

ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Povolzhskiy Journal of Ecology

Номер 3

2024

Number 3



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

СОДЕРЖАНИЕ

Агеева Е. А., Поддубная Н. Я., Щукина М. О. Сезонные изменения содержания общей ртути у мелких млекопитающих в лесных экосистемах вблизи г. Череповца Вологодской области	257
Баскевич М. И., Хляп Л. А., Богданов А. С. Зоогеография и сравнительная экология видов-двойников <i>Sicista</i> (Rodentia, Dipodoidea) группы <i>saucasica</i>	268
Беликов А. С., Болдырев В. А., Седова О. В. Оценка и состояние малой реки на урбанизированных территориях (на примере р. Курдюм муниципального образования «Город Саратов»)	291
Ермохин М. В., Табачишин В. Г. Снижение полового диморфизма метаморфов чесночницы Палласа (<i>Pelobates vespertinus</i> : Anura, Pelobatidae) при развитии головастиков в перегретом водоеме	304
Краснова Е. С., Уманская М. В. Многолетняя динамика развития гетеротрофного бактериопланктона в устьевой части Усинского залива Куйбышевского водохранилища	323
Опарин М. Л., Картавов Н. А., Опарина О. С. Сухов С. В., Титов С. В. Зона контакта европейского (<i>Meles meles</i> Linnaeus, 1758) и азиатского (<i>M. leucurus</i> Hodgson, 1847) барсуков (Mustelidae, Mammalia) в право- и левобережных районах Саратовской области	331
Ухваткина О. Н., Омелько А. М., Сибирина Л. А., Гладкова Г. А., Жмеренецкий А. А. Режим естественных нарушений и развитие древостоя пихтово-елового леса в южном Сихотэ-Алине	345

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Зайцева Е. А., Целларнус А. Ю., Богомолов П. Л., Купцов А. В., Суров А. В. Обыкновенный хомяк (<i>Cricetus cricetus</i> , Cricetidae, Rodentia) в Симферополе: динамика численности и перспективы сохранения	364
Трофимов И. А., Трофимова Л. С., Яковлева Е. П. Карты агроландшафтно-экологического районирования природных и природно-сельскохозяйственных экосистем Российской Федерации	372



CONTENTS

Ageeva E. A., Poddubnaya N. Ya., Schukina M. O. Seasonal changes in the total mercury in small mammals in forest ecosystems near Cherepovets town, Vologda region	257
Baskevich M. I., Khlyap L. A., Bogdanov A. S. Zoogeography and comparative ecology of sibling species <i>Sicista</i> (Rodentia, Dipodoidea) of the caucasica group	268
Belikov A. S., Boldyrev V. A., Sedova O. V. Assessment and condition of a small river in urbanized areas (with the example of the river Kurdyum of the municipal formation "Saratov city")	291
Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. Sexual dimorphism of the Pallas spadefoot toad (<i>Pelobates vespertinus</i> : Anura, Pelobatidae) metamorphosis is reduced when tadpoles are developed in an overheated water body	304
Krasnova E. S., Umanskaya M. V. Long-term dynamics of the heterotrophic bacterioplankton development in the mouth of the Usinsky bay of the Kuibyshev reservoir	323
Oparin M. L., Kartavov N. A., Oparina O. S., Sukhov S. V., Titov S. V. Contact zone of European (<i>Meles meles</i> Linnaeus, 1758) and Asian (<i>M. leucurus</i> Hodgson, 1847) badgers (Mustelidae, Mammalia) in the right- and left-bank districts of the Saratov region	331
Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Sibirina L. A., Gladkova G. A., Zhmerenetsky A. A. Natural disturbance history regime and the development of the dark coniferous forest in the Southern Sikhote-Alin	345

SHORT COMMUNICATIONS

Zaytseva E. A., Tsellarius A. Yu., Bogomolov P. L., Kuptsov A. V., Surov A. V. Common hamster (<i>Cricetus cricetus</i> , Cricetidae, Rodentia) in the Simferopol city: Population dynamics and survival outlook	364
Trofimov I. A., Trofimova L. S., Yakovleva E. P. Maps of agrolandscape and ecological zoning of natural and natural-agricultural ecosystems of the Russian Federation	372

Оригинальная статья

УДК 573.6(063)+504:59(063)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-257-267>

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОДЕРЖАНИЯ ОБЩЕЙ РТУТИ У МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ВБЛИЗИ г. ЧЕРЕПОВЦА ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Е. А. Агеева^{1, 2✉}, Н. Я. Поддубная¹, М. О. Щукина^{1, 2}

¹ Череповецкий государственный университет

Россия, 162600, г. Череповец, просп. Луначарского, д. 5

² Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

Поступила в редакцию 22.08.2023 г., после доработки 27.12.2023 г., принята 29.12.2023 г., опубликована 30.09.2024 г.

Аннотация. Ртуть является одним из наиболее опасных загрязнителей окружающей среды вследствие ее высокой токсичности для животных и человека. Целью исследования является определение наличия или отсутствия сезонных изменений содержания ртути у мелких млекопитающих в лесных экосистемах вблизи г. Череповца. Изучали шерсть, органы и ткани обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) и лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811) в течение сентября 2020 – августа 2021 гг. Содержание общей ртути (ОНг) в высушенных образцах ($n = 319$) определяли на ртутном анализаторе РА-915+ с приставкой ПИРО атомно-абсорбционным методом холодного пара. Индивидуальные содержания ОНг у лесной мыши варьируют от < 0.001 (предела чувствительности прибора) в почках, селезенке, мозге, мышцах, печени до 0.560 мг/кг сухой массы в селезенке, среднее максимальное значение ОНг было в селезенке (0.179 ± 0.072 мг/кг) и минимальное в мышцах (0.023 ± 0.011 мг/кг). Индивидуальные содержания ОНг у обыкновенной бурозубки варьируют от < 0.001 (предела чувствительности прибора) в мозге до 4.570 мг/кг сухой массы в шерсти, среднее максимальное значение ОНг было в шерсти (0.754 ± 0.152 мг/кг), а среднее минимальное – в печени (0.112 ± 0.013 мг/кг). Было установлено, что уровень концентраций ОНг у обыкновенных бурозубок выше зимой, чем летом, статистически значимые различия установлены для шерсти, мышц и печени ($H = 9.427$, $p = 0.008$; $H = 13.828$, $p = 0.001$; $H = 6.864$, $p = 0.033$ соответственно). Межвидовое сравнение показало различия в сезонных изменениях содержания ОНг: осенью оно было выше у обыкновенной бурозубки, чем у лесной мыши, статистически значимые различия установлены для шерсти, почек и мышц ($H = 23.143$, $p = 0.005$; $H = 19.905$, $p = 0.046$; $H = 33.418$, $p = 0.001$ соответственно).

Ключевые слова: экологическая токсикология, землеройки, мышевидные грызуны, сезонные изменения показателей

Соблюдение этических норм. Протоколы с использованием животных были одобрены Комиссией по биоэтике ФГБОУ ВО «Череповецкий государственный университет» (протокол № 1-2023 от 25.12.2023 г.).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

✉ Для корреспонденции. Лаборатория экологической паразитологии Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН.

ORCID и e-mail адреса: Агеева Елена Александровна: <https://orcid.org/0009-0006-0151-2632>, elena.ageeva.2019@mail.ru; Поддубная Надежда Яковлевна: <https://orcid.org/0000-0001-9109-1363>, poddoubnaia@mail.ru; Щукина Мария Олеговна: <https://orcid.org/0009-0008-2711-6050>, a89217334226@yandex.ru.

Для цитирования. Агеева Е. А., Поддубная Н. Я., Щукина М. О. Сезонные изменения содержания общей ртути у мелких млекопитающих в лесных экосистемах вблизи г. Череповца Вологодской области // Поволжский экологический журнал. 2024. № 3. С. 257 – 267. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-257-267>

ВВЕДЕНИЕ

Ртуть (Hg) и ее соединения относятся к числу наиболее опасных загрязнителей окружающей среды, обладающих высоким кумулятивным потенциалом и способных оказывать токсическое воздействие на здоровье человека и животных даже в низких концентрациях. Она обладает уникальными физическими и химическими свойствами, которые лежат в основе ее повсеместного присутствия в окружающей среде и ее высокой степени биоусиления (Eagles-Smith et al., 2016; Gremyachikh et al., 2019).

Наземные мелкие млекопитающие (такие как землеройки, полевки, мыши) успешно используются в биомониторинге и экотоксикологических исследованиях (Petkovšek, 2014). Они в большей степени подвержены воздействию загрязнителей из-за небольшого размера тела и высокой скорости метаболизма (Levengood, Heske, 2008). Поступление соединений тяжелых металлов в организм мелких млекопитающих в первую очередь связано с типом питания вида, пищевыми привычками и образом жизни (Martinková, 2019). Отмечаются самые высокие уровни биоаккумуляции соединений тяжелых металлов сорикоморфами, поскольку рацион питания многих из них в основном состоит из дождевых червей, которые, как известно, сильно накапливают соединения тяжелых металлов (Roodbergen et al., 2008). Они могут быть полезными биомониторами загрязнения ртутью в наземных экосистемах, поскольку населяют ограниченные территории, имеют последовательные привычки питания, относительно легко добываются, живут короткой жизнью и быстро размножаются (Petkovšek et al., 2014).

В настоящее время большинство исследований посвящено накоплению ртути в водной среде, в то время как исследованиям биоаккумуляции ртути в наземных экосистемах уделяется меньше внимания (Komov et al., 2017; Jedruch et al., 2021). Большой массив данных получен для различных водных объектов, в том числе по сезонным колебаниям ртути. Объектами таких исследований являлись различные морские и промысловые рыбы (Keva et al., 2017; Kelly et al., 2018), ракообразные (de Almeida Rodrigues et al., 2020). Имеется несколько работ по сезонным изменениям содержания общей ртути у околотовных птиц и птиц атлантического побережья (Overjordet et al., 2015; Lane et al., 2020).

В наземных экосистемах изучение ртути выполнялось в основном в связи с водоемами (Rutkowska et al., 2019 и др.). Не так много исследований, затрагивающих изучение систем, не связанных с водными объектами (Bull et al., 1977). Еще меньше исследований по распределению ртути в течение нескольких сезонов. Сезонная динамика – это реалистичная характеристика протекания естественных процессов в экосистеме. Среди млекопитающих сезонные колебания содержания ртути изучались у европейской косули (Pokorný et al., 2002) и татранской серны (Ballová et al., 2021).

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОДЕРЖАНИЯ ОБЩЕЙ РТУТИ

Цель исследования – определение наличия или отсутствия сезонных изменений содержания ртути у мелких млекопитающих в лесных экосистемах вблизи г. Череповца Вологодской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили мелкие млекопитающие: 45 особей обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) и 20 особей лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811). Отловы по стандартной методике (Sheftel, 2018) производились в лесных экосистемах, расположенных на южной границе г. Череповца (в 3 – 8 км от промышленной зоны металлургического завода ПАО «Северсталь») в сентябре 2020 – августе 2021 гг. (рис. 1). Период проведения исследования совпал с годом низкой численности грызунов вследствие высокого уровня осадков в сезон размножения мелких млекопитающих и низкого уровня снежного покрова зимой и весной. В работе было принято деление на региональные погодно-климатические сезоны: осенний (сентябрь, октябрь), зимний (ноябрь – февраль), весенний (март – май) и летний (июнь – август).

У мелких млекопитающих брали образцы шерсти, тканей и органов (мозг, печень, почки, селезенка, химус, мышцы) примерно по 0.5 мм³ и помещали в пробирки Эппендорфа, замораживали и хранили при температуре около -16°C. Всего было собрано 269 образцов органов и 50 образцов шерсти. Перед анализом на содержание ртути пробы шерсти и органов высушивались в открытых пробирках при температуре 37°C в течение 48 часов в сушильном шкафу (SNOL 20/300) (AB UMEGA-GROUP, Литва).

Содержание общей ртути (ОНг – суммарный показатель ртути, включающий все формы ртути, которые были в пробе) в высушенных образцах определяли ртутным анализатором РА-915+ с приставкой ПИРО атомно-абсорбционным методом холодного пара (Ivanova et al., 2014). Точность аналитических методов измерения контролировали с использованием сертифицированного биологического материала DORM-2 и DOLN-2 (Институт химии окружающей среды, Оттава, Канада).

Полученные данные обрабатывали общепринятыми методами статистики, вычисляли максимальное и минимальное значение, медиану, среднее значение и ошибку средней и стандартное отклонение. Распределение исходных данных отличалось от нормального,

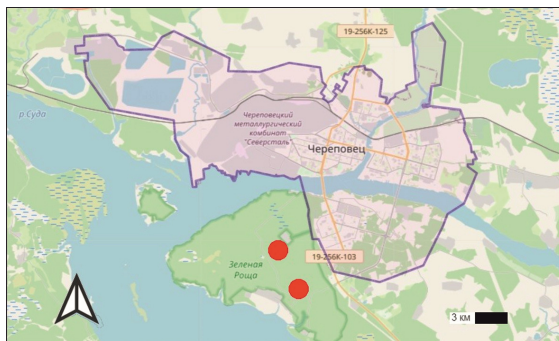


Рис. 1. Карта-схема района исследований: — границы г. Череповца, ● – места отлова мелких млекопитающих (<https://www.openstreetmap.org/#map=2/69.6/-74.9>)

Fig. 1. A schematic map of the study area: — marks the borders of the Cherepovets town, ● are the capture places of small mammals (<https://www.openstreetmap.org/#map=2/69.6/-74.9>)

поэтому использовали ранговый критерий Краскела – Уоллиса. Различия признавали значимыми при $p < 0.05$.

