный раствор, в котором был замочен антипирен в относительной массе 50 мг/мл. Стимуляция роста культуры на 40% указывает на токсичность водного раствора в соответствии с ПНД Ф Т 14.1:2:3:4.10-04. Дальнейшее увеличение относительной массы антипирена не повышало токсичности водных растворов, в которых он был замочен, и показатели роста колонии водоросли не преодолели критерийный 30%-ный показатель, хотя достоверно отличались от контрольной группы.

Биотестирование, проведенное на ветвистоусых рачках *Daphnia magna*, показало, что они более устойчивы к воздействию водных растворов ДБДФО и не проявили видимых признаков токсического поражения при воздействии в тех же дозовых нагрузках.

Учитывая, что во время термической деструкции ДБДФО в атмосферу выделяются пары брома, была определена его концентрация в воздухе камеры в зависимости от массы антипирена, подвергнутого термическому воздействию. По результатам исследований установлено, что концентрации брома 0.096 ± 0.008 , 0.142 ± 0.011 и 0.215 ± 0.017 мг/л были сформированы в результате 5-минутного термического воздействия на ДБДФО с массами 1000, 4000 и 6000 мг соответственно.

При оценке токсического воздействия продуктов термической деструкции ДБДФО к тест-объектам *Chlorella vulgaris* и *Daphnia magna* были добавлены эмбрионы улитки катушки *Planorbis*. Расширение видового ряда биообъектов позволило изучить токсическое воздействие на всех этапах развития эмбрионов улиток и оценить выраженность мутагенного эффекта. Результаты представлены в табл. 2 и 3.

Таблица 2. Показатели токсичности продуктов термической деструкции ДБДФО по результатам биотестирования на *Chlorella vulgaris* и *Daphnia magna*

Table 2. Toxicity parameters of decabromodiphenyl oxide (DBDPO) thermal degradation products through biotoxicity testing on *Chlorella vulgaris* and *Daphnia magna*

Вид тест-объекта / Test subject type	Масса ДБДФО, мг / Mass of DBDPO, mg	Регистрируемый токсический эффект / Registered toxic effect	Величина токсического эффекта, % / Incidence of toxic effect, %
<i>Chlorella vulgaris</i>	Контроль / Control	—	100±13
	1000	Стимуляция роста колонии культуры водоросли / Increasing algal culture colony growth through stimulation	153±9*
	4000		115±1
	6000		103±9
<i>Daphnia magna</i>	Контроль / Control	Признаков токсического воздействия не отмечается / No signs of toxic effects are observed	—
	1000		
	4000		
	6000		

Примечание. * – различие в группе достоверно в сравнении с контрольной группой ($p < 0.05$).

Notes. * – in comparison to the control group, the difference within the group is statistically significant ($p < 0.05$).

Таблица 3. Показатели токсичности продуктов термической деструкции ДБДФО по результатам биотестирования на *Planorbis*

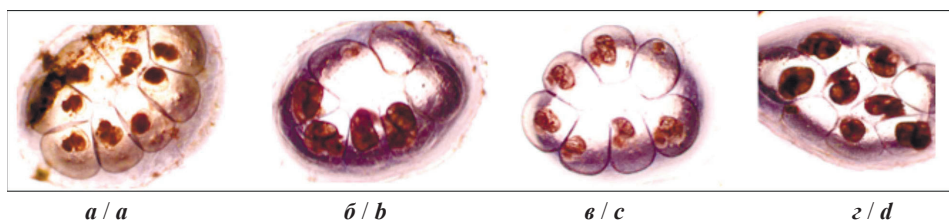
Table 3. Toxicity indicators of thermal degradation products of decabromodiphenyl oxide (DBDPO) through biotoxicity assessment on *Planorbis*

Масса ДБДФО, мг / Mass of DBDPO, mg	Исходный размер эмбрионов, мм / Initial size of embryos, mm	Размер эмбрионов на 5-е сутки, мм / Embryo size at 5 days, mm	Динамика изменения роста, разы / Dynamics of growth changes, number of times	Гибель эмбрионов за 5 суток, % / Incidence of embryo demise within 5 days, %
Контроль / Control	1.04±0.03 (n = 6)	2.5±0.07 (n = 6)	2.4±0.06	–
1000	0.9±0.07 (n = 5)	3.6±0.10* (n = 4)	4.5±0.13*	20
4000	0.9±0.03 (n = 7)	2.9±0.06* (n = 6)	3.6±0.08*	14
6000	1.4±0.07* (n = 8)	4.1±0.15* (n = 8)	2.9±0.11*	–

Примечание. * – различие в группе достоверно в сравнении с контрольной группой ($p < 0.05$).

Notes. * – in comparison to the control group, the difference within the group is statistically significant ($p < 0.05$).

Визуальных признаков мутации при микроскопии у эмбрионов выявлено не было. Результаты сравнительной микроскопии эмбрионов на 5 сутки представлены на рисунке.



Эмбрионы *Planorbis* на 5-е сутки после воздействия продуктов термической деструкции ДБДФО: *а* – контрольная группа, *б* – 1000 мг, *в* – 4000 мг, *г* – 6000 мг

Figure. Incubated *Planorbis* embryos after 5 days following exposure to the products of thermal decomposition of decabromodiphenyl oxide: *a* – control group, *b* – 1000 mg, *c* – 4000 mg, *d* – 6000 mg

Нарушения частоты и амплитуды движения у эмбрионов в экспериментальных группах не отличались от таковых в контрольной. Выклев молоди отмечался во всех группах синхронно за 2 суток. Во всех группах молодь сохраняла жизнеспособность и двигательную активность на протяжении 3 суток до окончания эксперимента.

Результаты определения зависимости концентрации брома (C_{Br} , мг/дм³) в воздухе при термической деструкции ДБДФО указывают на ее прямую зависимость от массы антипирена ($M_{ДБДФО}$, мг) и могут быть описаны уравнением. Показатели корреляционной связи ($R = 0.97$, $p < 0.05$) определяют выявленную зависимость как весьма высокую.

$$C_{Br} = 0.6618 + 0.00002M_{ДБДФО}$$

БИОТЕСТИРОВАНИЯ ДЕКАБРОМДИФЕНИЛОКСИДА

В совокупности смесевой состав из продуктов термической деструкции ДБДФО оказывает токсическое действие, сопоставимое с водными растворами. Так, при повышении массы подвергшегося термической деструкции ДБДФО с 1000 до 6000 мг, была получена ответная реакция от тест-объектов *Chlorella vulgaris* и эмбрионов *Planorbis*. Наибольший отклик в виде стимуляции роста колонии *Chlorella vulgaris* на 53% был получен в результате воздействия смеси продуктов термической деструкции ДБДФО массой 1000 мг. При этом увеличение массы антипирена до 4000 мг и в последующем до 6000 мг приводило только к снижению стимуляции роста колонии водоросли до значений, аналогичных результатам контрольной группы.

В то же время воздействие продуктов термической деструкции ДБДФО на эмбрионы улиток показало, что в меньших дозах они стимулируют рост эмбрионов. Так, на 5-е сутки размеры эмбрионов в опытной группе, подвергшейся воздействию смеси продуктов, образуемых после деструкции 1000 мг ДБДФО, увеличились в 4.5 ± 0.13 раза. При этом в контрольной группе аналогичный показатель составил 2.4 ± 0.06 раза. Дальнейшее увеличение воздействующей дозы смеси продуктов деструкции привело к уменьшению стимуляции роста размеров эмбрионов, однако достоверно превосходило значение в контрольной группе. На 8-е сутки наблюдения размеры эмбрионов не имели статистических различий, как между опытными группами, так и от значений в контрольной группе. При этом значительный рост размеров эмбрионов в первые пять суток сопровождался гибелью до 20% в группе с максимальным ростом. Для выявления более значимой зависимости гибели эмбрионов от воздействующей дозы смеси продуктов, очевидно, требуется проведение дополнительных исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в работе обосновано, что оценка токсичности проб воды с содержанием ДБДФО целесообразно проводить методом биотестирования с использованием в качестве тест-объектов колонии зеленой водоросли *Chlorella vulgaris* и суточных эмбрионов *Planorbis*.

Выявлено, что при термической деструкции ДБДФО образуется смесь продуктов, одним из компонентов которой является бром, концентрация которого напрямую зависит от массы антипирена.

Поступая в воздух, продукты горения ДБДФО могут оседать на поверхности почвы и попадать в водоемы. Как было нами показано, при попадании в воздух смесь компонентов оказывает токсические эффекты в виде стимуляции роста колонии зеленой водоросли *Chlorella vulgaris*, а также гибели и нарушения роста эмбрионов моллюсков *Planorbis*. Данный факт свидетельствует об экологической и санитарно-гигиенической опасности смеси продуктов, образуемых при сгорании материалов, содержащих в качестве антипирена ДБДФО. К примеру, у человека гипертрофия плода в первый триместр является причиной ряда осложнений, таких как: ранний токсикоз, гестоз, анемия, повышенный риск преждевременной потери беременности (Шабалов, 2004).

Таким образом, на фоне сформированного мнения о безопасности ДБДФО, обоснованного его низкой токсичностью для биообъектов, результаты этого исследования актуализируют вопросы, связанные с изучением эмбриотоксического действия продуктов термической деструкции относительно животных и человека.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арбузова А. А. К вопросу об изучении рынка современных текстильных материалов с повышенной огнестойкостью // Пожарная и аварийная безопасность: сборник материалов XIV Международной научно-практической конференции «Пожарная и аварийная безопасность», посвященной 370-й годовщине образования пожарной охраны России. Иваново: Ивановская пожарно-спасательная академия ГПС МЧС России, 2019. С. 214 – 216.

Белозеров Д. А., Летникова А. С., Курышев А. А. Эколого-гидрогеохимическая оценка состояния неоген-четвертичного водоносного комплекса юго-восточной части города Воронежа // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Геология. 2018. № 2. С. 143 – 150. <https://doi.org/10.17308/geology.2018.2/1555>

Зарембо О. К., Гуменный В. С. Назначение антипиренов и их биологическое действие // Гигиена и санитария. 1981. № 12. С. 42 – 44.

Леонова Д. И., Третьякова Е. В., Цымбалюк К. К., Шафран Л. М. Определение содержания фталевых пластификаторов и броморганических антипиренов в объектах окружающей среды и продуктах термоокислительной деструкции полимерных материалов // Актуальные проблемы транспортной медицины. 2013. № 4 (34). С. 7 – 17.

Перминова Т. А. Бром в компонентах природной среды Томской области и оценка его токсичности: дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Томск, 2017. 182 с.

Чернюк В. Д., Кухарчик Т. И., Кулакович В. П. Отходы пластмасс электротехнических изделий как потенциальный источник загрязнения почв тяжелыми металлами и стойкими органическими загрязнителями // Актуальные вопросы устойчивого природопользования: научно-методическое обеспечение и практическое решение: материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 60-летию НИЛ экологии ландшафтов факультета географии и геоинформатики БГУ / отв. ред. Д. С. Воробьев. Минск: Белорусский государственный университет, 2022. С. 462 – 465.

Шабалов Н. П. Неонатология: учеб. пособие: в 2 т. М.: МЕДпресс-информ, 2004. Т. 1. 608 с.

Шафран Л. М., Бабий В. Ф., Третьякова Е. В., Леонова Д. И. К проблеме токсикологической и эколого-гигиенической оценки бромсодержащих антипиренов // Актуальные проблемы транспортной медицины. 2013. № 2 (32). С. 38 – 49.