Статистический анализ данных проводился с помощью пакета программ STATISTICA Release 7 Microsoft Excel 2016 (Microsoft Corp.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Индивидуальные содержания ОНг в шерсти и органах лесной мыши варьируют от < 0.001 (предела чувствительности прибора) в почках, селезенке, мозге, мышцах, печени до 0.560 мг/кг сухой массы в селезенке. В шерсти и органах лесной мыши среднее значение было максимальным в селезенке (0.179 ± 0.07 мг/кг сухой массы) и минимальным в мышцах (0.023 ± 0.011 мг/кг сухой массы), и в целом для этого вида характерно накопление ртути в ряду: мышцы (0.023 мг/кг) $<$ почки (0.057 мг/кг) $<$ шерсть (0.067 мг/кг) $<$ печень (0.068 мг/кг) $<$ химус (0.074 мг/кг) $<$ мозг (0.085 мг/кг) $<$ селезенка (0.179 мг/кг).

Индивидуальные содержания ОНг в шерсти и органах обыкновенной бурозубки варьирует от < 0.001 (предела чувствительности прибора) в мозге до 4.570 мг/кг сухой массы в шерсти. В шерсти, органах и тканях этой бурозубки среднее значение было максимальным в шерсти (0.754 ± 0.152 мг/кг сухой массы) и минимальным в печени (0.112 ± 0.013 мг/кг сухой массы). Для этого фоновое вида района исследований характерно накопление ртути в ряду: печень (0.112) $<$ мозг (0.126) $<$ селезенка (0.133) $<$ химус (0.146) $<$ мышцы (0.157) $<$ почки (0.208) $<$ шерсть (0.754 мг/кг сухой массы).

Отмечены межвидовые различия в уровне накопления ртути исследуемых мелких млекопитающих (рис. 2). Среднее содержание общей ртути почти во всех органах, кроме селезенки, выше в исследуемых органах обыкновенной бурозубки. Статистически значимые различия отмечены в шерсти, почках и мышцах ($H = 20.945$, $p = 0.0004$; $H = 22.211$, $p = 0.0004$; $H = 30.091$, $p = 0.00002$ соответственно).

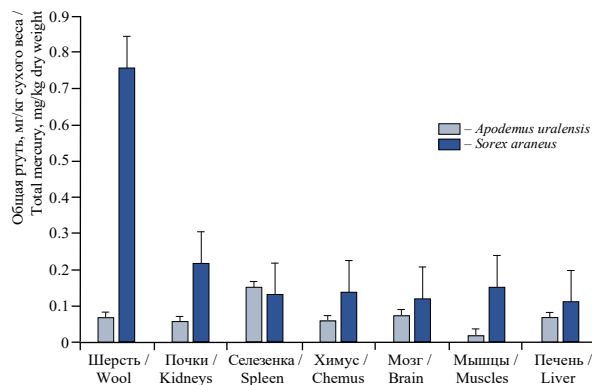


Рис. 2. Среднее содержание общей ртути в органах и тканях лесной мыши ($n = 20$) и обыкновенной бурозубки ($n = 45$)

Fig. 2. Average content of total mercury in the organs and tissues of *Apodemus uralensis* ($n = 20$) and *Sorex araneus* ($n = 45$)

Было установлено, что уровень концентраций ОНг у обыкновенных бурозубок выше зимой, чем летом, статистически значимые различия установлены для шерсти, мышц и печени ($H = 9.427$, $p = 0.008$; $H = 13.828$, $p = 0.001$; $H = 6.864$, $p = 0.033$ соответственно) (рис. 3). Для других сезонов статистически значимых различий не выявлено.

Межвидовое сравнение показало различия в сезонных изменениях содержания

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОДЕРЖАНИЯ ОБЩЕЙ РТУТИ

ОНг: осенью оно было выше у обыкновенной бурозубки, чем у лесной мыши, статистически значимые различия установлены для шерсти, почек и мышц ($H = 23.143, p = 0.005$; $H = 19.905, p = 0.046$; $H = 33.418, p = 0.001$ соответственно).

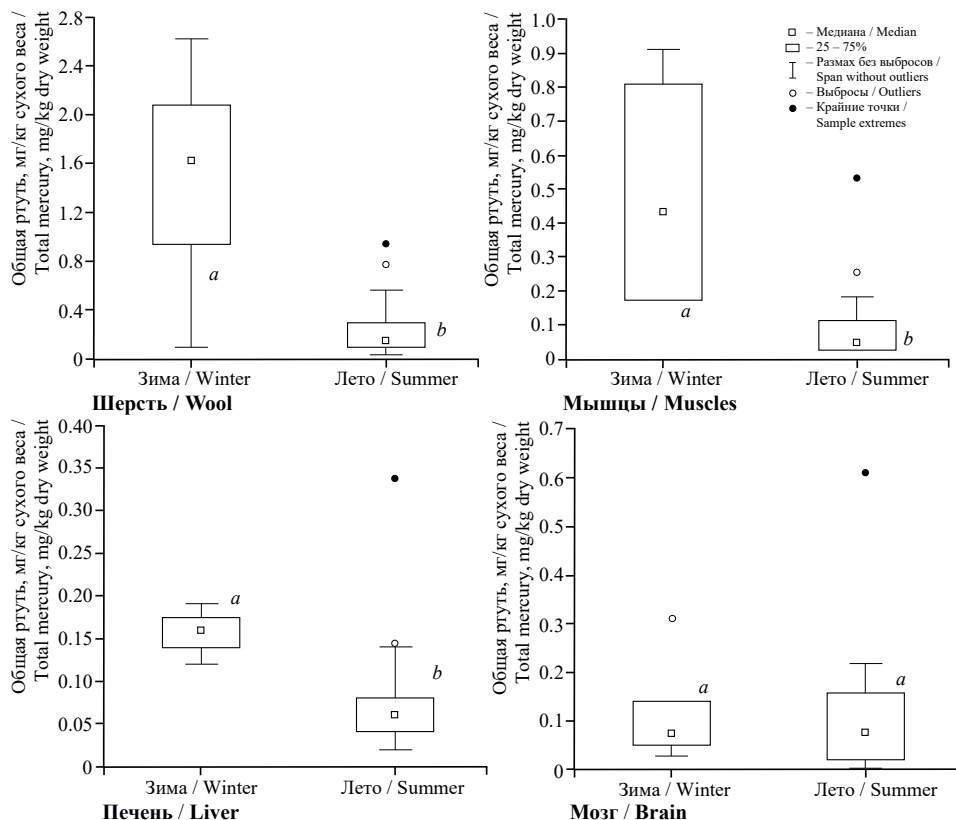


Рис. 3. Содержание ОНг у обыкновенной бурозубки; обозначения *a* и *b* характерны для статистически значимых различий; *a* и *a* – различия статистически незначимы

Fig. 3. THg content in *Sorex araneus*. The designations *a* and *b* are typical for statistically significant differences while *a* and *a* mean that the differences are not statistically significant

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Чаще всего изучается содержание ртути в головном мозге, мышцах, печени и почках, причем самые высокие концентрации ртути обнаруживают в двух последних органах (Ershova, Zaitsev, 2016; Komov et al., 2017). В настоящем исследовании максимальные значения установлены в шерсти и селезенке. Как показали Т. С. Ершова и В. Ф. Зайцев (Ershova, Zaitsev, 2016), значительные концентрации общей ртути отмечены в органах, для которых характерно активное протекание

процессов метаболизма и активное участие в процессах, направленных на поддержание гомеостаза, таких как селезенка (Ershova, Zaitsev, 2016).

В нашем исследовании самые высокие уровни ОНг в селезенке отмечены у лесной мыши, а максимальные значения ОНг в шерстном покрове – у обыкновенной бурозубки. По-видимому, такие различия связаны с эколого-физиологической спецификой грызунов и насекомыхоядных. Если во внутренних органах ртуть накапливается и выводится, то в шерсти – накапливается во время ростовой фазы (Paskukhov et al., 2011).

В зоне металлургического завода в г. Череповце средний уровень ОНг в печени лесной мыши (0.068 мг/кг сухой массы), в печени *Ap. flavicollis* из Словении (0.06 – 0.33 мг/кг) (Расуна, 2006), *Ap. sylvaticus* из северной Испании (0.018 мг/кг) (Fernández, 2012) и Великобритании (0.001 и 0.076 мг/кг) (Bull et al., 1977) позволяет предположить, что найденный нами уровень примерно соответствует антропогенным экосистемам вблизи электростанций (Расуна, 2006) и из различных загрязненных и незагрязненных районов Галиции на севере Испании (Fernández, 2012) и составляет одну пятую от уровня ртути вблизи свинцового плавильного завода в Словении (Расуна, 2006).

Средний годовой уровень ОНг в печени лесной мыши (0.068 мг/кг сухой массы) в два раза выше, чем в печени рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в вегетационный период из того же района в 2009 – 2010 гг. (Komov et al., 2017). При этом летом содержание ртути в печени и других органах лесной мыши сопоставимо с уровнем ртути у рыжей полевки в этот же период: ОНг у рыжей полевки было в почках 0.021, печени 0.014, мышцах 0.014, мозге 0.008 мг/кг (Komov et al., 2017), у лесной мыши – в почках 0.017, печени 0.010, мышцах <0.0010, мозге 0.007 мг/кг сухой массы. Ртуть поступает в организм мелких млекопитающих преимущественно с животной пищей (Ivanter, 2008; Komov et al., 2017) и лишайниками (St. Pierre et al., 2015; Weiss-Penzias et al., 2019) и в меньшей степени – с растительной пищей (Ivanter, 2008; Komov et al., 2017). Мыши относительно часто поедают различных беспозвоночных животных и реже – позвоночных во все сезоны (Ivanter, 2008; Ivanova et al., 2014), лесные полевки также нередко поедают насекомых в летний период (Ivanter, 2008; Ivanova et al., 2014) и лишайники в разные сезоны года (Aristov et al., 1981; Ivanter, 2008). Относительное сходство в питании лесных полевок и лесной мыши сопровождается сходным уровнем концентрации общей ртути в их тканях и органах.

По данным Komov et al. (2017), в районе г. Череповца максимальные значения у рыжей полевки и обыкновенной бурозубки определены в почках и печени. В нашем случае у обыкновенной бурозубки содержание ОНг в печени занимает промежуточные значения. Известно, содержание ртути в печени накапливается с возрастом (Keva et al., 2017), в нашей выборке, собранной не только летом, но осенью и зимой, преобладают молодые еще не размножающиеся особи.

Среднегодовая концентрация ОНг в печени обыкновенной бурозубки (0.112 мг/кг сухой массы) вдвое выше, чем у лесной мыши (0.067 мг/кг сухой массы), и это очевидно связано с поеданием бурозубками только беспозвоночных животных, в то время как для мышей насекомые являются дополнительным кормом.

Среднелетняя концентрация ОНг в печени обыкновенной бурозубки (0.087 мг/кг) меньше в три раза, чем, по данным Komov et al. (2017), среднелетняя 0.2 и 0.18 мг/кг в 2009 и 2010 гг. Это также в пять раз меньше, чем у близких по питанию трех видов *Sorex* в Сихотэ-Алине (0.56 мг/кг сухого веса) (Poddubnaya et al., 2020). Сихотэ-Алинь расположен очень близко к Тихому океану, поэтому морские туманы могут влиять на повышение концентрации ртути в наземной биоте (Weiss-Penzias, 2019; Poddubnaya et al., 2021). Найденный нами уровень ртути в печени обыкновенной бурозубки в 3 – 10 раз меньше, чем в печени землероек в промышленных районах Европы и Северной Америки (Bull et al., 1977; Komov et al., 2017). Выявленный нами низкий уровень содержания ртути у обыкновенных бурозубок может свидетельствовать о том, что они обитают на относительно мало загрязненных территориях. Например, *Crocidura russula*, обитающая в околородных и влажных местах и питающаяся полуводными животными, содержала 0.83 и 0.38 мг/кг в контроле и 1.49 и 1.11 мг/кг на загрязненной территории вблизи колчеданного рудника в Испании (Baeyens et al., 1996).

В сезоны с разной влажностью животные накапливают разное количество ртути, а именно во влажные сезоны ртути накапливается больше. Например, общие концентрации ртути в рыбе в сезон дождей примерно в 15 раз выше, чем в сухой сезон (Kelly et al., 2018), аналогична ситуация с крабами-плавунцами (de Almeida Rodrigues et al., 2020). Однако, в нашем исследовании средний уровень ОНг у обыкновенной бурозубки в многоводные 2021 – 2022 гг. ниже, чем в засушливые 2009 и 2010 гг. (Komov et al., 2017). Причина этого пока не ясна.

Одними из причин наличия сезонных изменений считаются различия в доступности источников пищи, смены питания и физиологические процессы. Так, в исследовании татранской серны (*Rupicapra rupicapra tatrica*) (Ballova et al., 2021) концентрации ОНг в сердце, мышцах и шерсти были выше летом по сравнению с зимой; у обыкновенного сига (*Coregonus lavaretus* (L.)) (Keva et al., 2017) в печени и мышцах самыми высокими значения были зимой и самыми низкими летом; у косуль (*Capreolus capreolus*) (Pokorny, 2002) концентрация ОНг в почках была значительно выше в конце лета и ранней осенью. В нашем исследовании значения концентраций общей ртути у бурозубок обыкновенных выше зимой, чем летом, статистически значимые различия установлены в шерсти, мышцах и печени. Возможно, существует взаимосвязь между содержанием ОНг и круговоротом воды. Более высокая доступность ртути характерна в сезоны с большим количеством осадков (Ma et al., 2015; Martinková, 2019). Снег, как концентрированная форма осадков, может давать повышенное содержание ртути (Martinková, 2019).

Сезон отбора проб следует учитывать всякий раз, когда используются объекты живой природы в качестве накопительного биоиндикатора загрязнения окружающей среды (Pokorny, 2002). Волосной покров морских и наземных млекопитающих играет значительную роль в накоплении и последующем ежегодном удалении ртути вместе со старым волосом во время процесса линьки (Pastukhov et al., 2011). Положительная значимая корреляция концентрации ртути в парах тканей, включая шерсть, позволяет поддержать предложение Poddubnaya с соавторами (2020) использовать только шерсть как неинвазивный метод для общей оценки уровня ртутных соединений у диких животных охраняемых территорий.

Таким образом, полученные результаты указывают на необходимость дальнейшего исследования сезонных изменений содержания общей ртути в наземной экосистеме.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования установлены уровни концентраций ОНг у обыкновенных бурозубок более высокие зимой по сравнению с летом, статистически значимые различия получены для шерсти, мышц и печени ($H = 9.427$, $p = 0.008$; $H = 13.828$, $p = 0.001$; $H = 6.864$, $p = 0.033$ соответственно). Установлены межвидовые сезонные различия содержания ОНг: осенью они были выше у обыкновенной бурозубки, чем у лесной мыши, статистически значимые различия получены для шерсти, почек и мышц ($H = 23.143$, $p = 0.005$; $H = 19.905$, $p = 0.046$; $H = 33.418$, $p = 0.001$ соответственно).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Aristov A. A., Bashenina N. V., Bernstein A. D., Bolshakov V. N., Voronov G. A., Demidov V. V., Gambaryan P. P., Gaiduk V. E., Gebchinsky M., Golisheva V., Grabe B., Eremina I. V., Zablotskaya L. V., Zeida Y., Ivanter E. V., Kalyakin V. N., Kratochvil J., Kryzhanovskaya V. V., Kudryashova L. M., Likyavichene N. M., Maldzhunaite S. A., Miholap O. N., Moskvitina N. S., Myasnikov Yu. A., Obrtel R., Okulova N. M., Povalishina T. P., Prusaite Ya. A., Ryltseva E. V., Samarsky S. L., Skurat L. N., Sokolov V. E., Sokolov G. A., Suchkova N. G., Terekhov V. F., Turyeva V. V., Ushakov V. P., Khokhlova I. G., Shaldybin L. S., Shubin N. G. *Bank Vole*. Moscow, Nauka, 1981. 268 p. (in Russian).

Baeyens W., Ebinghaus R., Vasiliev O., eds. *Global and Regional Mercury Cycles: Sources, Fluxes and Mass Balances*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 1996. 563 p.

Ballová Z. K., Janiga M., Holub M., Chovancová G. Temporal and seasonal changes in mercury accumulation in Tatra chamois from West Carpathians. *Environmental Science and Pollution Research*, 2021, vol. 28, iss. 37, pp. 52133–52146. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-14380-w>

Bull K. R., Roberts R. D., Inskip M. J., Goodman G. T. Mercury concentrations in soil, grass, earthworms, and small mammals near an industrial emission source. *Environmental Pollution*, 1977, vol. 12, iss. 2, pp. 135–140. [https://doi.org/10.1016/0013-9327\(77\)90016-7](https://doi.org/10.1016/0013-9327(77)90016-7)

de Almeida Rodrigues P., Ferrari R. G., Hauser-Davis R. A., Dos Santos L. N., Conte-Junior C. A. Seasonal influences on swimming crab mercury levels in an eutrophic estuary located in southeastern Brazil. *Environmental Science and Pollution Research*, 2020, vol. 27, iss. 3, pp. 3473–3482. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-07052-3>

Eagles-Smith C. A., Wiener J. G., Eckley C. S., Willacker J. J., Evers D. C., Marvin-DiPasquale M., Obrist D., Fleck J. A., Aiken G. R., Lepak J. M., Jackson A. K., Webster J. P., Stewart A. R., Davis J. A., Alpers C. N., Ackerman J. T. Mercury in western North America: A synthesis of environmental contamination, fluxes, bioaccumulation, and risk to fish and wildlife. *Science of the Total Environment*, 2016, vol. 568, pp. 1213–1226. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.05.094>

Ershova T. S., Zaitsev V. F. Content of mercury in organs and tissues of Caspian seal (*Phoca caspica* Gmelin, 1788). *South of Russia: Ecology, Development*, 2016, vol. 11, no. 1, pp. 69–78 (in Russian). <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2016-1-69-78>

Fernández Á. J., Aboal J. R., Gonzalez X. I., Carballeira A. Transfer and bioaccumulation variability of Cd, Co, Cr, Hg, Ni and Pb in trophic compartments of terrestrial ecosystems in northern Spain. *Fresenius Environmental Bulletin*, 2012, vol. 21, iss. 11, pp. 3527–3532.

Gremyachikh V., Kvasov D., Ivanova E. Patterns of mercury accumulation in the organs of bank vole *Myodes glareolus* (Rodentia, Cricetidae). *Biosystems Diversity*, 2019, vol. 27, no. 4, pp. 329–333. <https://doi.org/10.15421/011943>

Ivanova E. S., Komov V. T., Poddubnaya N. Ya., Gremyachikh V. A. *Insectivores, Rodents, Mustelids and Canines of Near-water Territories and Their Participation in Mercury Transport in the Ecosystems of the Vologda Oblast*. Cherepovets, Cherepovets State University Publ., 2014. 184 p. (in Russian).

Ivanter E. V. *Mammals of Karelia*. Petrozavodsk, Petrozavodsk State University Press, 2008. 296 p. (in Russian).

Jedruch A., Falkowska L., Saniewska D., Durkalec M., Nawrocka A., Kalisińska E., Pacyna J. M. Status and trends of mercury pollution of the atmosphere and terrestrial ecosystems in Poland. *Ambio*, 2021, vol. 50, iss. 9, pp. 1698–1717. <https://doi.org/10.1007/s13280-021-01505-1>

Kelly B. C., Myo A. N., Pi N., Bayen S., Leakhena P. C., Chou M., Tan B. H. Human exposure to trace elements in central Cambodia: Influence of seasonal hydrology and food-chain bioaccumulation behaviour. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, vol. 162, pp. 112–120. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.06.071>

Keva O., Hayden B., Harrod C., Kahilainen K. K. Total mercury concentrations in liver and muscle of European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in a subarctic lake – Assessing the factors driving year-round variation. *Environmental Pollution*, 2017, vol. 231, pp. 1518–1528. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.09.012>

Komov V. T., Ivanova E. S., Poddubnaya N. Y., Gremyachikh V. A. Mercury in soil, earthworms and organs of voles *Myodes glareolus* and shrew *Sorex araneus* in the vicinity of an industrial complex in Northwest Russia (Cherepovets). *Environmental Monitoring and Assessment*, 2017, vol. 189, iss. 3, article no. 104. <https://doi.org/10.1007/s10661-017-5799-4>

Lane O., Adams E. M., Pau N., O'Brien K. M., Regan K., Farina M., Schneider-Moran T., Zarudsky J. Long-term monitoring of mercury in adult saltmarsh sparrows breeding in Maine, Massachusetts and New York, USA 2000–2017. *Ecotoxicology*, 2020, vol. 29, iss. 8, pp. 1148–1160. <https://doi.org/10.1007/s10646-020-02180-w>

Levengood J. M., Heske E. J. Heavy metal exposure, reproductive activity, and demographic patterns in white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) inhabiting a contaminated floodplain wetland. *Science of the Total Environment*, 2008, vol. 389, iss. 2-3, pp. 320–328. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2007.08.050>

Ma M., Wang D., Sun T., Zhao Z., Du H. Forest runoff increase mercury output from subtropical forest catchments: an example from an alpine reservoir in a national nature reserve (southwestern China). *Environmental Science and Policy*, 2015, vol. 22, iss. 4, pp. 2745–2756. <https://doi.org/10.1007/s11356-014-3549-5>

Martinková B., Janiga M., Pogányová A. Mercury contamination of the snow voles (*Chionomys nivalis*) in the West Carpathians. *Environmental Science and Pollution Research*, 2019, vol. 26, iss. 35, pp. 35988–35995. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-06714-6>

Overjordet I. B., Kongsrud M. B., Gabrielsen G. W., Berg T., Ruus A., Evenset A., Borgå K., Christensen G., Jenssen B. M. Toxic and essential elements changed in black-legged kittiwakes (*Rissa tridactyla*) during their stay in an Arctic breeding area. *Science of the Total Environment*, 2015, vol. 502, pp. 548–556. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.09.058>

Pacyna E. G., Pacyna J. M., Steenhuisen F., Wilson S. Global anthropogenic mercury emission inventory for 2000. *Atmospheric Environment*, 2006, vol. 40, iss. 22, pp. 4048–4063. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2006.03.041>

Pastukhov M. V., Epov V. N., Ciesielski T., Alieva V. I., Grebenshchikova V. I. Distribution and bioaccumulation of mercury in Baikal seal. *The Bulletin of Irkutsk State University. Series Biology. Ecology*, 2011, vol. 4, no. 1, pp. 56–66 (in Russian).

Petkovšek S., Kopušar N., Kryštufek B. Small mammals as biomonitors of metal pollution: A case study in Slovenia. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2014, vol. 186, pp. 4261–4274. <https://doi.org/10.1007/s10661-014-3696-7>

Poddubnaya N. Ya., Eltsova L. S., Fishchenko N. M., Salkina G. P., Voloshina I. V., Ivanova Ye. S. Mercury concentration in the tissues of the three abundant shrew species (*Sorex araneus*, *S. caecutiens*, and *S. isodon*) inhabiting the Sikhote-Alin mountain system. *Journal of Critical Reviews*, 2020, vol. 7, iss. 13, pp. 2850–2861. <https://doi.org/10.31838/jcr.07.13.436>

Poddubnaya N. Y., Salkina G. P., Eltsova L. S., Ivanova E. S., Oleynikov A. Yu., Pavlov D. D., Kryukov V. Kh., Rumyantseva O. Yu. Mercury content in the Siberian tiger (*Panthera tigris altaica* Temminck, 1844) from the coastal and inland areas of the Russia. *Scientific Reports*, 2021, vol. 11, article no. 6923. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-86411-y>

Pokorny B., Ribaric-Lasnik C. Seasonal variability of mercury and heavy metals in roe deer (*Capreolus capreolus*) kidney. *Environmental Pollution*, 2002, vol. 117, iss. 1, pp. 35–46. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(01\)00161-0](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(01)00161-0)

Roodbergen M., Klok C., VanDerHout A. Transfer of heavy metals in food chain earthworm Black-tailed godwit (*Limosa limosa*): Comparison of polluted and reference site in the Netherlands. *Science of the Total Environment*, 2008, vol. 406, iss. 3, pp. 407–412. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2008.06.051>

Rutkowska M., Bajger-Nowak G., Kowalewska D., Bzoma S., Kalisińska E., Namieśnik J., Konieczka P. Methylmercury and total mercury content in soft tissues of two birdspecies wintering in the Baltic Sea near Gdansk, Poland. *Chemosphere*, 2019, vol. 219, pp. 140–147. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2018.11.162>

Sheftel B. I. Methods for estimating the abundance of small mammals. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2018, vol. 3, no. 3, pp. 1–21 (in Russian). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-3-4>

St. Pierre K. A., St. Louis V. L., Kirk Lehnher I., Wang S., La Farge C. Importance of open marine waters to the enrichment of total mercury and monomethylmercury in lichens in the Canadian high arctic. *Environmental Science & Technology*, 2015, vol. 49, iss. 10, pp. 5930–5938. <https://doi.org/10.1021/acs.est.5b00347>

Weiss-Penzias P. S., Bank M. S., Clifford D. L., Torregrosa A., Zheng B., Lin W., Wilmers C. C. Marine fog inputs appear to increase methylmercury bioaccumulation in a coastal terrestrial food web. *Scientific Reports*, 2019, vol. 9, article no. 17611. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54056-7>

Seasonal changes in the total mercury in small mammals in forest ecosystems near Cherepovets town, Vologda region

E. A. Ageeva ^{1,2✉}, N. Ya. Poddubnaya ¹, M. O. Schukina ^{1,2}

¹ Cherepovets State University

5 Lunacharskogo Ave., Cherepovets 162600, Russia

² Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences
Borok village, Nekouzsky district, Yaroslavl region 152742, Russia

Received: August 22, 2023 / revised: December 27, 2023 / accepted: December 29, 2023 / published: September 30, 2024

Abstract. Mercury is one of the most dangerous environmental pollutants due to its high toxicity to animals and humans. The aim of the study was to determine the presence or absence of seasonal changes in the mercury level in small mammals in forest ecosystems near the Cherepovets town. The fur, organs and tissues of the common shrew (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) and Ural field mouse (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811) were examined during September 2020–August 2021. The content of total mercury (THg) in dried samples ($n = 319$) was determined on a PA-915+ mercury analyzer with a PYRO console by cold vapor atomic absorption. The content of THg in the Ural field mouse varies from <0.001 (sensitivity limit of the device) in the kidneys, spleen, brain, muscles, and liver up to 0.560 mg/kg dry weight in the spleen; the average maximum THg value was found in the spleen (0.179 ± 0.072 mg/kg) and the minimum was in the muscles (0.023 ± 0.011 mg/kg). The content of THg in the common shrew varies from <0.001 (sensitivity limit of the device) in the brain up to 4.570 mg/kg dry weight in the fur, the average maximum THg value was found in the fur (0.754 ± 0.152 mg/kg), and the average minimum was in the liver (0.112 ± 0.013 mg/kg). It was established that the level of THg in common shrews was higher in winter than in summer, statistically significant differences were found for the fur, muscles, and liver ($p = 0.008, 0.001, 0.033$, respectively, at $p < 0.05$). An interspecies comparison showed differences in seasonal changes in the THg content, namely: in autumn it was higher in the common shrew than in the Ural field mouse; statistically significant differences were found for the fur, kidneys, and muscles ($p = 0.005, 0.046, 0.001$, respectively, at $p < 0.05$).

Keywords: environmental toxicology, shrews, mouse-like rodents, seasonal indicator changes

Ethics approval and consent to participate. Animal protocols were approved by the Bioethics Commission of Cherepovets State University (protocol No. 1-2023 dated December 25, 2023).