Bastos P. M., Eriksson J., Vidarson J., Bergman A. Oxidative transformation of polybrominated diphenyl ether congeners (PBDEs) and of hydroxylated PBDEs (OH-PBDEs) // Environmental Science and Pollution Research. 2008. Vol. 15, iss. 7. P. 606 – 613. <https://doi.org/10.1007/s11356-008-0045-9>

Chen S., Ma Y., Wang J., Chen D., Luo X.-J., Mai B.-X. Brominated flame retardants in children's toys; concentration, composition, and children's exposure and risk assessment // Environmental Science & Technology. 2009. Vol. 43, iss. 11. P. 4200 – 4206. <https://doi.org/10.1021/es9004834>

Darnerud P. O., Eriksen G. S., Johannesson T., Larsen P. B., Viluksela M. Polybrominated diphenyl ethers: Occurrence, dietary exposure, and toxicology // Environmental Health Perspectives. 2001. Vol. 109, suppl. 1. P. 49 – 68. <https://doi.org/10.1289/ehp.01109s149>

de Boer J., Wester P. G., van der Horst A., Leonards P. E. Polybrominated diphenyl ethers in influents, suspended particulate matter, sediments, sewage treatment plant and effluents and

БИОТЕСТИРОВАНИЯ ДЕКАБРОМДИФЕНИЛОКСИДА

biota from the Netherlands // *Environmental Pollution*. 2003. Vol. 122, iss. 1. P. 63 – 74. [https://doi.org/10.1016/s0269-7491\(02\)00280-4](https://doi.org/10.1016/s0269-7491(02)00280-4)

Hardy L. The toxicology of the three commercial polybrominated diphenyl oxide (ether) flame retardants // *Chemosphere*. 2002. Vol. 46, iss. 5. P. 757 – 777. [https://doi.org/10.1016/s0045-6535\(01\)00240-5](https://doi.org/10.1016/s0045-6535(01)00240-5)

Hardy L., Schroeder R., Biesemeier J., Manor O. Prenatal oral (gavage) developmental toxicity study of decabromodiphenyl oxide in rats // *International Journal of Toxicology*. 2002. Vol. 21, iss. 2. P. 83 – 91. <https://doi.org/10.1080/10915810252866051>

Horrocks R. The potential for bio-sustainable organobromine-containing flame retardant formulations for textile applications – A review // *Polymers*. 2020. Vol. 12, iss. 9. Article number 2160. <https://doi.org/10.3390/polym12092160>

Wang R., Tang T., Feng S., Xie J., Tao X., Huang K., Zou M., Yin H., Dang Z., Lu G. Debromination of polybrominated diphenyl ethers (PBDEs) and their conversion to polybrominated dibenzofurans (PBDFs) by UV light: Mechanisms and pathways // *The Journal of Hazardous Materials*. 2018. Vol. 354. P. 1 – 7. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2018.04.057>

Watkins D. J., McClean M. D., Fraser A. J., Weinberg J., Stapleton H. M., Sjödin A., Webster T. F. Exposure to PBDEs in the office environment: Evaluating the relationships between dust, handwipes, and serum // *Environmental Health Perspectives*. 2011. Vol. 119, iss. 9. P. 1247 – 1252. <https://doi.org/10.1289/ehp.1003271>

Wu Z., Han W., Yang X., Li Y., Wang Y. The occurrence of polybrominated diphenyl ether (PBDE) contamination in soil, water/sediment, and air // *Environmental Science and Pollution Research*. 2019. Vol. 26, iss. 23. P. 23219 – 23241. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-05768-w>

Zhang M., Buekens A., Li X. Brominated flame retardants and the formation of dioxins and furans in fires and combustion // *The Journal of Hazardous Materials*. 2016. Vol. 304. P. 26 – 39. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2015.10.01>

Biotesting of decabromodiphenyl oxide using a multicomponent test system

L. P. Erdniev¹, Yu. S. Gusev¹, Y. V. Pleshakova^{2✉},
I. S. Kosheleva¹, D. A. Kuzyanov^{1,2}, A. N. Mikerov¹

¹ Saratov Hygiene Medical Research Center of the Federal Budget Scientific Institution
“Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies”
1A, Unit 1 Zarechnaya St., Saratov 410022, Russia

² Saratov State University
83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia

Received: October 24, 2023 / revised: November 25, 2023 / accepted: November 29, 2023 / published: June 28, 2024

Abstract. The results of biotesting of decabromodiphenyl oxide using a multicomponent test system are presented. It has been demonstrated that its aqueous solutions exhibit a reverse dose-dependent effect in stimulating the growth of colonies of the green algae *Chlorella vulgaris* and show no signs of toxic effects on *Daphnia magna*. During the thermal decomposition of decabromodiphenyl oxide at a temperature of 400°C, a mixture of products is formed, one of which is bromine. The decomposition product is released into the air and possesses toxic properties, as evidenced by stimulation of the growth of colonies of the green algae *Chlorella vulgaris*, as well as the death and growth abnormalities of *Planorbis* mollusk embryos. Therefore, water samples containing decabromodiphenyl oxide can be assessed for toxicity by biotesting methods, using cultures of green algae *Chlorella vulgaris* and 24-hour-old *Planorbis* embryos as test subjects. It is noteworthy that in the context of the prevailing perception of the safety of decabromodiphenyl oxide, based on its poor water solubility and low toxicity to biological organisms, there arises a need to study embryotoxic effects of the thermal decomposition products on both animals and humans.

Keywords: *Chlorella vulgaris*, *Daphnia magna*, decabromodiphenyl oxide, antipyrene, biotesting, toxicology

Ethics approval and consent to participate: Animal protocols were approved by the Bioethics Committee of Saratov State University (protocol No. 8 dated April 18, 2023).

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

For citation: Erdniev L. P., Gusev Yu. S., Pleshakova Y. V., Kosheleva I. S., Kuzyanov D. A., Mikerov A. N. Biotesting of decabromodiphenyl oxide using a multicomponent test system. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 2, pp. 222–234 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-222-234>

✉ *Corresponding author.* Department of Biochemistry and Biophysics of Saratov State University, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Leonid P. Erdniev: <https://orcid.org/0000-0001-5187-7361>, leonid-erdniev@yandex.ru; Yuri S. Gusev: <https://orcid.org/0000-0001-7379-484X>; yuran1989@yandex.ru; Yekaterina V. Pleshakova: <https://orcid.org/0000-0003-3836-0258>, plekat@yandex.ru; Irina S. Kosheleva: <https://orcid.org/0000-0003-1992-5305>; irishka-kosheleva@mail.ru; Dmitriy A. Kuzyanov: <https://orcid.org/0000-0002-5070-4431>; dimakuzyanov@gmail.ru; Anatoly N. Mikerov: <https://orcid.org/0000-0002-0670-7918>; mail@smnecg.ru.

REFERENCES

- Arbuzova A. A. To study the market of modern textile materials with high fire resistance. In: *Fire and Emergency Safety: Collection of Materials of the XIVth International Scientific and Practical Conference Devoted to the 370th anniversary of Russian Fire Services*. Ivanovo, Ivanovo Fire and Rescue Academy of the State Fire and Rescue Service of the Ministry of Emergency Situations of Russia Publ., 2019, pp. 214–216 (in Russian).
- Belozerov D. A., Letnikova A. S., Kuryshv A. A. Ecological and hydrogeochemical assessment of the state of the neogene-quaternary aquifer complex in the south-eastern part of the city of Voronezh. *Bulletin of Voronezh State University. Series: Geology*, 2018, no. 2, pp. 143–150 (in Russian). <https://doi.org/10.17308/geology.2018.2/1555>
- Zarembo O. K., Gumenny V. S. Purpose of fire retardants and their biological effect. *Hygiene and Sanitation*, 1981, no. 12, pp. 42–44 (in Russian).
- Leonova D. I., Tretyakova E. V., Tsymbalyuk K. K., Shafran L. M. Determination of phthalic plasticizers and flame retardants organobromine in environmental environment and products oxidative degradation polymer material. *Actual Problems of Transport Medicine*, 2013, no. 4 (34), pp. 7–17 (in Russian).
- Perminova T. A. *Bromine in the Components of the Natural Environment of the Tomsk Region and Assessment of its Toxicity*. Diss. Cand. Sci. (Geol.-Mineral.). Tomsk, 2017. 182 p. (in Russian).
- Chernyuk V. D., Kukharchik T. I., Kulakovich V. P. Plastic waste from electrical products as a potential source of soil pollution with heavy metals and persistent organic pollutants. In: Vorobyov D. S., ed. *Materials of the International Scientific and Practical Conference dedicated to the 60th Anniversary of the Research Laboratory of Landscape Ecology of the Faculty of Geography and Geoinformatics of Belarusian State University*. Minsk, Belarusian State University Publ., 2022, pp. 462–465 (in Russian).
- Shabalov N. P. *Neonatologiya: ucheb. posobie: v 2 t.* [Neonatology: Textbook. manual: In 2 volumes]. Moscow, MEDpress-inform, 2004, vol. 1. 608 p. (in Russian).
- Shafran L. M., Babiy V. F., Tretyakova E. V., Leonova D. I. The problem of toxicological and ecological hygienic assessment of brominated flame retardants. *Actual Problems of Transport Medicine*, no. 2 (32), pp. 38–49 (in Ukrainian).
- Bastos P. M., Eriksson J., Vidarson J., Bergman A. Oxidative transformation of polybrominated diphenyl ether congeners (PBDEs) and of hydroxylated PBDEs (OH-PBDEs). *Environmental Science and Pollution Research*, 2008, vol. 15, iss. 7, pp. 606–613. <https://doi.org/10.1007/s11356-008-0045-9>
- Chen S., Ma Y., Wang J., Chen D., Luo X.-J., Mai B.-X. Brominated flame retardants in children's toys; concentration, composition, and children's exposure and risk assessment. *Environmental Science & Technology*, 2009, vol. 43, iss. 11, pp. 4200–4206. <https://doi.org/10.1021/es9004834>
- Darnerud P. O., Eriksen G. S., Johannesson T., Larsen P. B., Viluksela M. Polybrominated diphenyl ethers: Occurrence, dietary exposure, and toxicology. *Environmental Health Perspectives*, 2001, vol. 109, suppl. 1, pp. 49–68. <https://doi.org/10.1289/ehp.01109s149>
- de Boer J., Wester P. G., van der Horst A., Leonards P. E. Polybrominated diphenyl ethers in influents, suspended particulate matter, sediments, sewage treatment plant and effluents and biota from the Netherlands. *Environmental Pollution*, 2003, vol. 122, iss. 1, pp. 63–74. [https://doi.org/10.1016/s0269-7491\(02\)00280-4](https://doi.org/10.1016/s0269-7491(02)00280-4)
- Hardy L. The toxicology of the three commercial polybrominated diphenyl oxide (ether) flame retardants. *Chemosphere*, 2002, vol. 46, iss. 5, pp. 757–777. [https://doi.org/10.1016/s0045-6535\(01\)00240-5](https://doi.org/10.1016/s0045-6535(01)00240-5)

Л. П. Эрдниев, Ю. С. Гусев, Е. В. Плешакова и др.