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

For citation: Ageeva E. A., Poddubnaya N. Ya., Schukina M. O. Seasonal changes in the total mercury in small mammals in forest ecosystems near Cherepovets town, Vologda region. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 3, pp. 257–267 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-257-267>

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Ecological Parasitology, Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Elena A. Ageeva: <https://orcid.org/0009-0006-0151-2632>, elena.ageeva.2019@mail.ru; Nadezhda Ya. Poddubnaya: <https://orcid.org/0000-0001-9109-1363>, poddoubnaia@mail.ru, Maria O. Schukina: <https://orcid.org/0009-0009-2711-6050>, a89217334226@yandex.ru.

Оригинальная статья

УДК 576.316

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-268-290>

ЗООГЕОГРАФИЯ И СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ *SICISTA* (RODENTIA, DIPODOIDEA) ГРУППЫ CAUCASICA

М. И. Баскевич^{1✉}, Л. А. Хляп¹, А. С. Богданов²

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

Россия, 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33

² Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН

Россия, 119334, г. Москва, ул. Вавилова, д. 26

Поступила в редакцию 18.12.2023 г., после доработки 11.03.2024 г., принята 15.03.2024 г., опубликована 30.09.2024 г.

Аннотация. Обобщены собственные и литературные данные по географическому распространению видов-двойников *Sicista* группы caucasica: *S. caucasica*, *S. kluchorica*, *S. kazbegica*, *S. armenica*. Впервые на основании анализа собственных сборов, добытых в ходе маршрутных экспедиций по Кавказу в период с 1979 по 1990 г. и в 2010 г. сопоставляются экологические особенности (биотопическая приуроченность, численность, стратегия размножения, пищевые специализации) у географически замещающих друг друга видов-двойников *Sicista* группы caucasica: *S. caucasica*, *S. kluchorica*, *S. kazbegica*, *S. armenica*, населяющих разные сектора среднегорий и высокогорий Кавказа, рассматриваемых в сравнительном аспекте в связи с дифференциацией группы.

Ключевые слова: Кавказ, одноцветные мышовки, криптические виды, распространение, особенности экологии

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (проект № FFER – 2021-0003) и Института биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН (проект № 0088-2021-0019).

Соблюдение этических норм. Протоколы с использованием животных были одобрены Комитетом по биоэтике Института биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН (протокол № 37 от 25.06.2020 г.).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Баскевич М. И., Хляп Л. А., Богданов А. С. Зоогеография и сравнительная экология видов-двойников *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea) группы caucasica // Поволжский экологический журнал. 2024. № 3. С. 268 – 290. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-268-290>

✉ Для корреспонденции. Лаборатория микроэволюции млекопитающих Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

ORCID и e-mail адреса: Баскевич Марина Исаковна: <https://orcid.org/0000-0003-0632-4949>, mbaskevich@mail.ru; Хляп Людмила Айзиковна: <https://orcid.org/0000-0001-7698-5887>, khlyap@mail.ru; Богданов Алексей Станиславович: <https://orcid.org/0000-0002-2106-3989>, bogdalst@yahoo.com.

ВВЕДЕНИЕ

Интенсивные хромосомные исследования, составляющие основу комплексного анализа одноцветных мышовок Кавказа, начатые в конце 70-х гг. XX в. подтвердили вызывавший у некоторых зоологов сомнения (Kuzyakin, 1963; Corbet, 1978) видовой ранг кавказской мышовки (Vinogradov, 1925) и привели к открытию других видов-двойников одноцветных мышовок Кавказа, рассматриваемых в рамках *Sicista* группы *caucasica* (Sokolov, Koval'skaya, 1990). На сегодняшний день признаются четыре кариологически дискретных вида-двойника *Sicista* группы *caucasica*: *S. caucasica*, кавказская ($2n = 32$, NF = 48; NF = 46), *S. kluchorica*, клухорская ($2n = 24$, NF = 44), *S. kazbegica*, казбегская ($2n = 42$, NF = 52; $2n = 40$, NF = 50) и *S. armenica*, армянская ($2n = 36$, NF = 52) мышовки (Sokolov et al., 1981, 1986; Sokolov, Baskevich, 1988, 1992; Baskevich, Malygin, 2009). По существу, на протяжении ряда десятилетий кариотип являлся основным диагностическим признаком в дифференциальной диагностике видов-двойников одноцветных мышовок Кавказа, хотя в последнее время были разработаны новые маркеры: краниометрические (Okulova, Baskevich, 2003), молекулярные (Baskevich et al., 2004, 2005 и др.), дополняющие хромосомные данные и позволяющие использовать музейный материал для уточнения географического распространения видов-двойников группы. В общих чертах по результатам немногочисленных, датированных на основе комплексного подхода, находок была дана предварительная характеристика распространения видов-двойников одноцветных мышовок Кавказа и показано их аллопатрическое распространение в высокогорьях и среднегорьях Кавказа (Sokolov et al., 1987; Baskevich et al., 2004). В последующие годы была уточнена видовая принадлежность ряда находок и из других, ранее не охваченных генетическими или краниометрическими исследованиями находок *Sicista* группы *caucasica* (Baskevich et al., 2015, 2018, 2019, Cserkesz et al., 2017, 2019; Rusin et al., 2018, 2019). Накопленный на сегодняшний день материал по распространению видов-двойников группы и их изменчивости требует нового обобщения и уточнения. Использование, преимущественно, генетических подходов позволило не только получить предварительные данные о географическом распространении видов-двойников (Sokolov et al., 1987; Baskevich et al., 2004, 2015) и изучить их межвидовую дифференциацию, но и открыло новые возможности для рассмотрения и успешного решения проблем эволюции группы (Baskevich et al., 2004, 2015, 2018; Rusin et al., 2018). В то же время до сих пор практически отсутствовал интерес к сравнительной экологии видов-двойников *Sicista* группы *caucasica*, хотя некоторые эколого-биологические особенности у отдельных видов и рассматривались (Shenbrot et al., 1995). Следует полагать, что генетическая дифференциация видов-двойников *Sicista* группы *caucasica*, сформировавшаяся в ходе эволюции группы, безусловно, должна была сопровождаться формированием межвидовых различий и на экологическом уровне.

Цель работы – сравнительный анализ особенностей экологии (численность, биотопическая приуроченность, стратегия размножения, пищевые специализации) видов-двойников мышовок группы *caucasica* (*S. kluchorica*, *S. kazbegica* и *S. caucasica*, *S. armenica*) и обобщение данных по их географическому распространению.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Использованный в работе материал был собран в ходе маршрутных экспедиций по Кавказу за период с 1979 по 1990 г. и в 2010 г. Всего было осуществлено 11 экспедиций, а отловы мышовок и других мелких млекопитающих проводились в следующих пунктах Кавказа: окрестности с. Верхний Архыз и верховье р. Мзымта Краснодарского края, долина р. Кизгич, верховье рек Северный Клухор, Махар. Уллухурзук, Аксаут, ущелье Узункол, Алибекская поляна в Карачаево-Черкесии, ст. Азау, ущелье Адыл-Су в Кабардино-Балкарии, ущелье Суатиси в Южной Осетии, верховье рек Цейдон и Сказдон в Северной Осетии, окрестности с. Анкаван в С-З Армении (табл. 1). Отловы производили ловчими канавками с врытыми в них конусами ($\varnothing = 13.5$ см, $H = 25$ см), а также живоловками. Для отлова мышовок были пригодны только ловчие канавки, отлавливающие и других мелких млекопитающих, преимущественно грызунов и насекомоядных, «уловистость» которых живоловками была не менее эффективна и требовалась для уточнения доли конкретного вида-двойника *Sicista* группы *caucasica* в совокупной выборке из данного географического пункта, выраженную в % (индекс доминирования = показатель обилия вида в сообществе мелких млекопитающих в конкретном регионе исследования). Всего было добыто 122 экз. *Sicista* группы *caucasica*. Видовая принадлежность каждого конкретного экземпляра представителей группы определялась с помощью хромосомных маркеров: $2n = 32 - y$ *S. caucasica*, $2n = 24 - y$ *S. kluchorica*; $2n = 42, 40 - y$ *S. kazbegica*, $2n = 36 - y$ *S. armenica* (Sokolov et al., 1987; Baskevich et al., 2004, 2015; наши данные).

Таблица 1. Обобщенный список и краткая характеристика пунктов отлова известных и собственных (выделены жирным шрифтом) идентифицированных по кариотипу*, краниометрическим** и молекулярным*** (RAPD PCR и секвенс анализ) маркерам находок видов-двойников *Sicista* группы *caucasica*: *S. caucasica* кавказской, *S. kluchorica* клухорской, *S. kazbegica* казбергской, *S. armenica* армянской мышовок.

Table 1. A generalized list and brief description of the capture localities of known and own (in bold) records, identified by karyotype*, craniometric** and molecular*** (RAPD PCR and sequence analysis) markers of the *Sicista* sibling species of the caucasica group: *S. caucasica*, *S. kluchorica*, *S. kazbegica*, and *S. armenica*

№ / No.	Место отлова и его координаты / Location and its coordinates	Биотоп / Biotope	Высота над ур. моря, м / Altitude above sea level, m	Источник / Source
1	2	3	4	5
<i>S. caucasica</i>				
1*	Краснодарский край, долина р. Уруштен; 43.94° с.ш., 40.56° в.д. / Krasnodar krai, Urushten river valley; 43.94° N, 40.56° E	Высокотравье в лесном поясе / High grass in the forest belt	1550	Topilina, 1987; Sokolov et al., 1987
2**	Краснодарский край, гора Большой Бамбак; 43.90° с.ш., 40.46° в.д. / Krasnodar krai, Bolshoi Bambak mountain; 43.90° N, 40.46° E	Субальпийский луг / Subalpine meadow	2200	Baskevich et al., 2004
3**	Краснодарский край, гора Гефо; 43.93° с.ш., 40.32° в.д. / Krasnodar krai, Gefo mountain; 43.93° N, 40.32° E	Субальпийский луг / Subalpine meadow	1800	Baskevich et al., 2004

Продолжение табл. 1
 Table 1. Continuation

1	2	3	4	5
4**	Краснодарский край, урочище Умпырь; 43.80° с.ш., 40.64° в.д. / Krasnodar krai, Umpyr tract; 43.80° N, 40.64° E	Альпийское разнотравье / Alpine herbaceous grass	2700	Baskevich et al., 2004
5***	Краснодарский край, Азишский перевал; 44.10° с.ш., 40.00° в.д. / Krasnodar krai, Azish Pass; 44.10° N, 40.00° E	Высокогорный луг с кустами рододендрона / High-altitude meadow with rhododendron bushes	1745	Rusin et al., 2018
6*	Краснодарский край, верховье р. Мзымта; 43.57° с.ш., 40.63° в.д. / Krasnodar krai, upper Mzymta river; 43.57° N, 40.63° E	Субальпийский луг / Subalpine meadow	2100	Baskevich, Malygin, 2009
7**	Краснодарский край, гора Аибга; 43.59° с.ш., 40.20° в.д. / Krasnodar krai, Aibga mountain; 43.59° N, 40.20° E	Субальпийский луг / Subalpine meadow	2200	Baskevich et al., 2019
8*	Карачаево-Черкесия, окрестности пос. Верхний Архыз; 43.34° с.ш., 41.16° в.д. / Karachay-Cherkessia, Verkhny Arkhyz settlement vicinity; 43.34° N, 41.16° E	Высокотравье в парковом лесу / High grass in a park forest	1550	Sokolov et al., 1981, 1987; Baskevich et al., 2004; Наши данные /
9***	Карачаево-Черкесия, склон горы София; 43.50° с.ш., 41.23° в.д. / Karachay-Cherkessia, slope of mount Sofia; 43.50° N, 41.23° E	Мезофильный луг в лесном поясе / Mesophilic meadow forested	1650	Cserkész et al., 2017
10***	Карачаево-Черкесия, Лунная поляна; 43.60° с.ш., 41.20° в.д. / Karachay-Cherkessia, Lunnaya Polyana; 43.60° N, 41.20° E	Субальпийский луг / Subalpine meadow	1980	Cserkész et al., 2017
11***	Карачаево-Черкесия, поляна Романтик; 43.54° с.ш., 41.18° в.д. / Karachay-Cherkessia, polyana Romantic; 43.54° N, 41.18° E	Высокотравная поляна в лесу / A tall grass meadow in the forest	1650	Cserkész et al., 2017
12***	Карачаево-Черкесия, Хачирлаккулак; 43.50° с.ш., 41.10° в.д. / Karachay-Cherkessia, Khachirlakkulak; 43.50° N, 41.10° E	—	—	Rusin et al., 2018
13***	Абхазия, перевал Анчхо; 43.48° с.ш., 41.70° в.д. / Abkhazia, Anchkho pass; 43.48° N, 41.70° E	Субальпийский луг / Subalpine meadow	2240	Baskevich et al., 2005
<i>S. kluchorica</i>				
14*	Карачаево-Черкесия, правобережье р. Кизгич; 43.55° с.ш., 41.27° в.д. / Karachay-Cherkessia, right bank of the Kizgich river; 43.55° N, 41.27° E	Разнотравно-злаковый луг в лесном поясе / Herb-grass-grass meadow in the forest belt	1550	Sokolov et al., 1987; Baskevich et al., 2004, наши данные
15*	Карачаево-Черкесия, верховье р. Аксаут; 43.34° с.ш., 41.45° в.д. / Karachay-Cherkessia, upper Aksaut River; 43.34° N, 41.45° E	Березовое криволесье / Birch woodland	1850	Sokolov et al., 1987; Baskevich et al., 2004; Наши данные
16*	Карачаево-Черкесия, Алибекская поляна; 43.30° с.ш., 41.57° в.д. / Karachay-Cherkessia, Alibekskaaya polyana; 43.30° N, 41.57° E	Высокотравье на опушке смешанного леса / High grass on the edge of a mixed forest	1700	Sokolov et al., 1987; Baskevich et al., 2004; Наши данные
17*	Карачаево-Черкесия, долина р. Северный Клухор; 43.25° с.ш., 41.83° в.д. / Karachay-Cherkessia, North Klukhor river valley; 43.25° N, 41.83° E	Субальпийское высокотравье в редколесье / Subalpine tall grass in sparse woodland	2180	Sokolov et al., 1987; Baskevich et al., 2004; Наши данные