Hardy L., Schroeder R., Biesemeier J., Manor O. Prenatal oral (gavage) developmental toxicity study of decabromodiphenyl oxide in rats. *International Journal of Toxicology*, 2002, vol. 21, iss. 2, pp. 83–91. <https://doi.org/10.1080/10915810252866051>

Horrocks R. The potential for bio-sustainable organobromine-containing flame retardant formulations for textile applications – A review. *Polymers*, 2020, vol. 12, iss. 9, article no. 2160. <https://doi.org/10.3390/polym12092160>

Wang R., Tang T., Feng S., Xie J., Tao X., Huang K., Zou M., Yin H., Dang Z., Lu G. Debromination of polybrominated diphenyl ethers (PBDEs) and their conversion to polybrominated dibenzofurans (PBDFs) by UV light: Mechanisms and pathways. *The Journal of Hazardous Materials*, 2018, vol. 354, pp. 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2018.04.057>

Watkins D. J., McClean M. D., Fraser A. J., Weinberg J., Stapleton H. M., Sjödin A., Webster T. F. Exposure to PBDEs in the office environment: Evaluating the relationships between dust, handwipes, and serum. *Environmental Health Perspectives*, 2011, vol. 119, iss. 9, pp. 1247–1252. <https://doi.org/10.1289/ehp.1003271>

Wu Z., Han W., Yang X., Li Y., Wang Y. The occurrence of polybrominated diphenyl ether (PBDE) contamination in soil, water/sediment, and air. *Environmental Science and Pollution Research*, 2019, vol. 26, iss. 23, pp. 23219–23241. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-05768-w>

Zhang M., Buekens A., Li X. Brominated flame retardants and the formation of dioxins and furans in fires and combustion. *The Journal of Hazardous Materials*, 2016, vol. 304, pp. 26–39. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2015.10.014>

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Краткое сообщение

УДК 598.112.23:591.16

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-235-244>

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ КВАКШИ – *DRYOPHYTES JAPONICUS* (AMPHIBIA, ANURA, HYLIDAE) НА ЮГЕ ПРИМОРСКОГО КРАЯ (ДАЛЬНИЙ ВОСТОК РОССИИ)

А. А. Кидов , Р. А. Иволга, Т. Э. Кондратова

Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К. А. Тимирязева
Россия, 127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, д. 49

Поступила в редакцию 17.10.2023 г., после доработки 24.11.2023 г., принята 27.11.2023 г., опубликована 28.06.2024 г.

Аннотация. Представлены результаты изучения возрастной структуры популяции дальневосточной квакши (*Dryophytes japonicus*) методом скелетохронологии. Животных отлавливали в окрестностях г. Фокино и пос. Дунай (Приморский край, Российская Федерация) во второй половине июля 2022 – 2023 гг. В качестве регистрирующей структуры использовали срезы фаланги пальца. Для определения возраста были использованы препараты от 59 особей (12 самок и 47 самцов). Длина тела самок находилась в пределах 29.40 – 44.80 мм (в среднем 38.50 ± 5.69), а у самцов – 34.16–44.16 мм (в среднем 38.30 ± 2.36). Возраст самок варьировал в интервале 1 – 4 лет (в среднем 2.7 ± 1.3), а самцов – 1 – 5 лет (в среднем 2.2 ± 1.1). Модальный возраст у самок составил 4 года (41.6% от всех изученных особей), у самцов – 1–2 года (63.8%). Средний возраст самцов и самок статистически значимо не различался. Длина тела зависела от возраста, как у самок ($r = 0.82$, $p < 0.05$), так и у самцов ($r = 0.54$, $p < 0.05$). Ожидаемая продолжительность жизни самок равнялась 4.41 годам ($S = 0.744$), а у самцов – 3.76 годам ($S = 0.693$). Рост самцов останавливается после достижения половой зрелости. Самки продолжают расти и после созревания, из-за чего самые взрослые особи оказываются самыми крупными. Коэффициент скорости роста (k) был выше у самцов (2.22), чем у самок (0.89). Авторы отмечают, что на юге Приморского края *D. japonicus* характеризуются минимальными среди всех изученных популяций возрастом достижения половой зрелости и продолжительностью жизни.

Ключевые слова: бесхвостые амфибии, демография, географическая изменчивость, скелетохронология

✉ Для корреспонденции. Кафедра зоологии Института зоотехнии и биологии, Российский государственный аграрный университет – Московская сельскохозяйственная академия имени К. А. Тимирязева.

ORCID и e-mail адреса: Кидов Артем Александрович: <https://orcid.org/0000-0001-9328-2470>, kidov_a@mail.ru; Иволга Роман Александрович: <https://orcid.org/0000-0003-2050-5279>, romanivolga@gmail.com; Кондратова Татьяна Эдуардовна: <https://orcid.org/0000-0001-7533-7327>, t.kondratova@rgau-msha.ru.

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке Фонда молодых ученых имени Геннадия Комиссарова и Программы развития Российского государственного аграрного университета – МСХА имени К. А. Тимирязева в рамках Программы стратегического академического лидерства «Приоритет-2030».

Соблюдение этических норм. Протоколы с использованием животных были одобрены Комиссией по биоэтике Российского государственного аграрного университета – МСХА имени К. А. Тимирязева (протокол № 1 от 06.09.2019 г.).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Кидов А. А., Иволга Р. А., Кондратова Т. Э. Возрастная структура дальневосточной квакши – *Dryophytes japonicus* (Amphibia, Anura, Hylidae) на юге приморского края (Дальний Восток России) // Поволжский экологический журнал. 2024. № 2. С. 235 – 244. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-235-244>

Введение. Возрастная структура, включающая период достижения половой зрелости, средний возраст размножающихся животных и предельный возраст, является важнейшим демографическим показателем, характеризующим состояние популяции (Borkin, Tikhenko, 1979; Sinsch, 2015; Brum et al., 2019). Для амфибий, начиная с 1960-х гг. и до настоящего времени, основным методом установления возраста остается скелетохронология (Kleinenberg, Smirina, 1969; Smirina, 1994; Peng et al., 2022). Традиционно в качестве регистрирующих структур применяли срезы трубчатых костей голени, полученные от умерщвленных животных (Lyarkov et al., 2020, 2021a; Kidov et al., 2023a). В дальнейшем, учитывая разворачивающийся глобальный кризис амфибий во всем мире (Luedtke et al., 2023), все большее распространение получают прижизненные исследования возраста с использованием срезов фаланг пальцев (Kidov et al., 2023b; Tapley et al., 2023).

Дальневосточная квакша (*Dryophytes japonicus* (Günther, 1859)) широко распространена в Восточной Азии (Япония, Корейский полуостров, северная и северо-восточная Монголия, северо-восточный Китай, Забайкалье и Дальний Восток в России) и на большей части ареала является обычным или многочисленным видом (Kuzmin, 2012). При этом, несмотря на обилие *D. japonicus* и ее высокое биологическое значение в наземных экосистемах (Kuzmin, Maslova, 2005), большинство демографических показателей остаются малоизученными. Так, возраст дальневосточной квакши устанавливали только дважды – в Сихотэ-Алинском государственном природном биосферном заповеднике имени К. Г. Абрамова (Lyarkov, Severtsov, 1981) и Комсомольском государственном природном заповеднике (Lazareva, 2000).

Целью настоящего исследования являлась прижизненная оценка возрастной структуры и особенностей роста дальневосточной квакши на юге Приморского края.

Материал и методы. Исследование осуществляли в июле 2022 – 2023 гг. в двух локалитетах на территории закрытого административно-территориального образования Фокино, Приморский край: в г. Фокино (вдоль правого берега р. Промысловка, 42°58' с.ш., 132°24' в.д., 7 – 9 м над ур. м.) и окрестностях пос. Дунай (между пос. Дунай и бухтой Безымянная, 42°54' с.ш., 132°19' в.д., 8 – 20 м над ур. м.)

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ КВАКШИ

(рис. 1). Расстояние между локалитетами составляет до 11 км. Квакш (вокализирующих самцов и пары в амплексусе) отлавливали в нерестовых водоемах, у них измеряли электронным штангенциркулем длину тела (SVL), отсекали третью фалангу четвертого пальца правой задней конечности и выпускали в месте поимки.

Определение возраста осуществляли по стандартной процедуре (Smirina, 1989) путем подсчета линий остановки роста на срезах фаланг пальцев, декальцинированных и окрашенных гематоксилином Эрлиха. Фотографии препаратов были получены при помощи цифровой камеры Levenhuk M500 BASE (Levenhuk Optics Ltd., США) (рис. 2). Всего были использованы срезы фаланг от 59 особей (12 самок и 47 самцов). За размер молодых квакш при выходе на сушу принимали среднюю длину тела 40 особей (14.21 мм), выращенных в лабораторных условиях от четырех потомств *D. japonicus* из Фокино.

Рассчитывали среднее арифметическое и стандартное отклонение ($M \pm SD$), а также размах признаков ($min - max$). Гипотезы о нормальности и гомогенности распределения выборок проверяли критериями Лиллиефорса и Левена. Анализ данных осуществляли при помощи однофакторного дисперсионного анализа (F), теста Тьюки (Q), t -критерия Стьюдента (t_{st}), U -критерия Манна – Уитни (U) и теста ранговой корреляции Спирмена (r). Предельную длину тела (SVL_{max}) и коэффициент

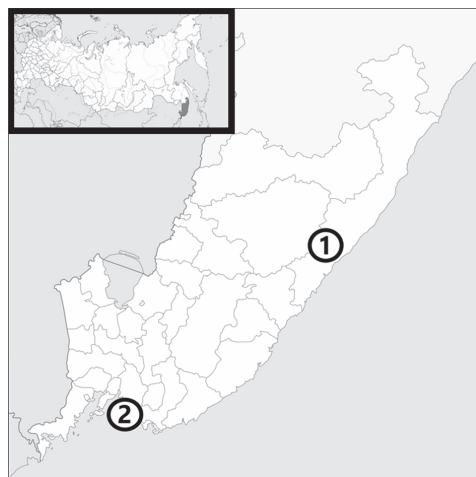


Рис. 1. Места изучения возраста *Dryophytes japonicus* в Приморском крае: 1 – озеро Царское (Lyapkov, Severtsov, 1981); 2 – Фокино и Дунай (наши данные)

Fig. 1. Locations of studying the age of *Dryophytes japonicus* in the Primorsky Krai: 1 – Lake Tsarskoye (Lyapkov, Severtsov, 1981); 2 – Fokino and Dunay (our data)

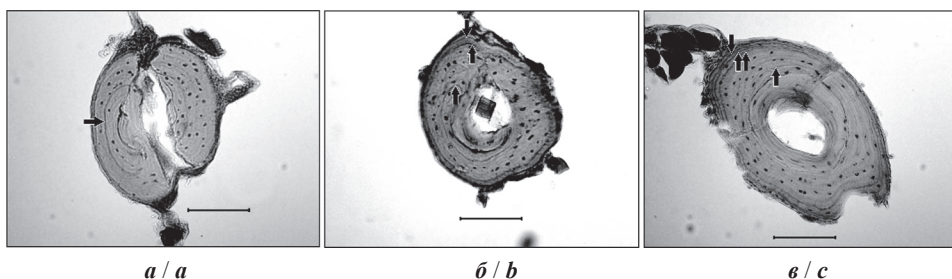


Рис. 2. Поперечные срезы фаланг пальцев однолетнего самца (38.30 мм) (а), трехлетнего самца (40.87 мм) (б) и четырехлетней самки (42.70 мм) (в); размер шкалы составляет 0.1 мм

Fig. 2. Cross sections of the finger's phalanges in one-year-old male (38.30 mm) (a), three-year-old male (40.87 m) (b), and four-year-old female (42.70 mm) (c). The scale size is 0.1 mm

роста (k) квакш рассчитывали нелинейным оцениванием (R^2), применяя уравнение фон Берталанфи (Bertalanffy, 1938). Оценку выживаемости за год (S) и ожидаемую продолжительность жизни (ESP) на основании распределения возрастов определяли по формулам Робсона и Чепмена (Robson, Chapman, 1961) и Себера (Seber, 1973).

Статистическую обработку и визуализацию данных производили в программах STATISTICA 10 (StatSoft Inc., OK, USA) и OriginPro 2022 (OriginLab, Mass., USA).

Результаты и их обсуждение. Средний возраст самок из Фокино составил 2.3 ± 1.53 лет (размах 1 – 4 лет), а из Дуная – 2.8 ± 1.30 лет (размах 1 – 4 лет). Средний возраст самцов из Фокино равнялся 2.2 ± 1.07 годам (1 – 5 лет), из Дуная – 2.3 ± 1.19 лет (1 – 5 лет). Внутригрупповые статистически значимые различия среднего возраста у самок и самцов отсутствовали ($U = 33.0$, $p = 0.904$ – для Фокино; $U = 81.5$, $p = 0.284$ – для Дуная).