Продолжение табл. 1
Table 1. Continuation

1	2	3	4	5
18*	Карачаево-Черкесия, долина р. Северный Клухор; 43.24° с.ш., 41.87° в.д. / Karachay-Cherkessia, North Klukhor river valley; 43.24° N, 41.87° E	Альпийский пояс / Alpine belt	2600	Sokolov et al., 1987; Baskevich et al., 2004; Наши данные
19***	Карачаево-Черкесия, долина р. Муху; 43.5° с.ш., 41.7° в.д. / Karachay-Cherkessia, Mukhu river valley; 43.5° N, 41.7° E	–	1540	Rusin et al., 2018
20***	Карачаево-Черкесия, долина р. Гоначхир; 43.3° с.ш., 41.8° в.д. / Karachay-Cherkessia, Gonachkhir river valley; 43.3° N, 41.8° E	–	1850	Cserkész et al., 2017
21*	Карачаево-Черкесия, верховье р. Махар (Махарская долина); 43.29° с.ш., 41.99° в.д. / Karachay-Cherkessia, headwaters of the Makhar river (Makhar valley); 43.29° N, 41.99° E	Субальпийский луг с зарослями рододендрона / Subalpine meadow with rhododendron thickets	2000	Наши данные
22*	Карачаево-Черкесия, долина р. Уллухурзук; 43.42° с.ш., 42.25° в.д. / Karachay-Cherkessia, Ullukhurzuk river valley; 43.42° N, 42.25° E	Субальпийский луг / Subalpine meadow	2100	Sokolov et al., 1987; Наши данные
23***	Карачаево-Черкесия, долина р. Даут; 43.63° с.ш., 42.1° в.д. / Karachay-Cherkessia, Daut river valley; 43.63° N, 42.1° E	Высокогорный луг / High mountain meadow	1800	Baskevich et al., 2005; Наши данные
24*	Карачаево-Черкесия, Узункол; 43.28° с.ш., 42.17° в.д. / Karachay-Cherkessia, Uzunkol; 43.28° N, 42.17° E	Редколесье, луг с субальпийским высокотравьем / Rare woodland, meadow with subalpine grassland tall grass	1800	Sokolov et al., 1987; Наши данные
25*	Кабардино-Балкария, Азау; 43.27° с.ш., 42.48° в.д. / Kabardino-Balkaria, Azau; 43.27° N, 42.48° E	Березовое криволесье, луг с субальпийским высокотравьем / Birch woodland, meadow with subalpine tall grasses	2200	Baskevich et al., 2004; Наши данные
26***	Кабардино-Балкария, Терскол; 43.3° с.ш., 42.5° в.д. / Kabardino-Balkaria, Terskol; 43.3° N, 42.5° E	Субальпийский луг / Subalpine meadow	2150	Rusin et al., 2019
27*** 27*	Кабардино-Балкария, Адыл-Су-1 (верховье р. Дзегемчай); 43.22° с.ш., 42.69° в.д. / Kabardino-Balkaria, Adyl-Su-1 (upper Dzegemchai River); 43.22° N, 42.69° E	Субальпийский луг / Subalpine meadow	2200	Baskevich et al., 2018; Наши данные
28*	Кабардино-Балкария, Адыл-Су-2; 43.22° с.ш., 42.68° в.д. / Kabardino-Balkaria, Adyl-Su-2; 43.22° N, 42.68° E	Субальпийский луг / Subalpine meadow	2300	Dzuev, 1988
29***	Кабардино-Балкария, Черек Безенгийский; 43.23° с.ш., 42.29° в.д. / Kabardino-Balkaria, Cherek Bezengiysky; 43.23° N, 42.29° E	Березовое криволесье с субальпийским высокотравьем / Birch woodland with subalpine tall grasses	2200	Baskevich et al., 2005
<i>S. kazbegica</i>				
30*	Грузия (Южная Осетия), ущелье Суатиси; 43.62° с.ш., 44.38° в.д. / Georgia (South Ossetia), Suatisi Gorge; 43.62° N, 44.38° E	Субальпийский луг / Subalpine meadow	2200	Sokolov et al., 1986; Baskevich et al., 2004; Наши данные
31***	Грузия, Гвилети; 42.71° с.ш., 44.62° в.д. / Georgia, Gvileti; 42.71° N, 44.62° E	Субальпийский луг / Subalpine meadow	2100	Baskevich et al., 2005; Наши данные

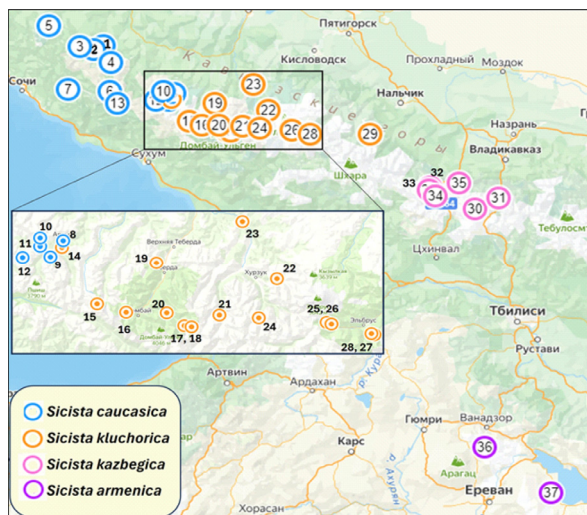
Окончание табл. 1
 Table 1. Continuation

1	2	3	4	5
32*	Северная Осетия, Цейское ущелье, долина р. Цейдон; 42.79° с.ш., 43.91° в.д. / North Ossetia, Tsey gorge, Tseydon river valley; 42.79° N, 43.91° E	Редколесье в субальпийском поясе, конус выноса лавины с высокоотравьем и редкими соснами / Rare forest in subalpine belt, avalanche cone with tall grass and rare pines	1850	Sokolov, Baskevich, 1992; Baskevich et al., 2004; Наши данные
33*** 33*	Северная Осетия, верховье р. Сказдон, Цейское ущелье; 40.64° с.ш., 44.47° в.д. / North Ossetia, upper Skazdon river, Tsey gorge; 40.64° N, 44.47° E	Субальпийский луг / Subalpine meadow	2200	Baskevich et al., 2018, Наши данные
34***	Северная Осетия, Кассарское ущелье; 42.8° с.ш., 44.0° в.д. / North Ossetia, Kassar gorge; 42.8° N, 44.0° E	Субальпийский пояс / Subalpine belt	1850	Rusin et al., 2018
35***	Северная Осетия, Архонский перевал; 42.8° с.ш., 44.2° в.д. / North Ossetia, Arkhonsky pass; 42.8° N, 44.2° E	Субальпийский пояс / Subalpine belt	1900	Rusin et al., 2018
<i>S. armenica</i>				
36*	Армения, Памбакский хребет, окрестности с. Анкаван, верховье р. Мармарик (бассейн р. Раздан); 40.64° с.ш., 44.47° в.д. / Armenia, Pambak ridge, vicinity of the village of Ankavan, headwaters of the Marmarik river (Hrazdan river basin); 40.64° N, 44.47° E	Высокотравный склон над верхней границей леса в субальпийском поясе / High herbaceous slope above the upper forest boundary in the subalpine belt	2200	Sokolov, Baskevich, 1988; Baskevich et al., 2004; Наши данные
37***	Армения, Севанский перевал, близ западного берега оз. Севан; 40.25° с.ш., 44.15° в.д. / Armenia, Sevan pass, near the western shore of Lake Sevan; 40.25° N, 44.15° E	Субальпийский пояс / Subalpine belt	2150	Rusin et al., 2018

Численность изъятых из природы мышовок, добытых с помощью ловчих канавок с врытыми в них конусами, в регионе исследования определяли по формуле, где в числителе число отловленных особей (N), а в знаменателе – произведение количества использованных конусов ($пк$) на количество учетных суток ($пс$); результат деления, умноженный на 100, выраженный в экз. / 100 конусо-суток, отражает численность вида (Yudin et al., 1979; Sheftel, 2018). Суммарно за период работы было отработано 4060 конусо-суток.

Для изучения *размножения* мышовок популяции вида подразделяли на возрастные группы. В качестве *возрастных критериев* применялись размерные показатели (в исследовании использованы только взрослые (ad) особи). Состояние половой системы исследовали у самцов (измеряли длину и ширину семенников, длину везикул) и самок (наличие эмбрионов, их размеры, число темных пятен, состояние матки). Анализировали срок начала размножения и его предположительную динамику.

Характер питания у мышовок, изъятых из природы, изучали в самых общих чертах, путем вскрытия желудков и установления соотношения животных и растительных компонентов в их рационе. *Характер питания* в неволе исследовали эмпи-



Пункты отлова идентифицированных по хромосомам, молекулярным и краниометрическим маркерам находок видов-двойников *Sicista* группы *caucasica*: *S. caucasica*, *S. kluchorica*, *S. kazbegica*, *S. armenica*, уточняющие их ареалы. Отмеченные на карте номера соответствуют нумерации в табл. 1

Figure. Capture points of several *Sicista* sibling species of the *caucasica* group (*S. caucasica*, *S. kluchorica*, *S. kazbegica*, and *S. armenica*), identified by chromosomes, molecular and craniometric markers, clarifying their ranges. The number marked on the map correspond to the numbering in Table 1

рическим путем, предлагая содержащимся в условиях вивария особям различный набор кормов и выявляя среди них предпочтительные.

Показателем обилия идентифицированного вида (кариоморфы) служила доля зверьков, выраженная в %, присутствующих в выборке.

Анализ географического распространения использованных в работе находок видов-двойников *Sicista* группы *caucasica*. Географические координаты пунктов отлова идентифицированных собственных, а также музейных и литературных находок определяли с помощью GPS-навигатора Etrex-Garmin (Garmin Ltd., США) с точностью до одной минуты. Нанесение точек на карту (рисунок) проводили с помощью компьютерных программ ArcGis (Esri, США). Цифрами обозначены номера точек, соответствующие нумерации в табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Зоогеография видов-двойников *Sicista* группы *caucasica*. Нами получены новые хромосомные данные по маркировке *Sicista* группы *caucasica* из двух пунктов на Большом Кавказе: из ущелья Адыл-Су в верховье р. Дзегемчай и из верховий р. Сказдон в Цейском ущелье. Полученные кариотипические данные указывают на принадлежность выборок из этих двух географических пунктов к *S. kluchorica* ($2n = 24$, $NF = 44$) и *S. kazbegica* ($2n = 40$, $NF = 52$) соответственно, подтверждая результаты их молекулярной идентификации (Baskevich et al., 2015, 2018; см. табл. 1). В настоящей статье обобщены сведения по результатам генетической и краниометрической диагностики видов-двойников *Sicista* группы *caucasica* из 37 пунктов Большого и Малого Кавказа, уточняющих ареалы видов-двойников группы (Sokolov et al., 1987; Baskevich et al., 2004, 2005, 2015, 2019; Rusin et al., 2018, 2019; Cserkés et al., 2017; наши данные – см. табл. 1, рисунок). Анализ совокупных данных позволяет отметить, что виды-двойники группы аллопатричны: ареал *S. caucasica* занимает западную часть Большого Кавказа к востоку до долины

р. Большой Зеленчук, восточнее на Большом Кавказе от правобережья р. Кизгич (правый приток р. Большой Зеленчук) в Карачаево-Черкесии (КЧР) до Приэльбрусья в Кабардино-Балкарии (КБР) обитает *S. kluchorica*; область распространения *S. kazbegica* ограничена высокогорьем в бассейне р. Терек и его притоков, тогда как для *S. armenica* известны редкие находки на Малом Кавказе в северо-западной части Армении (Sokolov, Baskevich, 1988; Rusin et al., 2018; см. табл. 1, рисунок). Представляемые совокупные данные дополняют предшествующие обобщения по географическому распространению видов-двойников *Sicista* группы *caucasica* (Sokolov et al., 1987; Baskevich et al., 2004). При этом следует отметить, что часть пока не типированных с помощью генетических или краниометрических подходов находок группы, представленных в коллекциях Зоологических музеев Московского государственного университета (ЗМ МГУ), Зоологического института РАН (ЗИН), Института зоологии Грузии, а также в литературных источниках до-хромосомного периода, условно могут быть отнесены к тому или другому виду-двойнику по причине их обнаружения в пределах ареала конкретного вида. Так, например, вероятно, к *S. caucasica* относятся пока не идентифицированные сборы из Кавказского заповедника, добытые на склонах гор Фишт, Оштен, Гефо, Алоус, Пшекиш, в верховьях рек Киша, Уруштен, Безымянная, Малая Лаба, а к *S. kluchorica* – находки из Тебердинского национального парка с хребта Хатипара и перевала Джугутурлучат (ЗМ МГУ, ЗИН). К *S. kazbegica*, по-видимому, следует отнести пока не типированные находки из бассейна Терека и его притоков: из окрестностей Тепи, Гершеви, с Крестового перевала на южных склонах и из окрестностей пос. Лисри, Калак, глетчера Кальпер, и Мамисонского ущелья в верховьях р. Ардон в Северной Осетии (коллекции ЗМ МГУ, Институт зоологии Грузии; Turgov, 1926; Zimina, Yasnuy, 1977). Вышеперечисленные гипотетические данные о предполагаемой видовой принадлежности пока точно не определенных находок с Большого Кавказа согласуются с сформировавшимися представлениями об ареалах видов-двойников *Sicista* группы *caucasica* (см. табл. 1), а сведения об их эколого-биологических особенностях могут с определенной осторожностью дополнить более точную информацию, пригодную для экологических сопоставлений, полученную на идентифицированных находках видов-двойников группы. При этом обращает на себя внимание приуроченность областей распространения географически замещающих видов-двойников группы к различным вариантам поясности: *S. caucasica* – к кубанскому, *S. kluchorica* – эльбрусскому, *S. kazbegica* – терскому, *S. armenica* – центрально-малокавказскому.