Не были отмечены различия и между группами из разных локалитетов ($U = 11.0$, $p = 0.644$ – для самок; $t_{st} = 0.23$, $p = 0.819$ – для самцов). Таким образом, возрастные характеристики животных в обеих выборках были почти равными, что позволяло их объединять в анализе. В целом для обеих выборок возраст самок находился в интервале 1 – 4 лет (в среднем 2.7 ± 1.30 лет), а самцов – 1 – 5 лет (в среднем 2.2 ± 1.12 лет). При этом модальный возраст у самок составил 4 года (41.6% от всех изученных особей), у самцов – 1–2 года (63.8%) (рис. 3). Средний возраст самцов и самок не различался ($U = 223.5$, $p = 0.271$). Ожидаемая продолжительность жизни самок равнялась 4.41 годам ($S = 0.744$), а у самцов – 3.76 годам ($S = 0.693$).

Средняя длина тела самок из Фокино составила 41.17 ± 2.14 мм (38.82 – 42.99 мм), а самцов – 39.27 ± 2.20 мм (35.01 – 44.61 мм). У самок из Дуная этот показатель равнялся 37.61 ± 6.32 мм (29.40 – 44.80 мм), у самцов – 37.37 ± 2.14 мм (34.16 – 42.07 мм). Различий по

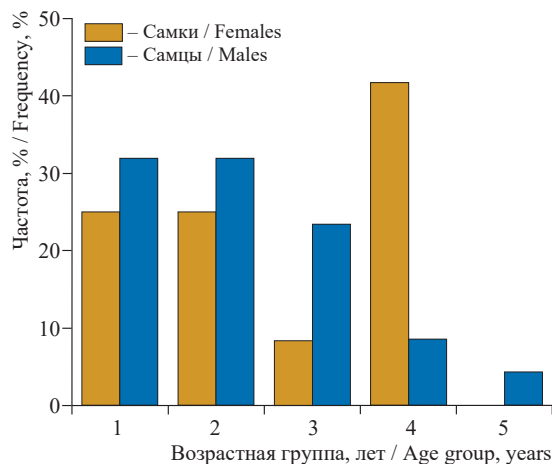


Рис. 3. Возрастная структура половозрелой части популяции *Dryophytes japonicus* на юге Приморского края
Fig. 3. Age structure of the sexually mature part of *Dryophytes japonicus* population in the south of Primorskiy Krai

длине тела между животными разного пола обнаружено не было ни в группе квакш из Фокино ($U = 14.0$, $p = 0.100$), ни в группе из Дуная ($U = 100.0$, $p = 0.746$), ни в целом для двух выборок ($U = 225.0$, $p = 0.283$). При сравнении длин тела особей из разных локалитетов достоверных различий между самками не отмечалось ($U = 11.0$, $p = 0.644$), однако самцы имели статистически значимые отличия ($t_{st} = 3.01$, $p = 0.004$). В целом длина тела для всех изученных самок находилась в пределах 29.40 – 44.80 мм (в среднем 38.50 ± 5.69 мм), а у самцов – 34.16 – 44.16 мм (в среднем 38.30 ± 2.36 мм) (табл. 1).

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ КВАКШИ

Таблица 1. Длина тела *Dryophytes japonicus* в разных возрастных группах
Table 1. Body length of *Dryophytes japonicus* in several age groups

Возрастная группа / Age group	Локалитет / Locality									
	Фокино / Fokino				Дунай / Dunay				Общее / Total	
	Самки / Females		Самцы / Males		Самки / Females		Самцы / Males		Самки / Females	Самцы / Males
	<i>n</i>	SVL	<i>n</i>	SVL	<i>n</i>	SVL	<i>n</i>	SVL	<i>n</i>	SVL
1+	1	38.82	7	37.40±1.73 35.01–40.41	2	31.36±2.19 29.80–32.91	8	36.03±1.68 34.16–38.64	3	33.84±4.58 29.80–38.82
2+	1	41.70	8	39.19±1.19 37.30–41.03	2	31.07±2.36 29.40–32.74	7	37.77±2.05 35.84–42.07	3	34.61±6.36 29.40–41.70
3+	0	–	6	40.29±1.65 36.95–41.30	1	39.78	5	37.20±2.08 34.42–39.91	1	39.78
4+	1	42.99	1	44.61	4	43.47±0.96 42.70–44.80	3	39.08±1.76 37.50–40.98	5	43.37±0.86 42.70–44.80
5+	0	–	1	41.68	0	–	1	41.21	0	–
									2	41.45±0.33 41.21–41.68

Примечание. SVL – длина тела, мм, в числителе – среднее арифметическое и его стандартное отклонение, в знаменателе – *min* – *max*.

Note. SVL – body length, mm; the numerator is the arithmetic mean and its standard deviation, in the denominator is *min*–*max*.

В разных возрастных группах длина тела различалась у самцов из Фокино ($F_{2,18} = 6.061, p = 0.010$): статистически значимые различия по этому показателю демонстрировали годовики и трехлетки ($Q = 4.83, p = 0.008$). Разные возрастные группы самцов из Дуная по длине тела статистически значимо не различались ($F_{3,19} = 2.353, p = 0.104$). В общей совокупности самцов из обоих локалитетов длина тела особей статистически значимо различалась в зависимости от возраста ($F_{4,42} = 5.133, p = 0.002$): годовики были мельче четырехлеток ($Q = 4.74, p = 0.014$) и пятилеток ($Q = 4.46, p = 0.024$).

Достоверная корреляция возраста и длины тела была обнаружена у самок из Дуная ($r = 0.84, p < 0.05$), самцов из Фокино ($r = 0.75, p < 0.05$) и Дуная ($r = 0.52, p < 0.05$). Связь этих показателей была отмечена и для совокупности выборок самок ($r = 0.82, p < 0.05$) и самцов ($r = 0.54, p < 0.05$).

Рассчитанные значения предельной длины тела, согласно уравнению роста Бергаланфи, у самок были больше, чем у самцов как внутри групп, так и в общей совокупности. Однако коэффициенты скорости роста были выше у самцов (табл. 2).

Как и у других изученных амфибий (Borkin, Tikhenko, 1979; Sinsch, 2015; Lyarkov et al., 2021b), рост дальневосточной квакши замедляется после достижения половой зрелости, что особенно заметно для самцов. Самки, несмотря на снижение темпов, продолжают расти всю жизнь, вследствие чего самые взрослые особи оказываются и самыми крупными (рис. 4).

По существующему до настоящего времени представлению, *D. japonicus* принадлежит к относительно долгоживущим видам с поздним созреванием (Kuzmin, 2012; Kuzmin, Maslova, 2005). Так, С. М. Ляпков и А. С. Северцов (Lyarkov, Severtsov, 1981) указывали, что основную массу размножающихся животных составляют трех-четырёхлетние особи, а самые старые квакши были шестилетними. По наблюдениям О. Г. Лазаревой (Lazareva, 2000), половая зрелость у *D. japonicus*

наступает на третий – четвертый год жизни, а максимальная продолжительность жизни составляет 11 лет для самок и 10 лет для самцов.

Таблица 2. Рассчитанные значения предельной длины тела (A) и коэффициента скорости роста (k) согласно уравнению роста Берталанфи для *Dryophytes japonicus*

Table 2. Calculated values of the maximum body length (A) and growth rate coefficient (k) according to Bertalanffy's growth equation for *Dryophytes japonicus*

Группа / Group	Пол / Sex	n	Показатель / Indicator									
			A	m	±95%		k	m	±95%		p	R ²
Фокино / Fokino	Самки / Females	3	42.68	0.506	41.65	43.71	1.97	0.201	1.56	2.38	<0.001	0.997
	Самцы / Males	23	40.41	0.366	39.67	41.15	2.09	0.190	1.71	2.47	<0.001	0.995
Дунай / Dunay	Самки / Females	9	46.99	2.187	42.55	51.43	0.51	0.082	0.35	0.68	<0.001	0.989
	Самцы / Males	24	38.17	0.374	37.42	1.82	2.38	0.278	1.82	2.94	<0.001	0.993
Общее / Total	Самки / Females	12	43.08	1.319	40.41	45.75	0.89	0.137	0.61	1.17	<0.001	0.981
	Самцы / Males	47	39.27	0.332	38.61	39.93	2.22	0.203	1.82	2.62	<0.001	0.990

Проведенное нами изучение возраста дальневосточной квакши на юге Приморского края показало, что она характеризуется очень быстрым ростом и уже

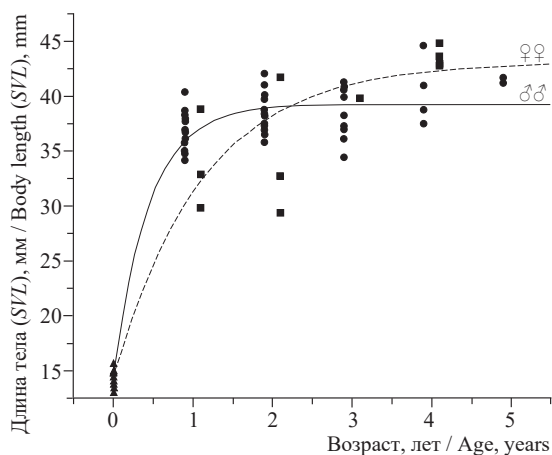


Рис. 4. Траектории роста у обоих полов *Dryophytes japonicus* в соответствии с измеренной длиной тела (SVL) в каждой возрастной группе: ● – самки, ■ – самцы, ▲ – молодь

Fig. 4. Growth trajectories in both sexes of *Dryophytes japonicus* in accordance with the measured body length (SVL) in each age group: ● – females, ■ – males, ▲ – juveniles

после первой зимовки и самцы, и самки могут достигать половой зрелости. При этом для животных в изученной популяции характерна низкая продолжительность жизни (до четырех, редко – до пяти лет).

Наблюдаемые различия с результатами других исследователей могут объясняться климатическими причинами. Так, в работе С. М. Ляпкина и А. С. Северцова (Lyarkov, Severtsov, 1981) были использованы животные из популяции оз. Царское (система Шандуйских озер на склонах потухшего вулкана Шандуй, Тернейский район, Приморский край). Этот локалитет находится в 456 – 467 км к северо-востоку от Фокино и Дуная, а также превосходит эти пункты по высоте расположения на 480 – 490 м. Очевидно,

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ КВАКШИ

но, что квакши на оз. Царское обитают в более холодных условиях и достигают половой зрелости позднее.

Еще севернее, в Комсомольском государственном природном заповеднике (Комсомольский район, Хабаровский край, около 970 км к северо-востоку от Фокино и Дуная), были собраны животные, задействованные в исследовании О. Г. Лазаревой (Lazareva, 2000), что нашло отражение в их существенно большем возрасте достижения половой зрелости и максимальной продолжительности жизни.

Стоит отметить, что обе изученные ранее популяции дальневосточной квакши расположены на особо охраняемых природных территориях и испытывают минимальное влияние со стороны человеческой деятельности (Lyapkov, Severtsov, 1981; Lazareva, 2000). Это может положительно отражаться на предельном и, как следствие, среднем возрасте особей. Нельзя исключать, что на возрастную структуру изученных нами квакш из Фокино и Дуная могли, дополнительно к климатическим, оказать воздействие антропогенные факторы. Учитывая, что большинство нерестовых водоемов *D. japonicus* в этих локалитетах представляют собой лужи на интенсивно используемых проселочных дорогах, можно предположить высокую смертность квакш под колесами автотранспорта. Косвенно на это может указывать относительно низкий модальный возраст взрослых самцов (1–2 года), которые находятся в местах размножения значительно больший период, чем самки (Lyapkov, Severtsov, 1981). Ранее на европейских видах амфибий было показано, что усиление урбанизации способствует сокращению продолжительности жизни животных с одновременным снижением возраста достижения половой зрелости (Cayuela et al., 2022).

В целом выявленная для дальневосточной квакши закономерность географической изменчивости изученных демографических показателей (увеличение сроков полового созревания и продолжительности жизни с увеличением высоты и по мере продвижения к северу) является общей для многих видов амфибий (Hemelaar, 1988; Roff, 2002; Zhang, Lu, 2012). В частности, по изученным показателям *D. japonicus* демонстрирует высокую схожесть с западно-палеарктическими восточными квакшами (*Hyla orientalis* Bedriaga, 1890). Например, в низинных приморских локалитетах Кавказа и Малой Азии (–10 – 26 м над ур. м.) *H. orientalis* достигают половой зрелости после первой зимовки при максимальном возрасте животных в популяции в 5 – 6 лет (Özdemir et al., 2012; Kidov et al., 2023c). В горах (800 – 850 м над ур. м.) половозрелые особи этого вида имели возраст не ниже 3–4 лет при максимуме в 7 – 13 лет (Gokhelaşvili, Tarkhishvili, 1994; Altunişik, Özdemir, 2013).

Заключение. Таким образом, возрастная структура *D. japonicus* подвержена географической изменчивости, демонстрирующей общие тенденции с квакшами рода *Hyla*. В низинных локалитетах на юге Приморского края дальневосточные квакши характеризуются минимальными среди всех изученных популяций возрастом достижения половой зрелости и продолжительностью жизни.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Altunişik A., Özdemir N. Body size and age structure of a highland population of *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890, in northern Turkey. *Herpetozoa*, 2013, vol. 26, no. 1/2, pp. 49–55.
- Bertalanffy L. von. A quantitative theory of organic growth (Inquires on growth laws. II). *Human Biology*, 1938, vol. 10, iss. 2, pp. 181–213.

Borkin L. J., Tikhenko N. D. Some aspects of morphological variability, color polymorphisms, growth, population structure and daily activity of the pond frog, *Rana lessonae* on the Northern border of its range. *Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences*, 1979, vol. 89, pp. 18–54 (in Russian).

Brum A., Loebens L., Santos M. B., Cechin S. Z. First record of growth rings for 11 native subtropical anuran species of South America. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 2019, vol. 91, no. 4, article no. e20190154. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201920190154>

Cayuela H., Monod-Broca B., Lemaître J.-F., Besnard A., Gippet J. M. W., Schmidt B. R., Romano A., Hertach T., Angelini C., Canessa S., Rosa G., Vignoli L., Venchi A., Carafa M., Giachi F., Tiberi A., Hantzschnann A. M., Sinsch U., Tournier E., Bonnaire E., Gollmann G., Gollmann B., Sluijs A. S.-van der, Buschmann H., Kinet T., Laudelout A., Fonters R., Bunz Y., Corail M., Biancardi C., Di Cerbo A. R., Langlois D., Thirion J.-M., Bernard L., Boussiquault E., Doré F., Leclerc T., Enderlin N., Laurenceau F., Morin L., Skrzyniarz M., Barrioz M., Morizet Y., Cruickshank S. S., Pichenot J., Maletzky A., Delsinne T., Henseler D., Aumaitre D., Gailledrat M., Moquet J., Veen R., Krijnen P., Rivière L., Trenti M., Endrizzi S., Pedrini P., Biaggini M., Vanni S., Dudgeon D., Gaillard J.-M., Léna J.-P. Compensatory recruitment allows amphibian population persistence in anthropogenic habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2022, vol. 119, no. 38, article no. e2206805119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2206805119>

Gokhelašvili R. K., Tarkhnišvili D. N. Age structure of six Georgian anuran populations and its dynamics during two consecutive years. *Herpetozoa*, 1994, vol. 7, no. 1/2, pp. 11–18.

Hemelaar A. Age, growth and other population characteristics of *Bufo bufo* from different latitudes and altitudes. *Journal of Herpetology*, 1988, vol. 22, no. 4, pp. 369–388. <https://doi.org/10.2307/1564332>

Kidov A. A., Ivolga R. A., Kondratova T. E., Ivanov A. A. Age, growth, and fertility in Terentiev's frog (*Pelophylax terentievi*, Amphibia, Ranidae). *Biology Bulletin*, 2023a, vol. 50, no. 8, pp. 1854–1863. <https://doi.org/10.1134/S1062359023080125>

Kidov A. A., Lyapkov S. M., Stepankova I. V., Afrin K. A., Kidova E. A., Kondratova T. E., Litvinchuk S. N. Age structure and growth rate of the triploid Batura toad, *Bufo baturae* (Amphibia: Anura: Bufonidae), inhabitant of a high altitude hot spring in the Eastern Pamirs (Tajikistan). *Russian Journal of Herpetology*, 2023b, vol. 30, no. 2, pp. 79–87. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2023-30-2-79-87>

Kidov A. A., Ivolga R. A., Kondratova T. E., Ivanov A. A., Mazanaeva L. F., Askenderov A. D. Age structure and growth of the oriental tree frog (*Hyla orientalis*, Amphibia, Hylidae) in the Samur Forest (North-Eastern Caucasus). *Current Studies in Herpetology*, 2023c, vol. 23, iss. 3–4, pp. 138–140 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2023-23-3-4-138-140>

Kleinenberg S. E., Smirina E. M. A contribution to the method of age determination in amphibians. *Zoologicheskii zhurnal*, 1969, vol. 48, no. 7, pp. 1090–1094 (in Russian).

Kuzmin S. L. *Amphibians of the Former USSR. Second edition, revised*. Moscow, KMK Scientific Press, 2012. 370 p. (in Russian).

Kuzmin S. L., Maslova I. V. *Amphibians of the Russian Far East*. Moscow, KMK Scientific Press, 2005. 434 p. (in Russian).

Lazareva O. G. Age composition of amphibian populations of the Komsomolsky Reserve (Khabarovsk Krai). *Ecology of Man and Nature: Proceedings of the III International Scientific and Technical Conference*. Ivanovo, Ivanovo State University Publ., 2000, pp. 74–77 (in Russian).

Luedtke J. A., Chanson J., Neam K., Hobin L., Maciel A. O., Catenazzi A., Borzée A., Hamidy A., Aowphol A., Jean A., Sosa-Bartuano Á., Fong A. G., de Silva A., Fouquet A., Angulo A., Kidov A. A., Saravia A. M., Diesmos A. C., Tominaga A., Shrestha B., Gratwicke B., Tjaturadi B., Rivera C. C. M., Almazán C. R. V., Señaris C., Chandramouli S. R., Strüssmann C., Fernández C. F. C., Azat C., Hoskin C. J., Hilton-Taylor C., Whyte D. L., Gower D. J., Olson D. H., Cisneros-Heredia D. F., Santana D. J., Nagombi E., Najafi-Majd E., Quah E. S. H., Bolaños F.,

- Xie F., Brusquetti F., Álvarez F. S., Andreone F., Glaw F., Castañeda F. E., Kraus F., Parra-Olea G., Chaves G., Medina-Rangel G. F., González-Durán G., Ortega-Andrade H. M., Machado I. F., Das I., Dias I. R., Urbina-Cardona J. N., Crnobrnja-Isailović J., Yang J.-H., Jianping J., Wangyal J. T., Rowley J. J. L., Measey J., Vasudevan K., Chan K. O., Gururaja K. V., Ovaska K., Warr L. C., Canseco-Márquez L., Toledo L. F., Díaz L. M., Khan M. M. H., Meegaskumbura M., Acevedo M. E., Napoli M. F., Ponce M. A., Vaira M., Lampo M., Yáñez-Muñoz M. H., Scherz M. D., Rödel M.-O., Matsui M., Fildor M., Kusrini M. D., Ahmed M. F., Rais M., Kouamé N'G. G., García N., Gonwouo N. L., Burrowes P. A., Imbun P. Y., Wagner Ph., Kok Ph. J. R., Joglar R. L., Auguste R. J., Brandão R. A., Ibáñez R., May R. von, Hedges S. B., Biju S. D., Ganesh S. R., Wren S., Das S., Flechas S. V., Ashpole S. L., Robleto-Hernández S. J., Loader S. P., Incháustegui S. J., Garg S., Phimmachak S., Richards S. J., Slimani T., Osborne-Naikatini T., Abreu-Jardim T. P. F., Condez T. H., De Carvalho T. R., Cutajar T. P., Pierson T. W., Nguyen T. Q., Kaya U., Yuan Z., Long B., Langhammer P., Stuart S. N. Ongoing declines for the world's amphibians in the face of emerging threats. *Nature*, 2023, vol. 622, no. 7982, pp. 308–314. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06578-4>
- Lyapkov S. M., Severtsov A. S. Mechanism of coexistence of two species of Far Eastern Anura species. *Zoologicheskii zhurnal*, 1981, vol. 60, no. 3, pp. 398–409 (in Russian).
- Lyapkov S. M., Kidov A. A., Stepankova I. V., Afrin K. A., Litvinchuk S. N. Age structure and growth in the Lataste's toad, *Bufo latastii* (Anura, Bufonidae). *Russian Journal of Herpetology*, 2020, vol. 27, no. 3, pp. 165–171. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2020-27-3-165-171>
- Lyapkov S. M., Kondratova T. E., Ivolga R. A., Kidova E. A., Kidov A. A. Growth layers and its complex structure in a common species under uncommon conditions: *Pelophylax ridibundus* in the Talysh Mountains. *Russian Journal of Herpetology*, 2021a, vol. 28, no. 5, pp. 242–248. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2021-28-5-242-248>
- Lyapkov S. M., Kidov A. A., Stepankova I. V., Afrin K. A., Litvinchuk S. N. Age structure and growth in the Zamda toad, *Bufo zamdaensis* (Anura, Bufonidae). *Russian Journal of Herpetology*, 2021b, vol. 28, no. 3, pp. 138–144. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2021-28-3-138-144>
- Özdemir N., Altunışık A., Ergül T., Gül S., Tosunoğlu M., Cadeddu G., Giacomini C. Variation in body size and age structure among three Turkish populations of the treefrog *Hyla arborea*. *Amphibia – Reptilia*, 2012, vol. 33, pp. 25–35. <https://doi.org/10.1163/156853811X619790>
- Peng Z., Zhang L., Lu X. Global gaps in age data based on skeletochronology for amphibians. *Integrative Zoology*, 2022, vol. 17, no. 5, pp. 752–763. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12584>
- Robson D. S., Chapman D. G. Catch curves and mortality rates. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1961, vol. 90, iss. 2, pp. 181–189. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1961\)90\[181:CCAMR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1961)90[181:CCAMR]2.0.CO;2)
- Roff D. A. *Life History Evolution*. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, 2002. 517 p.
- Seber G. A. F. *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters*. London, Griffin, 1973. 506 p.
- Sinsch U. Review: Skeletochronological assessment of demographic life-history traits in amphibians. *Herpetological Journal*, 2015, vol. 25, pp. 5–13.
- Smirina E. M. A technique for determining the age of amphibians and reptiles by layers in bones. In: *A Guide to the Study of Amphibians and Reptiles*. Kiev, Naukova dumka, 1989, pp. 144–153 (in Russian).
- Smirina E. M. Age determination and longevity in amphibians. *Gerontology*, 1994, vol. 40, iss. 2-4, pp. 133–146. <https://doi.org/10.1159/000213583>
- Tapley B., Rowley J. J. L., Portway C., Michaels C. J., Nguyen L. T., Shea G. M. Preliminary data on size and age of *Oreolalax sterlingae* (Nguyen et al., 2013). *Herpetology Notes*, 2023, vol. 16, pp. 643–650.
- Zhang L. X., Lu X. Amphibians live longer at higher altitudes but not at higher latitudes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2012, vol. 106, iss. 3, pp. 623–632. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01876.x>