Биотопическое размещение. Анализ собственных результатов, представленных в табл. 1, а также литературных и музейных источников позволяет отметить, что оптимум ареалов всех видов-двойников *Sicista* группы *caucasica* приурочен к субальпийскому поясу. Однако высотный и спектральный диапазон областей их распространения сужается в направлении с запада на восток и к югу. Так, *S. caucasica* встречается в средней части лесного, субальпийском и, вероятно, альпийском поясах, предпочитая биотопы с хорошо развитой травянистой растительностью (Topilina, 1987; Sokolov et al., 1981, 1987; Shenbrot et al., 1995; Baskevich et al., 2004; наши данные). Известна находка из места, близкого к точкам с установ-

ленной видовой принадлежностью, – гора Оштен (ЗМ МГУ) с нижней границы субнивального пояса. Высотные пределы распространения от 1400 (долина р. Уруштен) (Topilina, 1987) до 2100 – 2700 м над ур. м. (Майкопский район Краснодарского края; принадлежность к данному виду установлена по форме вершинки бакулюма (Sokolov et al., 1981) и подтверждена с помощью молекулярных маркеров (Baskevich et al., 2005). Находки *S. kluchorica* приурочены к высокоотравным мезофильным формациям среднегорий и высокогорий Кавказа от средней части лесного до субальпийского и альпийского поясов; изредка встречаются у нижней границы нивальной зоны (Sokolov et al., 1987; Baskevich et al., 2004; наши данные, см. табл. 1). Высотные пределы распространения клухорской мышовки от 1550 до 2800 м над ур. м. Так, на правом берегу р. Кизгич на территории Архызского участка Тебердинского заповедника мы отлавливали зверьков этого вида на высоте 1550 м над ур. м. в средней части лесного пояса на разнотравно-злаковом лугу с преобладанием ежи сборной, борщевика, бутеня кавказского и обилием антропогенной растительности (крапива, щавель конский) (Sokolov et al., 1987; наши данные). В бассейне р. Теберда на Алибекской поляне мышовок отлавливали на высокоотравной опушке смешанного высокоствольного леса на высоте 1700 м над ур. м. (Zimina, Yasny, 1977; наши данные), в верховьях р. Аксаут в березовом криволесье на высоте 1850 м над ур. м. (Sokolov et al., 1987), в верховьях рек Северный Клухор (*terra typica* вида), Уллухурзух, и Махар – в субальпийском поясе гор на высотах 2100 – 2200 м над ур. м. (Sokolov et al., 1987). В Приэльбрусье в долине Азау этих зверьков добывали на высоте 2200 м в субальпийском поясе на высоте 2200 м среди березового криволесья на выпасном лугу с элементами альпийского высокоотравья (ЗМ МГУ, коллектор М. Н. Попов; наши данные) и на высоте 2300 м на крупновалунном выносе, покрытом единичными можжевельниками со злаково-разнотравным травяным покровом (проективное покрытие 95%) (Zimina, Yasny, 1977), а в урочище Адыл-Су мышовок добывали на субальпийском лугу на высоте 2300 и 2200 м над ур. м. (Dzuev, 1988; наши данные). Единственный экземпляр клухорской мышовки (верховья р. Северный Клухор вблизи Клухорского перевала, высота 2600 м над ур. м.) был добыт нами на альпийском лугу у нижней границы субнивальной зоны. Пределы распространения двух других представителей группы в высотном плане сокращены – известны только высокогорные находки. Так, *S. kazbegica* обитает на высотах от 1850 до 2200 м над ур. м., встречаясь в субальпийском поясе над верхней границей леса до, предположительно, нижней части нивального поясов (Sokolov et al., 1987; Shenbrot et al., 1995). Оптимум ареала – разнотравные луга в субальпийском поясе. Так, в *terra typica* (верховья Терека, ущелье Суатиси, 14 км к северо-западу от пос. Коби в Казбегском районе Грузии) мы добывали мышовок на разнотравном склоне в субальпийском поясе на высоте 2200 м над ур. м. (см. табл. 1, Sokolov et al., 1986). Вблизи Коби зверьков отлавливали на высоте около 2000 м над ур. м. в березовом криволесье с примесью ивы, подлеском из рододендрона кавказского, высоким злаково-разнотравным травяным покровом и кустиками обильно плодоносящей черники и брусники (Zimina, Yasny, 1977). В долине р. Цейдон в Цейском ущелье на территории Северо-Осетинского заповедника казбегских мышовок мы добывали на высоте 1850 м над

ур. м. в конусе выноса лавины на участках с высокотравным покровом и соснами (см. табл. 1). *S. armenica* обитает в высокогорных биотопах с высоким и густым разнотравьем. В верховьях р. Мармарик зверьки были отловлены нами на высокотравном склоне над верхней границей леса в субальпийском поясе на высоте 2200 м над ур. м. (Sokolov, Baskevich, 1988). В аналогичном биотопе была обнаружена находка вида на Севанском перевале (Rusin et al., 2018).

Численность. Сведения по численности видов-двойников *Sicista* группы *caucasica*, по материалам собранным нами в ходе маршрутных экспедиций в ряде пунктов (см. табл. 1) гор Кавказа, представлены в табл. 2.

Таблица 2. Показатели численности видов-двойников *Sicista* группы *caucasica*: анализ собственных сборов, полученных в ходе маршрутных экспедиций по Кавказу за период с 1979 по 1990 г. и в 2010 г.

Table 2. Abundance indicators of the *Sicista* sibling species of the *caucasica* group: analysis of our own collections obtained during our route expeditions in the Caucasus for the period from 1979 to 1990 and in 2010

Пункт отлова / Trapping point	Даты отлова / Trapping dates	Общее число мелких млекопитающих в отлове (кол-во конусо- сут.) / Total number of small mam- mals captured (number of cone-days)	Из них число особей <i>Sicista</i> / Of which the number of <i>Sicista</i> individuals	Доля <i>Sicista</i> в отлове, % = показа- тель обилия / Proportion of <i>Sicista</i> captured, % = Abundance index	Численность вида <i>Sicista</i> , (особ. / 100 конусо-сут.) / Numbers of <i>Sicista</i> species, (individuals / 100 cone-days)	Положение представителя <i>Sicista</i> в конкретном отлове / Position of the <i>Sicista</i> representative in a particular capture
1	2	3	4	5	6	7
<i>S. caucasica</i>						
Верхний Архыз / Verkhny Arkhyz	22.06 – 3.07.1979	68 (720)	13	19	1.8	3-е место в отлове после предста- вителей рода <i>Sorex</i> (<i>n</i> = 28) и под- рода <i>Terricola</i> (<i>n</i> = 23) / 3rd place in captures after representatives of the genus <i>Sorex</i> (<i>n</i> = 28) and subgenus <i>Terricola</i> (<i>n</i> = 23)
	2.08 – 4.08.1980	26 (90)	3	11.5	3.3	2-е место в отлове после предста- вителей подрода <i>Terricola</i> (<i>n</i> = 20) / 2nd place in capture after representa- tives of the subgenus <i>Terricola</i> (<i>n</i> = 20)
	2.07 – 6.07.1981	12 (150)	5	41	3.3	Доминант / Dominant
	16.06 – 19.06.1987	14 (120)	8	57	6.7	Доминант / Dominant
	29.06 – 30.06.1989	21 (60)	4	19	6.7	3-е место в отлове после предста- вителей <i>Sylvaemus</i> sp. (<i>n</i> = 7) и <i>Sorex</i> (<i>n</i> = 5) / 3rd place in captures after representatives of <i>Sylvaemus</i> sp. (<i>n</i> = 7) and <i>Sorex</i> (<i>n</i> = 5)
	1.07 – 4.07.1990	21 (120)	5	23.8	4.2	Субдоминант с <i>Sorex</i> и <i>Sylvaemus</i> (<i>n</i> = 7) / Subdominant with <i>Sorex</i> and <i>Sylvaemus</i> (<i>n</i> = 7)

Продолжение табл. 2
Table 2. Continuation

1	2	3	4	5	6	7
<i>S. kluchorica</i>						
Кизгич / Kizgich	3.07 – 4.07.1981	12 (80)	5	41.7	6.2	Доминант / Dominant
	21.06 – 22.06.1987	9 (60)	3	33.3	5.0	–
Северный Клухор / North Klukhor	10.07 – 15.07.1979	39 (240)	15	38.5	6.25	Доминант / Dominant
	20.07 – 25.07.1980	18 (180)	7	38.8	3.9	2-е место в отлове после представителей <i>Terricola</i> sp. (<i>n</i> = 9) / 2nd place in capture after representatives of <i>Terricola</i> sp. (<i>n</i> = 9)
	7.07 – 9.07.1981	9 (90)	6	66	6.6	Доминант / Dominant
Махар / Mahar	1.07 – 4.07.1985	15 (80)	3	20	3.75	3-е место в отлове после представителей <i>Terricola</i> (<i>n</i> = 5) и <i>Sorex</i> (<i>n</i> = 4) / 3rd place in trapping after <i>Terricola</i> (<i>n</i> = 5) and <i>Sorex</i> (<i>n</i> = 4) representatives
Аксаут / Aksauth	27.07 – 31.07.1980	28 (100)	2	7.1	2.0	3-е место в отлове после представителей <i>Terricola</i> (<i>n</i> = 13) и <i>Sorex</i> (<i>n</i> = 10) / 3rd place in trapping after <i>Terricola</i> (<i>n</i> = 13) and <i>Sorex</i> (<i>n</i> = 10) representatives
Алибек / Alibek	05.08.1980	18 (60)	1	5.6	1.7	3-е место в отлове после представителей <i>Terricola</i> (<i>n</i> = 7) и <i>Sorex</i> (<i>n</i> = 7) / 3rd place in trapping after <i>Terricola</i> (<i>n</i> = 7) and <i>Sorex</i> (<i>n</i> = 7) representatives
Уллу-Хурзук / Ullu-Khurzuk	5.07 – 8.07.1985	20 (120)	7	39	5.6	Доминант / Dominant
Узункол / Uzunkol	10.07 – 12.07.1985	30 (90)	1	3.3	1.1	3-е место в отлове после представителей <i>Sorex</i> (<i>n</i> = 13) и <i>Terricola</i> (<i>n</i> = 9) / 3rd place in trapping after <i>Sorex</i> (<i>n</i> = 13) and <i>Terricola</i> (<i>n</i> = 9) representatives
Азау / Azau	26.06 – 28.06.1987	4 (60)	2	50	3.3	–
	21.07 – 22.07.1990	9 (60)	2	22	3.3	2-е место в отлове после <i>Terricola</i> (<i>n</i> = 5) / 2nd in capture after <i>Terricola</i> (<i>n</i> = 5)
Адыл-Су / Adyl-Su	6.07 – 9.07.2010	37 (120)	5	13.5	4.2	3-е место в отлове после представителей <i>Terricola</i> (<i>n</i> = 22) и <i>Sorex</i> sp. (<i>n</i> = 10) / 3rd place in captures after representatives of <i>Terricola</i> (<i>n</i> = 22) and <i>Sorex</i> sp. (<i>n</i> = 10)
<i>S. kazbegica</i>						
Суатиси / Suatisi	2.07 – 4.07.1984	6 (90)	4	67	4.4	Доминант / Dominant
	12.07 – 16.07.1990	11 (100)	2	18	2.0	Содоминант с представителями <i>Terricola</i> (<i>n</i> = 2), <i>Sylvaemus</i> (<i>n</i> = 2), <i>Sorex</i> (<i>n</i> = 2) / Codominant with <i>Terricola</i> (<i>n</i> = 2), <i>Sylvaemus</i> (<i>n</i> = 2), <i>Sorex</i> (<i>n</i> = 2)
Цейдон / Tseydon	25.05 – 28.05.1988	12 (80)	1	8.3	1.25	3-е место в отлове после <i>Sylvaemus</i> (<i>n</i> = 8) и <i>Terricola</i> (<i>n</i> = 2) / 3rd in capture after <i>Sylvaemus</i> (<i>n</i> = 8) and <i>Terricola</i> (<i>n</i> = 2)

Окончание табл. 2
 Table 2. Continuation

1	2	3	4	5	6	7
Цейдон / Tseydon	20.06 – 25.06.1989	35 (180)	11	31.4	6.1	2-е место после представителей <i>Sylvaemus</i> / 2nd place after the representatives of <i>Sylvaemus</i>
	17.07 – 20.07.1990	30 (120)	4	13.3	3.3	4-е место в отлове после <i>Microtus (Terricola) daghestanicus</i> ($n = 15$), <i>Sorex</i> sp. ($n = 6$) и <i>Sylvaemus</i> sp. ($n = 5$) / 4th in catch after <i>Microtus (Terricola) daghestanicus</i> ($n = 15$), <i>Sorex</i> sp. ($n = 6$) and <i>Sylvaemus</i> sp. ($n = 5$)
Сказдон / Scazdon	12.07 – 13.07.2010	5 (40)	2	40	5.0	2-е место в отлове после <i>Terricola</i> ($n = 3$) / 2nd in capture after <i>Terricola</i> ($n = 3$)
<i>S. armenica</i>						
Анкаван / Ankavan	20.06 – 30.06.1980	31 (400)	0	–	–	–
	27.06 – 6.07.1986	83 (540)	3	3.6	0.6	4-е место в отлове после представителей <i>Terricola</i> sp. ($n = 47$), <i>Sylvaemus</i> sp. ($n = 19$) и <i>Sorex</i> sp. ($n = 9$) / 4th place in the catch after representatives of <i>Terricola</i> sp. ($n = 47$), <i>Sylvaemus</i> sp. ($n = 19$) and <i>Sorex</i> sp. ($n = 9$)