Age structure of the Japanese treefrog – *Dryophytes japonicus* (Amphibia, Anura, Hylidae) in the south of the Primorsky krai (Russian Far East)

A. A. Kidov , R. A. Ivolga, T. E. Kondratova

*Russian State Agrarian University – Timiryazev Moscow Agricultural Academy
49 Timiryazevskaya St., Moscow 127550, Russia*

Received: October 17, 2023 / revised: November 24, 2023 / accepted: November 27, 2023 / published: June 28, 2024

Abstract. The article presents the results of age structure studying in a population of the Japanese treefrog (*Dryophytes japonicus*) by skeletochronology. Animals were caught in the vicinity of Fokino town and Dunay settlement (Primorsky Krai, Russian Federation) in the third decade of July, 2022–2023. Cross sections of a finger's phalanges were used as a registering structure. To estimate age, preparations from 59 individuals (12 females and 47 males) were used. The body length of females and males was in a range of 29.40–44.80 mm (on average 38.50±5.69) and 34.16–44.16 mm (on average 38.30 ± 2.36), respectively. The age of females and males varied in a range of 1–4 years (on average 2.7±1.3) and 1–5 years (on average 2.2±1.1), respectively. The modal age in females and males was 4 years (41.6% of all studied individuals) and 1–2 years (63.8%), respectively. The average age of males and females did not differ statistically significantly. Body length depended on age, in both females ($r = 0.82$, $p < 0.05$) and males ($r = 0.54$, $p < 0.05$). The expectancy longevity in females and males was 4.41 years ($S = 0.744$) and 3.76 years ($S = 0.693$), respectively. The growth of males stops after reaching puberty. Females continue to grow after maturation; that is why the most adult individuals are the largest ones. The growth rate coefficient (k) was higher in males (2.22) than in females (0.89). The authors note that in the south of the Primorsky Krai, *D. japonicus* is characterized by the minimum age of puberty and life longevity among all studied populations.

Keywords: tailless amphibians, demography, geographical variability, skeletochronology

Funding. The research was financially supported by the Gennady Komissarov Foundation for Young Scientists and the Program of Development of the Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Moscow Agricultural Academy within the Program of Strategic Academic Leadership “Priority-2030”.

Ethics approval and consent to participate: Animal protocols were approved by the Bioethics Commission of the Russian State Agrarian University – Timiryazev Moscow Agricultural Academy (protocol No. 1 dated September 6, 2019).

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

For citation: Kidov A. A., Ivolga R. A., Kondratova T. E. Age structure of the Japanese treefrog – *Dryophytes japonicus* (Amphibia, Anura, Hylidae) in the south of the Primorsky krai (Russian Far East). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 2, pp. 235–244 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-235-244>

 *Corresponding author.* Department of Zoology of the Institute of Zootechnics and Biology, Russian State Agrarian University – Timiryazev Moscow Agricultural Academy, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Artem A. Kidov: <https://orcid.org/0000-0001-9328-2470>, kidov_a@mail.ru; Roman A. Ivolga: <https://orcid.org/0000-0003-2050-5279>, romanivolga@gmail.com; Tatyana E. Kondratova: <https://orcid.org/0000-0001-7533-7327>, t.kondratova@rgau-msha.ru.

Краткое сообщение

УДК 504.7

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-245-254>

ОЦЕНКА АССИМИЛЯЦИОННОГО ПОТЕНЦИАЛА (ПО УГЛЕРОДУ) ОЗЕЛЕНЁННОЙ ЗОНЫ ГОРОДОВ (НА ПРИМЕРЕ г. ПЕНЗЫ)

О. Н. Федосеев

*Пензенский государственный университет архитектуры и строительства
Россия, 440028, г. Пенза, ул. Германа Титова, д. 28*

Поступила в редакцию 23.05.2023 г., после доработки 24.08.2023 г., принята 19.09.2023 г., опубликована 28.06.2024 г.

Аннотация. Изучена зависимость ассимиляции углерода в смешанных посадках районов г. Пензы от факторов влияния, используемых в алгоритме РОБУЛ. Удельная ассимиляция углерода в городе на 99% зависит от лесистости жилой зоны, ассимиляционного возрастного ранга и среднего конверсионного коэффициента. Наибольшее влияние имеет первый фактор, наименьшее – конверсионный коэффициент. Средняя ассимиляция углерода древесным жилым районом составила 0.199 т/год/га (43.6) кг/год/чел. Наибольшие показатели в районах с лесопарковыми зонами, наименьшие с застройкой не раньше 2000 г. Относительно дыхания населения наблюдается положительный углеродный баланс, в административных границах районов – баланс отрицательный. Сравнение удельных ассимиляций углерода на площадках агломерации г. Пензы, рассчитанных по алгоритму РОБУЛ, и полученной общей регрессионной модели ассимиляции (РМА) показало, что достоверных отличий между ними не имеется при существенной разнице в трудоемкости получения результатов в пользу модели РМА. Модель РМА можно использовать для определения временной динамики ассимиляции углерода, исходя из планируемой площади и состава насаждений. Для максимально возможной доли озеленённой жилой территории г. Пензы в 42.6% потенциальная ассимиляция углерода по модели РМА для смешанных пород составляет 0.44 т/год/га и достигается на 40-й год от посадки деревьев, после чего идет снижение из-за самонизреживания.

Ключевые слова: ассимиляция углерода, моделирование углеродного баланса, лесовосстановительные адаптационные мероприятия

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

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Федосеев О. Н. Оценка ассимиляционного потенциала (по углероду) озеленённой зоны городов (на примере г. Пензы) // Поволжский экологический журнал. 2024. № 2. С. 245 – 254. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-245-254>

✉ Для корреспонденции. Кафедра «Инженерная экология» Пензенского государственного университета архитектуры и строительства.

ORCID и e-mail адрес: Федосеев Олег Николаевич: <https://orcid.org/0000-0002-1011-6205>, OlegF1962@mail.ru.

Введение. Одной из экологических проблем современности является выброс парниковых газов, преимущественно CO_2 . Согласно ФЗ № 296 от 02.07.2021 в Пензенской области ведется работа по климатическим проектам, одно из направлений которых – лесомелиорационная и лесовосстановительная. Озеленение, выполняющее в городах гигиенические, экозащитные и рекреационные задачи, имеет собственный потенциал депонирования углерода. В этой связи культивирование городских насаждений является частью общей задачи реализации адаптационных лесотехнических мероприятий. Кроме того, именно в городах сосредоточены основные источники выбросов CO_2 , что, с одной стороны, негативно сказывается на качестве городской среды, а с другой – является благоприятным фактором его абсорбции растениями.

Целью работы явилось определение абсорбционной мощности городского озеленения по углероду, а также выяснение зависимости между площадью и составом зон зеленых массивов и абсорбцией углерода.

Материал и методы. Расчет баланса CO_2 в лесонасаждениях районов г. Пензы (рис. 1) проводили в 2022 г. с использованием «Системы региональной оценки бюджета углерода лесов» в ред. распоряжения Минприроды России от 27.12.2018 № 41-р (алгоритм РОБУЛ) (Amendments to the Methodological Guidelines..., 2018).

При расчёте биомассы деревьев были использованы аллометрические коэффициенты модели зависимости объёма дерева от возрастного класса и диаметра ствола (Fedoseev, Khurnova, 2022). Для расчета эмиссии и поглощения CO_2 на основе раздела VIII. «Расчет объема поглощений парниковых газов лесными землями» алгоритма РОБУЛ была разработана оригинальная Excel-программа. Входные таксационные показатели в соответствии с используемым алгоритмом.

1. Площадь участков и площадок определялась по спутниковой Яндекс-карте в масштабе 1:9091 с использованием виртуальной палетки и сводки административного деления г. Пензы.

2. Лесистость (в долях единицы) определялась по проективному покрытию насаждений на спутниковой карте методом G-pel (Agafonkina et al., 2023).

3. Среднее количество растений на 100 м^2 определяется путём визуального подсчета. Организация выборки производилась стандартным методом и зависела от площади участка пропорционально разнообразию встречающихся условий.

4. Количество растений каждого вида с определением среднего диаметра ствола на высоте 1.3 м с одновременным отношением растения в группы производилось для молодняков I и II классов, средневозрастных, приспевающих, спелых и перестойных деревьев.

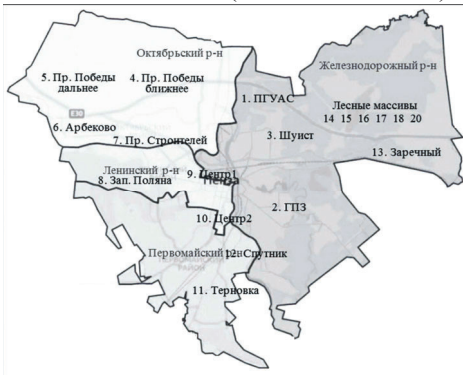


Рис. 1. Расположение площадок забора данных на территории г. Пензы и г. Заречного
Fig. 1. Location of the data acquisition sites on the territory of the Penza city and Zarechny town

ОЦЕНКА АССИМИЛЯЦИОННОГО ПОТЕНЦИАЛА

Выходные параметры программы: абсорбция углерода пулом биомассы древостоя, подстилки, мёртвой древесины, пулом почвы (тонн в год); в переводе на CO₂ (тонн в год) и коэффициент поглощение/выброс CO₂. Ландшафтных пожаров, вырубок, зон осушения торфяников на территории Пензы не имеется.

Исследовано 13 участков во всех районах г. Пензы. На каждом из участков производился замер указанных выше параметров насаждений (10 площадок в каждом, данные в конце усреднялись по району). Производился сбор данных в лесах административной территории г. Пензы (6 площадок). Наименование участков: ПГУАС, ГПЗ, Шуист, пр. Победы, Арбеково, пр. Строителей, Зап. Поляна, Центр 1 и Центр 2, Терновка, Спутник, г. Заречный (см. рис. 1). Всего произведен сбор данных с 136 площадок.

Результаты и их обсуждение. Оценка ассимиляции углерода в районах г. Пензы показала, что наименьшими удельными показателями в жилой зоне отличается Железнодорожный район (табл. 1). Это связано с незначительной лесистостью его участков в «молодых» микрорайонах – ГПЗ и Шуиста. В лесных массивах, окружающих селитебную зону районов, удельная ассимиляция почти не отличается и она более чем в 8 раз выше, чем в селитебной зоне.

Таблица 1. Ассимиляция углерода в различных районах г. Пензы

Table 1. Carbon assimilation in various areas of the Penza city

Ассимиляция углерода / Assimilation of carbon	Район / District			
	Железнодорожный (ПГУАС, ГПЗ, Шуист, Заречный) / Zheleznodorozhny (PGUAS, GPZ, Shuist, Zarechny)	Ленинский (Центр1, Зап. Поляна) / Leninsky (Downtown1, Zap. Polyana)	Октябрьский (просп. Победы, Арбеково, просп. Строителей) / Oktyabrsky (prosp. Victories, Arbekovo, prosp. Builders)	Первомайский (Центр2, Терновка, Спутник) / Pervomaisky (Downtown 2, Temovka, Sputnik)
Жилая зона / Residential zone	<u>0.168</u> 803.4	<u>0.218</u> 411.8	<u>0.213</u> 1229.6	<u>0.216</u> 236.7
Леса / Woods	<u>1.672</u> 15812.9	<u>1.679</u> 692.6	<u>1.673</u> 3417.1	<u>1.675</u> 1675.0
Адм. границы / Administrative borders	<u>1.142</u> 16616.4	<u>0.402</u> 883.5	<u>0.569</u> 4414.4	<u>0.382</u> 764.7

Примечание. В числителе – т/год/га, в знаменателе – т/год

Note. In the numerator – t/year/ha, in the denominator – t/year.