Так, по нашим наблюдениям, на высокотравных лугах по берегу реки и на разнотравных полянах в лесу паркового типа на территории Архызского заказника (см. табл. 1) в конце июня – начале июля 1979 г. за 12 ловчих ночей нами было добыто 13 экз. кавказских мышовок, а в 1981 г. при отлове в начале июля ($n = 5$) и в 1987 г. при сборах во второй половине июня ($n = 8$) *S. caucasica* доминировала среди добытых мелких млекопитающих (см. табл. 2). Дополнительные отловы *S. caucasica* в этом же охраняемом пункте в последней декаде 1989 и первой декаде 1990 г. также показали относительно высокую численность вида, правда, при переходе доминирования к другим таксонам. Отлов вида в этом же пункте в начале августа 1980 г. показал снижение численности (см. табл. 2), что может быть связано с затуханием гона. Наиболее полная информация по численности *S. caucasica* представлена в исследовании В. Г. Топилиной (Топилина, 1982, 1987), проводившей учеты мелких млекопитающих в долине р. Уруштен на склоне горы Джуга на территории Кавказского заповедника в июне – июле 1980 г. В этом исследовании было установлено, что численность кавказской мышовки в сообществе мелких млекопитающих субальпийского высокотравья и лесного высокотравья в этот период времени занимала второе место после кустарниковых полевоек и составляла соответственно 25.5 и 12.5% от общей доли отловленных давилками и цилиндрами зверьков. В результате 6-летних (1980 – 1985 гг.) стационарных наблюдений там же (всего было отработано 1335 цилиндро-суток, отловлено 89 зверьков), показано, что в оптимальном биотопе, – субальпийском высокотравье, особи *S. caucasica* ловились в течение всего теплого периода года: с мая по август, а обилие кавказской мышовки в этом оптимальном биотопе достигало 24 зверьков, колеблясь с мая по август от 0.8 до 24 зверьков на 100 ловушко-суток. В остальных биотопах *S. caucasica* – более редкий вид. В частности, на полянах лесного высокотравья и в

пихтовом лесу В. Г. Топилина (Topilina, 1987) отлавливала мышовок лишь в середине июня. Обилие их составляло в этот период 6.7 зверька на 100 цилиндродней. На субальпийском лугу и на поляне среди «парковых» хвойно-лиственных лесов по учетам во 2-й половине августа обилие мышовок в долине р. Уруштен на территории Кавказского заповедника составляло 3.6 и 1.0 зверька соответственно (Topilina, 1987). По нашим данным, численность *S. kluchorica* на охраняемой территории Тебердинского Национального парка (а подавляющее большинство находок вида приурочено к охранным зонам – см. табл. 1) в terra typica вида в субальпийском редколесье на высоте 2100 м над ур. м во 2-й декаде июля 1979 г. в период гона была довольно высока. Так, за 7 ловчих ночей с 11 по 18 июля 1979 г. удалось отловить с помощью конусов, установленных в ловчие линии, 15 экземпляров *S. kluchorica*, что составило 38.5% от общего количества мелких млекопитающих, добытых с помощью ловчих линий там же и тогда же. В этот короткий промежуток времени клухорская мышовка доминировала в сообществе мелких млекопитающих, превышая число пойманных там же и тогда же кустарниковых полевых и представителей *Sorex* (численность мышовок в субальпийском редколесье окрестностей Северного Приюта во второй декаде июля 1979 г. составила 6.25 зверька на 100 конусо-суток). Аналогичная ситуация доминирования клухорской мышовки в отлове была отмечена для сборов первой декады июля 1981 г.: за три ловчих ночи было добыто 6 особей клухорской мышовки, что составило 66% от всех добытых зверьков при доминировании *S. kluchorica*. В конце 2-й – начале 3-й декады июля 1980 г. за 6 ловчих ночей там же нами было отловлено 7 экз. *S. kluchorica*, что составило 38% от общего числа всех добытых с помощью ловчих линий зверьков, но доминировали на этот период времени в сообществе мелких млекопитающих кустарниковые полевки, а мышовки занимали второе место в уловах (см. табл. 2). Доминирование клухорской мышовки наблюдалось при отловах в первой декаде июля 1981 г. (правобережье р. Кизгич) и 1985 г. (верховье р. Уллхурзук), тогда как в ряде пунктов и в различные годы к концу июля – началу августа численность вида в отловах (1980 г. – Аксаут; 1980 г. – Алибек; 1990 г. – Азау) демонстрировала снижение, что, по-видимому, связано с приближением окончания периода гона (см. табл. 2). Что касается численности *S. kazbegica*, то она демонстрирует несколько сниженные показатели по сравнению с таковой двух предшествующих видов. Так, в долине р. Цейдон в Цейском ущелье Северо-Осетинского заповедника в верхней части лесного пояса за 4 ночи с 20 по 23 июня 1989 г. нам удалось добыть 11 экз. казбегской мышовки, что составило 27.5% от всех добытых канавками и живоловками в этом пункте и биотопе мелких млекопитающих (в этот короткий период времени казбегские мышовки занимали второе по численности место после лесных мышей рода *Sylvaeus*). В предшествующий год там же за 5 ночей с 24 мая по 28 мая 1988 г. нами был добыт только 1 экз. казбегской мышовки, а 4 экземпляра этого вида, добытые там же в конце второй декады июля 1990 г. уже составляли незначительную долю в общих уловах мелких млекопитающих (14.3%), занимая последнее место в сообществе мелких млекопитающих после кустарниковых полевых, мышей рода *Sylvaeus* и представителей рода *Sorex* (см. табл. 2). К югу области распространения группы численность ее представителя

резко уменьшается. *S. armenica*, обитатель высокогорий северо-запада Армении – очень редкий зверек. В 1980 г. за 10-дневный срок в конце июня (было отработано 400 конусо-суток) нам не удалось добыть ни одного экземпляра этого вида. В 1986 г. за 10 ночей с 27 июня по 6 июля (отработано 90 канавко-суток = 540 конусо-суток) были отловлены 3 особи. Таким образом, численность армянской мышовки в исследованных нами местообитаниях и временных интервалах колебалась от ее полного отсутствия в сборах до весьма незначительной величины: 0.6 зверьков на 100 конусо-суток. Доля *S. armenica* составила лишь 3.6% от общего числа добытых в данном пункте и биотопе зверьков. Доминировали же в отловах кустарниковые полевки, подрод *Terricola* (*Microtus majori* и *M. daghestanicus*), на долю которых пришлось 57.1% всех добытых зверьков.

Стратегии размножения. По результатам 6-летних отловов в окрестностях пос. Верхний Архыз (табл. 3), где зарегистрирована *S. caucasica*, показано, что пик размножения у *S. caucasica* в окрестностях этого пункта приходится на конец июня – первую половину июля. В эти временные отрезки в отловах были отмечены беременные ($n = 2$) или только что родившие ($n = 4$) самки, а самцы характеризовались наибольшими за сезон размерами семенников ($T = 5.8 \times 4.1$). К началу августа размножение в популяции затухает: размеры testes уменьшаются, и в популяции присутствуют только яловые или со следами размножения самки. Результаты параметров размножения и сроков начала гона у мышовок, добытых в этом пункте в разные годы практически не отличались (см. табл. 3). Интересно сравнить данные за один и тот же год по показателям размножения в популяции *S. caucasica* из окрестностей пос. Верхний Архыз (бассейн р. Большой Зеленчук) с таковыми у другого вида-двойника группы, *S. kluchorica* из близко расположенного и биотопически сходного (см. табл. 1) участка (правобережье р. Кизгич, приток р. Большой Зеленчук, Архызский участок Тебердинского заповедника).

Таблица 3. Количественные и качественные параметры особенностей размножения видов-двойников *Sicista* группы *caucasica*: анализ собственных сборов, полученных в ходе маршрутных экспедиций по Кавказу за период с 1979 по 1990 г. и в 2010 г.

Table 3. Quantitative and qualitative parameters of the breeding features of *Sicista* sibling species from the *caucasica* group: analysis of our own collections obtained during our route expeditions in the Caucasus for the period from 1979 to 1990 and in 2010

Пункт отлова / Trapping point	Даты отлова / Trapping dates	Количество мышовок / Number of birch mice			Testes*	Состояние половой системы самки / The state of the female sexual system
		Всего / Total	Самцы / Males	Самки / Females		
1	2	3	4	5	6	7
<i>S. caucasica</i>						
Верхний Архыз / Verkhny Arkhyz	22.06 – 3.07.1979	13	10	3	4.4(5.5)×2.8(3.8) 4.9×3.2	Одна ♀ родила 30.06, две другие ♀♀ – 2.07; у всех трех в помете по 4 детеныша / One ♀ gave birth on 06/30., the other two ♀♀ did on 07/2; each had 4 cubs in her litter
	2.08 – 4.08.1980	3	1	2	4.7×3.9	У ♀ от 2.08 – 2+3 т.п.; ♀ от 4.08 – яловая / At ♀ of 08/2 – 2+3 dark spots; ♀ of 08/4 – yawl

Окончание табл. 3
Table 3. Continuation

1	2	3	4	5	6	7
Верхний Архыз / Verkhny Arkhyz	4.07 – 11.07.1981	5	4	1	<u>5.2(6.4)×3.5(4.5)</u> 5.8×4.1	♀ родила 11.07, в матке от этой беременности 4 т.п. / ♀ I gave birth on 07/11, I have 4 dark spots in my uterus from this pregnancy
	16.06 – 19.06.1987	7	3	4	<u>5.1(5.8)×3.2(3.8)</u> 5.3×3.4	Две ♀♀ от 16.06 и 17.06 – яловые, ♀ от 18.06 – с 2+2 т.п., ♀ от 19.06 – с 3+2 т.п. / Two ♀♀ of 06/16 and 06/17 are yawl, ♀ of 06/18 with 2+2 dark spots, ♀ of 06/19 with 3+2 dark spots
	29.06 – 30.06.1989	4	2	2	<u>4.7(5.2)×3.6(3.8)</u> 4.9×3.7	♀ от 29.06 беременная, с Э (2+2) Ø = 13.8×9.8 мм; ♀ от 30.06 – яловая / ♀ from 06/29 pregnant, with embryos (2+2), Ø = 13.8×9.8 mm; ♀ from 06/30 – jowl
	1.07 – 3.07.1990	5	3	2	<u>4.1(5.4)×3.2(3.8)</u> 4.7×3.4	У ♀ от 02.07 – Э (2+3), Ø = 2.4 мм; ♀ от 03.07 – яловая / At ♀ of 07/2 – embryos (2+3), Ø = 2.4 mm; ♀ of 07/3 – yawl
<i>S. kluchorica</i>						
Кизгич / Kizgich	3.07 – 4.07.1981	5	5	0	<u>4.7(5.2)×3.4(3.9)</u> 4.9×3.6	–
	21.06 – 22.06.1987	3	2	1	<u>5.0(5.3)×3.4(4.0)</u> 5.15×3.7	♀ от 22.06 – яловая / ♀ of 06/22 – yawl
Северный Клухор / North Klukhor	10.07 – 15.07.1979	15	12	3	<u>4.0(6.1)×2.4(3.9)</u> 4.6×3.1	У ♀ от 11.07 – 2+2 т.п.; другая ♀ от 11.07 и ♀ от 12.07 – яловые / The ♀ of 07/11 has 2+2 dark spots; the other ♀ of 07/11 and ♀ of 07/12 have yawl spots
	20.07 – 25.07.1980	4	2	2	<u>3.5(3.8)×2.7(2.8)</u> 3.65×2.75	♀ от 25.07 яловая; ♀ от 25.07 – с 2+2 т.п. / ♀ of 07/25 yawl; ♀ of 07/25 – with 2+2 dark spots
	7.07 – 9.07.1981	6	5	1	<u>5.3(6.6)×3.6(4.0)</u> 6.0×3.9	♀ от 9.07 – яловая / ♀ of 07/9 – yawl
	1.07 – 4.07.1985	3	0	3	–	♀ от 01.07 беременная с Э (2+5), Ø = 7.8×6.0 мм; ♀ от 01.07 и ♀ от 04.07 – яловые / ♀ of 07/1 pregnant with embryos (2+5), Ø = 7.8×6.0 mm; ♀ of 07/1 and ♀ of 07/4 – yawl
Аксаут / Aksauth	27.07 – 31.07.1980	2	1	1	3.9×2.9	У ♀ от 28.07 – 2+3 т.п. / The ♀ of 07/28 – 2+3 dark spots
Алибек / Alibek	0.08.1980	1	1	0	4.3×3.0	–
Уллу-Хурзук / Ullu-Khurzuk	5.07 – 8.07.1985	7	6	1	<u>4.3(5.6)×3.3(4.0)</u> 5.1×3.5	♀ от 6.07 родила недавно (кормящая), у нее 3+4 т.п. / ♀ of 07/6 gave birth recently (nursing), she has 3+4 dark spots
Узункол / Uzunkol	12.07.1985	1	1	0	5.2×3.5	–
Азау / Azau	26.06 – 28.06.1987	2	1	1	5.5×3.3	У ♀ от 27.06 – пробка оплодотворения и 2+2 т.п. (от 1986 г.) / The ♀ of 06/27 has a fertilization plug and 2+2 dark spots (from 1986)
	21.07 – 22.07.1990	2	2	0	<u>3.8(4.0)×2.8(3.0)</u> 3.9×2.9	–
Адыл-Су / Adyl-Su	6.07 – 9.07.2010	5	2	3	<u>4.5(5.6)×3.0(4.0)</u> 5.0×3.5	У ♀♀ от 7.07 и 8.07 по 2+3 т.п.; у ♀ от 9.07 – 3+1 т.п. / The ♀♀ of 07/7 and 07/8 have 2+3 dark spots each; the ♀ of 07/9 has 3+1 dark spots

Окончание табл. 3
Table 3. Continuation

1	2	3	4	5	6	7
<i>S. kazbegica</i>						
Суятиси / Suatisi	2.07 – 4.07.1984	4	1	3	7.0×5.4	♀ от 3.07 и две ♀♀ от 4.07 – яловые / ♀ dated 07/3 and two ♀♀ dated 07/4 – yawl
	12.07 – 16.07.1990	2	2	0	$\frac{4.5(5.0) \times 3.2(3.5)}{4.8 \times 3.4}$	–
Цейдон / Tseydon	25.05 – 28.05.1988	1	1	0	5.2×3.6	–
	20.06 – 25.06.1989	11	10	1	$\frac{4.0(6.2) \times 3.5(4.5)}{5.2 \times 3.8}$	У ♀ от 21.06 – матка слегка утолщенная (толщина 1.4 мм) / At ♀ of 06/21 – uterus slightly thickened (thickness 1.4 mm)
	17.07 – 20.07.1990	4	4	0	$\frac{4.0(5.0) \times 2.8(3.8)}{4.6 \times 3.2}$	–
Сказдон / Scazdon	12.07 – 13.07.2010	2	1	1	5.0×3.0	♀ от 12.07 беременная, с Э (3+3), Ø = 3 мм / ♀ of 07/12 pregnant, with embryos (3+3), diameter Ø = 3 mm
<i>S. armenica</i>						
Армения, Анкаван / Armenia, Ankavan	27.06 – 6.07.1986	3	3	0	$\frac{4.3(5.4) \times 3.1(3.6)}{4.9 \times 3.4}$	–

Примечание. В числителе – длина × ширина семенников и их lim, мм; в знаменателе – среднее значение.