В административных границах Железнодорожный район на первом месте, так как включает в себя большой лесной массив с восточной части города. Он дает более 70% суммарной городской ассимиляции. По г. Пензе средневзвешенная ассимиляция углерода деревьями в жилой зоне составляет 0.199 т/год/га, в абсолютных показателях – 22679 тонн в год. Исходя из численности населения г. Пензы (520 тыс. чел.) это 43.6 кг/год/чел.

При основном обмене человек выдыхает в год 105120 л CO₂ (Chuchalin, 2017), что составит при плотности CO₂ в нормальных условиях 1.9768 г/л – 0.208 т, в пересчете на углерод – 0.057 т. Для населения Пензы в 2023 г. выброс углерода в процессе дыхания составит 29843 т/год. Таким образом, ассимиляция углерода в жилой зоне города не обеспечивает даже выброс углерода, образующегося при

дыхании людей с дефицитом 7164 т, не говоря уже об остальных источниках эмиссии углерода.

Ассимиляция углерода древостоем зависит от возраста, плотности и породного состава. Данные Луиссара с соавторами (Luyssaert et al., 2008) показывают, что продукция в молодых лесах является незначительной, далее (к средним возрастам) она увеличивается, а затем (у спелых и перестойных деревьев) снова снижается. Это подтверждается и данными Стефенсона с соавторами (Stephenson et al., 2014), показывающими, что продукция средневозрастных деревьев выше продукции молодых и старых в 2-3 раза.

Исследования лесов в Белоруссии дали более конкретные результаты (Rozhkov, 2020). Если принять максимальную годовичную абсорбцию в средневозрастной группе сосны в Беловежской пуше за единицу, то ранг возрастных групп распределяется следующим образом: молодняки I и II классов – 0.85; средневозрастные – 1; приспевающие – 0.48; спелые и перестойные – 0.09. Можно сконструировать суммарный ассимиляционный возрастной ранг насаждения, который будет равен сумме произведений долей в соотношении возрастных классов (D) на их ранг (R) (формула 1).

$$A = \sum_{i=1}^n D_i \cdot R_i \quad (1)$$

Показатели породного состава древостоя можно выразить в виде средневзвешенной породно-возрастных конверсионных коэффициентов, используемых в алгоритме РОБУЛ, рассчитанных по формуле 2:

$$KK_{cp} = \sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^n (K_i \cdot D_i)_j \cdot D_j, \quad (2)$$

где m – число пород, n – число возрастных классов, K_{ij} – частные конверсионные коэффициенты по РОБУЛ (табл. 14 Приложения 2 Системы региональной оценки бюджета углерода лесов (Amendments to the Methodological Guidelines..., 2018)); D_i – доля возрастного класса, D_j – доля породы на участке.

Результаты определения численных показателей факторов влияния представлены в табл. 2. Множественный коэффициент корреляции (R) удельной ассимиляции и организованных факторов влияния составил 0.998 ± 0.033 . Это говорит о том, что выбранные факторы практически полностью определяют результативный признак. Из табл. 3 видно, что некоторые факторы влияния связаны между собой. Так корреляция между лесистостью жилой зоны и средней численностью деревьев озеленённой зоны на 100 м² (столбцы 2 и 3) составляет 0.77. Учитывая, что это разные, хотя и связанные показатели, их учет в модели обязателен.

Данные параметры легко можно получить в ходе экспедиционного обследования территории (численность) и методом G-pel (Agafonkina et al., 2023) (лесистость в долях единицы). Установлена средняя по величине степень корреляции между численностью деревьев озеленённой зоны на 100 м² и ассимиляционным возрастным рангом. Показатель силы влияния 0.56, достоверность по Фишеру 30.4.

ОЦЕНКА АССИМИЛЯЦИОННОГО ПОТЕНЦИАЛА

Таблица 2. Показатели удельной ассимиляции углерода и соответствующие значения факторов влияния

Table 2. Specific carbon assimilation and the corresponding values of the influence factors

Район, площадка / District, site	Удельная ассимиляция, т/год/га / Specific assimilation, t/year/ha	Факторы влияния / Influence factors			
		Лесистость жилой зоны, доли еди- ницы / Residential area forest cover, unit shares	Число деревьев озеленённой зоны на 100 м² / Number of trees in the green area per 100 m²	Ассимиля- ционный возрастной ранг / Assimilation age rank	Средний кон- версионный коэффициент / Average conver- sion coefficient
Столбец / Column	1	2	3	4	5
Железнодорожный район / Zheleznodorozhny district					
ГПЗ / GPZ	0.115	0.258	2.8	0.449	0.381
ПГУАС / PGUAS	0.206	0.311	8.0	0.518	0.407
Шуист / Shuist	0.1296	0.301	5.2	0.511	0.385
Заречный / Zarechny	0.222	0.315	9.2	0.585	0.387
Средняя / District average	0.168±0.027	0.296±0.013	6.30±1.44	0.516±0.028	0.390±0.006
Ленинский район / Leninsky district					
Центр1 / Downtown 1	0.185	0.299	5.0	0.350	0.408
Зап. Поляна / Zap. Polyana	0.25	0.311	8.1	0.467	0.406
Средняя / District average	0.218±0.032	0.305±0.006	6.55±1.55	0.409±0.059	0.407±0.001
Октябрьский район / Oktyabrsky district					
Арбеково / Arbekovo	0.181	0.302	9.8	0.478	0.396
Строителей / pr. Builders	0.279	0.303	14.9	0.750	0.407
просп. Победы / pr. Victories	0.179	0.306	5.1	0.449	0.404
Средняя / District average	0.213±0.033	0.304±0.001	9.93±2.83	0.559±0.096	0.402±0.003
Первомайский район / Pervomaisky district					
Спутник / Sputnik	0.182	0.294	3.8	0.577	0.385
Центр 2 / Downtown 2	0.161	0.297	3.7	0.345	0.408
Терновка / Ternovka	0.304	0.312	9.3	0.624	0.419
Средняя / District average	0.216±0.045	0.301±0.006	5.6±1.85	0.515±0.086	0.404±0.010
Леса в административных границах города / Forests within administra- tive borders of the city	0.4 – 1.7	0.3 – 0.9	9.3 – 20.3	0.5 – 0.7	0.3 – 0.4

Как видно на рис. 2, при низкой численности деревьев, которая бывает в старых посадках, ассимиляционный ранг не высокий, к численности около 20 экз. на 100 м² ранг достигает максимума, после чего незначительно снижается. Это находится в соответствии с экологическими законами изменения продуктивности популяции с возрастом и кривой самоизреживания. Связь между ассимиляцией и средним конверсионным коэффициентом не прослеживается, во всех случаях определения связи коэффициенты корреляции оказались не достоверными.

Таблица 3. Частные коэффициенты корреляции удельной ассимиляции углерода и факторов влияния

Table 3. Specific correlation coefficients of specific carbon assimilation and influence factors

Столбцы (см. табл. 2) / Columns (see Table 2)	1	t	2	t	3	t	4	t	5
1	1.00								
2	0.99±0.01	24.8	1.00						
3	0.80±0.25	3.1	0.77±0.11	7.0	1.00				
4	0.52±0.11	4.7	0.47±0.15	3.1	0.78±0.08	9.8	1.00		
5	0.26±0.42	0.6	0.22±0.17	1.3	0.38±4.77	0.1	0.08±0.12	0.7	1.0

Примечание. $t_{st}=\{2.2-3.1-4.3\}$.
Note. $t_{st}=\{2.2-3.1-4.3\}$.

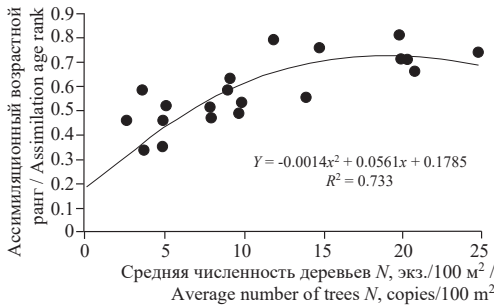


Рис. 2. Зависимость ассимиляционного ранга от численности деревьев

Fig. 2. Assimilation rank dependence on the number of trees

О мультиколлинеарности будет свидетельствовать VIF от 4 и выше. В нашем случае $VIF_{(G, N)} = 2.45$; $VIF_{(G, A)} = 1.28$; $VIF_{(N, A)} = 2.51$, следовательно, мультиколлинеарность факторов оказалась недоказанной и необходимо использовать уравнение 3. Частные связи ассимиляции и факторов влияния показаны на рис. 3.

Оценку значимости включения фактора в общую модель множественной регрессии производили по частному F -критерию. При критическом значении $F > 4.26$ получено $F_{(G)} = 1397.6$; $F_{(N)} = 57.3$; $F_{(A)} = 33.4$, следовательно, все три фактора необходимо учитывать в модели, хотя основное влияние оказывает величина

Таким образом, математическая модель может быть описана следующим образом:

$$U = f(G, N, A), \text{ или } (3)$$

$$U = f(G, N, A_{(N)}), (4)$$

где U – удельная ассимиляция, т/год/га; G – лесистость жилой зоны в долях единицы; N – средняя численность деревьев озеленённой зоны на 100 м^2 , экз.; A – ассимиляционный возрастной ранг (см. формулу 1).

Выбор из предложенных функций можно произвести на основе показателя мультиколлинеарности (VIF).

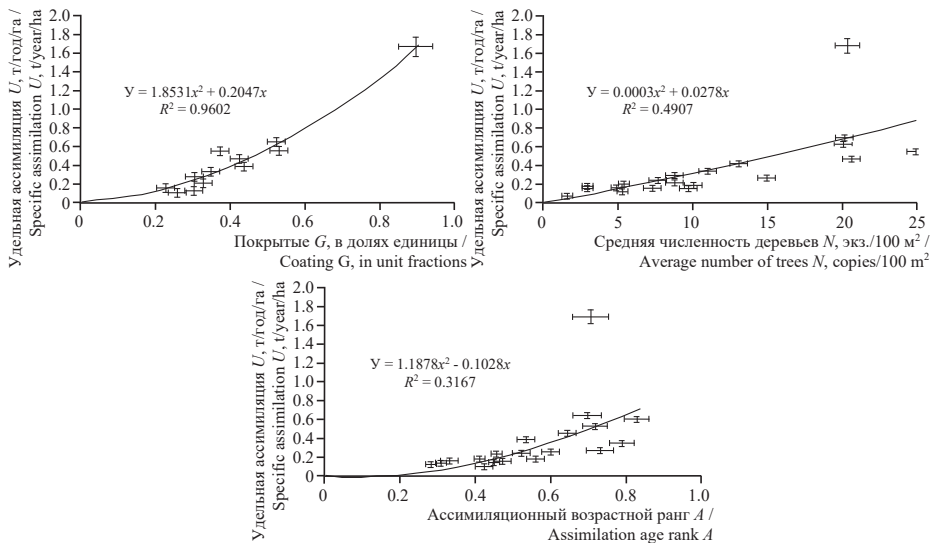


Рис. 3. Зависимости удельной ассимиляции от лесистости жилой зоны и ассимиляционного возрастного ранга

Fig. 3. Specific assimilation dependence on the forest cover of the residential zone and assimilation age rank

ОЦЕНКА АССИМИЛЯЦИОННОГО ПОТЕНЦИАЛА

лесистости. Это подтверждается и коэффициентами раздельной детерминации (d). При $\sum d_i^2 = R^2_{(G, N, A)} = 0.993$, $d_{(G)} = 0.933$, $d_{(N)} = 0.038$, $d_{(A)} = 0.022$.

Используя коэффициенты детерминации в организации общей регрессионной модели ассимиляции (РМА), получаем:

$$U = 0.933 \cdot f(G) + 0.038 \cdot f(N) + 0.022 \cdot f(A), \quad (5)$$

где $f(G) = 1.8531G^2 + 0.2047G$, $f(N) = 0.0003N^2 + 0.0278N$, $f(A) = 1.1978A^2 - 0.1029A$.

Результаты сравнения удельной ассимиляции площадок г. Пензы и окрестных лесных массивов, рассчитанных с помощью алгоритма РОБУЛ и модели РМА (рис. 4), показали, что достоверных отличий не имеется. Разность по Пирсону $\chi^2 = 0.28$ при $\chi^2_{st} = \{28.9-34.8-42.3\}$, с относительной погрешностью $20.4 \pm 3.98\%$. Наибольшие отклонения наблюдались на площадках с невысоким уровнем удельной ассимиляции.

Учитывая государственные требования (Приказ Минстроя РФ от 9 июня 2022 г. № 473), зона жилой застройки должна включать не менее 25% озеленённой площади. На примере агломерации г. Пензы видно, что она может достигать 31.5% (см. табл. 3, г. Заречный). Используя метод G-rel, в зелёном псевдодиапазоне яркости 133 – 146 можно найти зоны, соответствующие пустырям. Для г. Заречного они составили 11.1%, таким образом, максимально возможная доля озеленённой территории может достигать 0.43.

Самой высокой ассимиляционной активностью обладает средневозрастной класс древостоя. Учитывая литературные данные (Ivanov et al., 2019), у таких деревьев крона с площадью проекции до 10 м^2 ($N = 10 \text{ шт./}100 \text{ м}^2$ при ассимиляционном возрастном ранге, равным 1). Используя модель РМА, находим потенциальную ассимиляционную мощность древостоя смешанных пород (по С) для жилой зоны города с населением 0.5 млн чел.

$$f(G) = 1.8531 \cdot 0.43^2 + 0.2047 \cdot 0.43 = 0.431$$

$$f(N) = 0.0003 \cdot 10^2 + 0.0278 \cdot 10 = 0.308$$

$$f(A) = 1.1978 \cdot 1^2 - 0.1029 \cdot 1 = 1.095$$

$$U = 0.933 \cdot 0.431 + 0.038 \cdot 0.308 + 0.022 \cdot 1.095 = 0.438 \text{ т/год/га.}$$

Учитывая проекции деревьев разных групп (по нашим данным: молодняки I и II классов – 5 м^2 , средневозрастные – 10 м^2), в старших группах идет перекрытие крон и проекция не меняется. Показатель G равен для молодняков 0.21, для средневозрастных и старше 0.43. В смешанных насаждениях здоровые приспевающие деревья имеют среднюю плотность (N) 7.7 ± 0.3 , спелые и перестойные $6.5 \pm 0.2 \text{ шт./}100 \text{ м}^2$. При посадке саженцев с плотностью $10 \text{ экз./}100 \text{ м}^2$

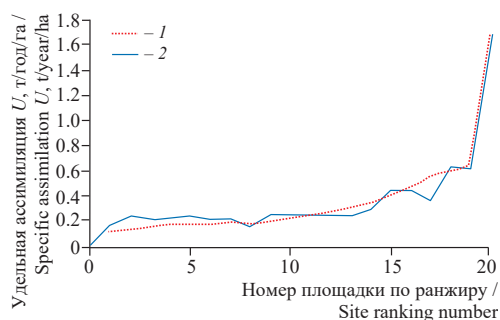


Рис. 4. Результаты определения удельной ассимиляции углерода на исследованных площадках административной территории Пензы с помощью алгоритма РОБУЛ (1) и модели РМА (2)

Fig. 4. Results of our estimation of specific carbon assimilation at the studied sites of the Penza administrative territory using the ROBUL algorithm (1) and RMA model (2)

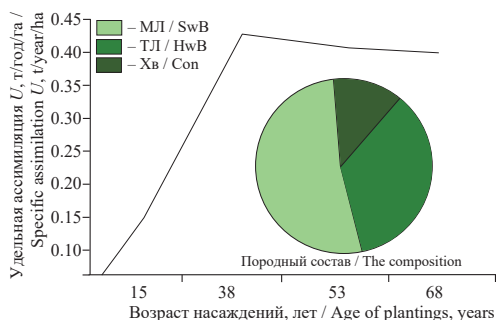


Рис. 5. Зависимость максимальной потенциальной ассимиляции углерода в городских древесных насаждениях от возраста (по модели РМА): МЛ – мягколиственные, ТЛ – твердолиственные и Хв – хвойные породы

Fig. 5. Age dependence of the maximum potential carbon assimilation in urban tree plantations (according to the RMA model): SwB – soft-wooded broadleaf, HwB – hard-wooded broadleaf and Con – coniferous

среднего конверсионного коэффициента. Наибольшее влияние имеют первые 2 фактора, наименьшее – конверсионный коэффициент.

3. Зависимость между плотностью древостоя и ассимиляционным возрастным рангом находится в соответствии с экологическими законами изменения продуктивности популяции с возрастом и кривой самоизреживания и с высокой достоверностью описывается параболой 2-го порядка.

4. Сравнение удельной ассимиляции на площадках г. Пензы и окрестных лесных массивов, рассчитанных с помощью алгоритма РОБУЛ, и полученной общей регрессионной модели ассимиляции (РМА) показало, что достоверных отличий между ними не имеется при существенной разнице в трудоемкости получения результатов в пользу модели РМА.

5. Для максимально возможной доли озеленённой жилой территории агломерации г. Пензы в 42.6% потенциальная ассимиляция углерода по модели РМА для смешанных пород составляет 0.438 т/год/га и достигается на 40-й год от посадки деревьев.

6. Модель РМА можно использовать для определения динамики ассимиляции углерода, исходя из планируемой площади лесных насаждений или площади посадок из необходимого объема депонирования углерода в результате лесовосстановительных мероприятий.

динамика ассимиляционной мощности насаждения будет следующая (рис. 5). Возраст расчетных групп принят по Н. П. Анучину (Anuchin, 1971).

Выводы. 1. В г. Пензе средняя ассимиляция углерода деревьями в жилой зоне составляет 0.199 т/год/га (43.6) кг/год/чел. Наибольшими показателями отличаются районы с лесопарковыми зонами, наименьшими – районы с застройкой не раньше 2000 г. В жилой зоне относительно дыхания населения наблюдается положительный баланс углерода в атмосфере, в пределах административных границ районов баланс отрицательный (-1.4).

2. Удельная ассимиляция углерода в городе на 99% зависит от лесистости, числа деревьев на 100 м², ассимиляционного возрастного ранга и

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Agafonkina E. A., Lyashonkova E. V., Mineev A. A., Sudorgina I. V. Determination of the landscaping area using publicly available software. In: *Materials of the VI International Municipal*

ОЦЕНКА АССИМИЛЯЦИОННОГО ПОТЕНЦИАЛА

Ecological Forum. Kemerovo, Kuzbass State Technical University named after T. F. Gorbachev Publ., 2023, pp. 401.1–401.6 (in Russian).

Amendments to the Methodological Guidelines for Quantitative Determination of the Volume of Greenhouse Gas Uptake, approved by the order of the Ministry of Natural Resources and Environment of Russia No. 20-r dated June 30, 2017. Moscow: Ministry of Natural Resources and Environment of Russia, 2018. Available at: <https://rulaws.ru/acts/Rasporyazhenie-Minprirody-Rossii-ot-27.12.2018-N-41-r/> (accessed March 3, 2023) (in Russian).

Anuchin N. P. *Forest Taxation*. Moscow, Lesnaja promyshlennost, 1971. 512 p. (in Russian).

Chuchalin A. G., ed. *Respiratory Medicine: Manual: in 3 vol. 2nd ed., revision and supplement*. Moscow, Litterra, 2017, vol. 1. 640 p. (in Russian).

Fedoseev O. N., Khurnova L. M. Modeling of the volume of a forest stand in order to quantify the absorption of greenhouse gases. *International Research Journal*, 2022, no. 4 (118), part 2, pp. 125–130 (in Russian). <https://doi.org/10.23670/IRJ.2022.118.4.094>

Ivanov V. V., Borisov A. N., Petrenko A. E. Influence of stand density on crown formation and growth along the diameter of scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Forestry Journal*, 2019, no. 3, pp. 9–16 (in Russian). <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2019.3.9>

Luyssaert S., Schulze E.-D., Börner A., Knohl A., Hessenmöller D., Law B. E., Ciais Ph., Grace J. Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, 2008, vol. 455, no. 7210, pp. 213–215. <https://doi.org/10.1038/nature07276>

Rozhkov L. N. Annual age-related absorption of carbon dioxide by pine stands. *Proceedings of BSTU, issue 1, Forestry. Nature Management. Processing of Renewable Resources*, 2020, no. 2, pp. 64–68 (in Russian).

Stephenson N. L., Das A. J., Condit R., Russo S. E., Baker P. J., Beckman N. G., Coomes D. A., Lines E. R., Morris W. K., Rüger N., Alvarez E., Blundo C., Bunyavejchewin S., Chuyong G., Davies S. J., Duque A., Ewango C. N., Flores O., Franklin J. F., Grau H. R., Hao Z., Harmon M. E., Hubbell S. P., Kenfack D., Lin Y., Makana J.-R., Malizia A., Malizia L. R., Pabst R. J., Pongpatananurak N., Su S.-H., Sun I.-F., Tan S., Thomas D., Mantgem P. J. van, Wang X., Wiser S. K., Zavala M. A. Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature*, 2014, vol. 507, no. 7490, pp. 90–93. <https://doi.org/10.1038/nature12914>

О. Н. Федосеев

Short Communication

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-245-254>

Assessment of the assimilation potential (by carbon) of urban green areas (on the example of the city of Penza)

O. N. Fedoseev

*Penza State University Architecture and Construction
28 German Titov St., Penza 440028, Russia*

Received: May 23, 2023 / revised: August 24, 2023 / accepted: September 19, 2023 / published: June 28, 2024

Abstract. The dependence of carbon assimilation in mixed plantings of the Penza city on the influence factors used in the ROBUL algorithm was studied. Specific carbon assimilation in the city by 99% depends on the forest cover of the residential area, assimilation age rank and average conversion coefficient. The first factor has the greatest influence, while the conversion coefficient has the least one. The average carbon assimilation by the tree stand of the residential zone was 0.199 t/year/ha (43.6 kg/year/person). The highest indicators were in districts with forest park zones, the lowest ones were in districts with development not earlier than 2000. A positive carbon balance is observed relative to respiration of the population, but this balance is negative within the administrative borders of districts. A comparison of specific carbon assimilation at the Penza agglomeration sites calculated using the ROBUL algorithm and the obtained general regression assimilation model (RMA) showed no significant differences between them with a significant difference in the labor intensity of obtaining results in favor of the RMA model. The PMA model can be used to determine the temporal dynamics of carbon assimilation based on the planned area and composition of plantations. For the maximum possible share (42.6%) of the green residential area of the Penza city, the potential carbon assimilation according to the RMA model for mixed species is 0.44 t/year/ha and is achieved in 40 years from tree planting, after which there is a decrease due to self-cutting.

Keywords: carbon assimilation, carbon balance modeling, reforestation adaptation measures

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: Fedoseev O. N. Assessment of the assimilation potential (by carbon) of urban green areas (on the example of the city of Penza). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 2, pp. 245–254 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-245-254>

✉ *Corresponding author.* Department of Engineering Ecology, Penza State University of Architecture and Construction, Russia.

ORCID and e-mail address: Oleg N. Fedoseev: <https://orcid.org/0000-0002-1011-6205>, OlegF1962@mail.ru.

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.
Адрес издательства: 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 24.06.2024. Подписано в свет 28.06.2024.
Формат 70х100/16. Объем 8 печ.л. Бум. мелов. Тираж 50 экз. Цена свободная



Индекс 9729г (каталог «Пресса России»)

ISSN 1684-7318 ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ №2



ТОВАРИЩЕСТВО
НАУЧНЫХ
ИЗДАНИЙ КМК