Note In the numerator, length × width of testes and their lim, mm; in the denominator, the mean value.

Анализ сведений, представленных в табл. 3, такую возможность предоставляет. В частности, проводившиеся в 1981 г. практически одновременные (начало июля 1981 г.) отловы на этих двух соседствующих и биотопически сходных участках указывают на наличие некоторых межвидовых отличий в параметрах их размножения. Так, среди пяти добытых в окрестностях Верхнего Архыза особей *S. caucasica* была обнаружена одна беременная самка, родившая 11.07.1981 г., и четыре самца с относительно крупными testes ($T = 5.8 \times 4.1$), тогда как выборка 1981 г. ($n = 5$) из популяции *S. kluchorica* с соседнего участка (правобережье р. Кизгич, Архызский участок Тебердинского национального парка) была представлена исключительно самцами с более мелкими семенниками ($T = 4.9 \times 3.6$). Исходя из сравнительных данных по стратегии размножения у этих двух видов-двойников *Sicista* группы *caucasica*, очевидно, что в климатических условиях 1981 г. в бассейне р. Большой Зеленчук гон у *S. kluchorica* начинался позднее, чем у *S. caucasica*. Можно высказать предположение о том, что подобная ситуация характерна и для других популяций двух сравниваемых видов. С этой гипотезой согласуется находка беременной самки *S. kluchorica*, добытой в окрестностях ст. Азау 20.07.1979 г. (ЗМ МГУ, коллектор Т. Ливеровская). Однако собранные в различные годы данные по особенностям размножения у *S. kluchorica* из ряда высокогорных популяций вида (Махар, 1.07.1985 г.; Уллухурзук, 6.07.1985 г., Азау, 27.06.1987 г.: в выборках из этих пунктов были отмечены беременные, кормящие или с пробкой оплодотворения самки), а также наличие темных пятен в матках

самок клухорской мышовки, добытых в конце июля (Аксаут, 28.07.1980 г.) и начале августа (Северный Клухор, 05.08.1980 г.), противоречат предположению о более позднем начале гона у *S. kluchorica* по сравнению с таковым у *S. caucasica*, указывая на то, что пик размножения вида приходится на конец июня – первую декаду июля (см. табл. 3). И напротив, наличие темных пятен в матках самок *S. kluchorica*, добытых в начале июля 1979 г. в верховьях р. Северный Клухор и в первой декаде июля 2010 г. в ущелье Адыл-Су (см. табл. 3) (если это следы беременности данного года), может свидетельствовать даже о более раннем начале гона у данного вида по сравнению с таковым у *S. caucasica*. Поэтому вывод о межвидовых отличиях в стратегии размножения у сравниваемых видов-двойников группы из западной части Большого Кавказа требует дополнительной верификации. При этом следует упомянуть о данных, согласно которым сроки начала гона у одноцветных мышовок Кавказа зависят не только от видовой принадлежности, но и от высоты местности над ур. м. Так, например, В. Г. Топилина (Topilina, 1987) выявила такие отличия, составляющие порядка двух недель, для популяций *S. caucasica* с территории Кавказского заповедника, обитающих на разных высотах стационара в долине р. Уруштен.

Сведения об особенностях размножения у *S. kazbegica* немногочисленны и могут свидетельствовать о более позднем начале гона в исследованных популяциях вида (см. табл. 3). Так, у *S. kazbegica* из верховий р. Цейдон в Цейском ущелье на территории Северной Осетии в отловах конца мая 1988 г. единственный добытый самец еще не был готов к размножению, а в отлове конца июня 1989 г. преобладали готовые к размножению самцы ($n = 10$), а самка ($n = 1$) была яловой, что указывает на конец июня только как на начало периода размножения в популяции этого года. Добыча в верховьях р. Сказдон Цейского ущелья 12.07.2010 г. самки казбегской мышовки на начальной стадии беременности и наличие в отлове начала июля 1984 г. из ущелья Суатиси только яловых самок (см. табл. 3) также указывает на более поздний период начала гона у данного вида по сравнению с таковым у видов-двойников из западной части Большого Кавказа. Информация об особенностях размножения у *S. armenica* ограничена фрагментарными данными по сборам в terra typica вида в верховьях р. Мармарик в окрестностях с. Анкаван Армении, где в 10-дневный срок с конца июня – начала июля 1986 г. удалось добыть трех готовых к размножению самцов с размерами семенников в среднем $T = 4.9 \times 3.4$. Самки в отлове отсутствовали (см. табл. 3). Возможно, этот факт указывает на достаточно поздний срок (конец июня – начало июля) подступа к началу размножения у вида.

Сведения о размере помета у видов-двойников *Sicista* группы *caucasica* видоспецифичны. Для *S. caucasica* средний размер выводка равен 4, 6 особей в помете (подсчитано по числу эмбрионов, темных пятен и рожденных в неволе детенышей у 12 самок) (см. табл. 3; Topilina, 1987), у *S. kluchorica* этот показатель в среднем составляет 5 детенышей на помет (подсчитано по 10 самкам) (см. табл. 3, ЗМ МГУ), у *S. kazbegica* величина выводка равна 6 (подсчитано по числу эмбрионов у единственной самки). Для *S. armenica* информация отсутствует.

Пищевые специализации изучены только у двух представителей *Sicista* группы *caucasica*: *S. kazbegica* и *S. kluchorica* (табл. 4). Вскрытие желудков у изъ-

ятых из природы двух экземпляров *S. kazbegica* из ущелья Сказдон показало, что у одной – в желудке доминировал семенной, а у второй – зеленый корм, тогда как остатки насекомых, если присутствовали, то только в следовых количествах.

Таблица 4. Анализ содержимого желудков в изъятых из природы выборках *Sicista kluchorica* (добытой за период с 07 по 09 июля 2010 г. в субальпийском поясе ущелья Адыл-Су, Эльбрусский район Кабардино-Балкарии, $h = 2200$ м) и *S. kazbegica* (отловленной 12-13.07.2010 г. в субальпийском высокоотравье ущелья Сказдон, Алагирский район Северной Осетии-Алании, $h = 2100$ м)

Table 4. Stomach content analysis in samples of *Sicista kluchorica* (captured during the period from 07 to 09 July, 2010, in the subalpine belt of the Adyl-Su gorge, Elbrus district, Kabardino-Balkaria, $h = 2200$ m) and *S. kazbegica* (captured on 12–13 July, 2010, in the subalpine high grass of the Skazdon gorge, Alagirsky district, North Ossetia-Alania, $h = 2100$ m)

№ / No.	Дата отлова / Capture date	Полевой номер особи / Field number of the individual	Пол / Sex	Возраст / Age	Содержимое желудка / Stomach contents
<i>Sicista kluchorica</i>					
1	07.07.2010	10-39	Самка / Female	Ad	Белая масса (остатки семян) – 1/3, хитин (остатки насекомых) – 2/3 / White mass (seed residue) – 1/3, chitin (insect residues) – 2/3
2	07.07.2010	10-40	Самец / Male	Ad	Белая масса – 80%, хитин – 20% / White mass – 80%, chitin – 20%
3	08.07.2010	10-65	Самка / Female	Ad	Темно-зеленая масса с повсеместным включением хитина – 1/3, белая масса (остатки семян) – 2/3 / Dark green mass with widespread chitin inclusion – 1/3, white mass (seed remnants) – 2/3
4	09.07.2010	10-67	Самец / Male	Ad	Основу содержимого желудка особи составляли остатки семян – 1/2 и насекомых (хитин) – 1/2 / The basis of the stomach contents of the individual was seed residues – 1/2 and insect (chitin) – 1/2
<i>Sicista kazbegica</i>					
5	12.07.2010	10-82	Самка / Female	Ad	Темно-зеленая масса с незначительной примесью белой и очень редкими вкраплениями хитина / Dark green mass with a slight admixture of white and very rare flecks of chitin
6	13.07.2010	10-89	Самец / Male	Ad	Сплошная белая масса с очень редкими вкраплениями хитина / Solid white mass with very sparse inclusions of chitin

Полученный результат по пищевым специализациям у казбегской мышовки лишь отчасти коррелирует с косвенными литературными данными (Baskevich et al., 2004), полученными при сравнительном анализе краниометрических показателей 66 черепов одноцветных мышовок Кавказа, у каждого из которых брали по 25 абсолютных промеров черепа и изучали имеющие отношение к характеру питания черепные признаки (индексы) (Vorontsov, 1982). Так, согласно литературным данным (Baskevich et al., 2004), казбегская мышовка имеет минимальную длину lm^1 относительно lm^{1-3} , а также минимальную длину носовых костей относительно Cbl, но

максимально широкий 1-й коренной зуб (bm^1 / lm^1), что может свидетельствовать о максимальной доле в питании вида семян (Vorontsov, 1982). По крайней мере, результат по пищевым предпочтениям одной из двух изученных нами особей вида согласуется с данными сравнительной краниологии (Baskevich et al., 2004), хотя в желудке второго исследованного экземпляра казбегской мышовки из верховий р. Сказдон доминировал зеленый корм, что может свидетельствовать о смешанном характере питания у *S. kazbegica* при почти полном игнорировании животных кормов (см. табл. 4). Напомним, что ранее в сравнительных краниометрических исследованиях использовалась выборка черепов казбегской мышовки из ущ. Суати-си, удаленного от пункта отлова в верховьях р. Сказдон, а также из относительно близко расположенного пункта в верховьях р. Цейдон Цейского ущ., где мышовок добывали на конусе выноса лавины на высоте 1850 м над ур.м. в редколесье с субальпийским высокотравьем (Baskevich et al., 2004). Исследованные нами особи казбегской мышовки были добыты на соседнем участке Цейского ущелья в верховьях р. Сказдон, где зверьки обитали на субальпийском лугу на высоте 2200 м над ур.м. Возможно, с этим обстоятельством (различия в биотопической приуроченности) связаны некоторые противоречия в оценке пищевых специализаций у *S. kazbegica* при использовании разных методов, хотя полученный нами результат может быть следствием малого объема изученной из верховий р. Сказдон выборки. Для изъятых из природы четырех экземпляров *S. kluchorica*, добытых в ущелье Адыл-Су, т.е. особей из восточной части ареала вида, показано, что в их питании преобладают семена и насекомые, а доля зеленых кормов в их рационе мала (см. табл. 4). Этот результат противоречит нашим предшествующим данным, основанным на краниометрических сопоставлениях, в основе которых лежало сравнение индексов, имеющих отношение к характеру питания грызунов (Baskevich et al., 2004). Так, по трем зубным индексам Lm^{1-3} / Cbl , Lna / Cbl , $D1 / Lm^{1-3}$ – предполагалось, что в питании клухорской мышовки большую роль, чем у других одноцветных мышовок Кавказа, играют зеленые части растений (Vorontsov, 1967, 1982). По нашим же данным, в питании *S. kluchorica* из ущелья Адыл-Су преобладают семена и насекомые, а доля зеленых кормов, напротив, в их рационе мала (см. табл. 4). Объяснение наблюдаемому в данном случае противоречию может лежать в таксономической плоскости. Так, в предшествующих краниометрических сопоставлениях использовались преимущественно черепа *S. kluchorica* из западной части ареала вида (Северный Клухор, Кизгич) (Baskevich et al., 2004), а в нашем случае – из восточной части области его распространения (ущелье Адыл-Су). В этой связи следует отметить, что по последним молекулярным данным между западными (долина р. Муху) и восточными (Приэльбрусье) выборками *S. kluchorica* выявлены различия по мт гену *cytb*, составляющие порядка 6% (Rusin et al., 2018), но по хромосомным маркерам для всех исследованных популяций вида ($n = 11$) характерен стабильный 24-хромосомный кариотип (Sokolov et al., 1981, 1987, Baskevich et al., 2004, 2015; наши данные). И хотя таксономическая оценка обнаруженным молекулярным отличиям пока не дана, не исключено, что выявленный ранее молекулярный сплит между западными и восточными популяциями вида нашел отражение в формировании различий и в их пищевых специализациях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщены собственные и литературные данные по географическому распространению видов-двойников *Sicista* группы *caucasica*: *S. caucasica*, *S. kluchorica*, *S. kazbegica*, *S. armenica*. Впервые на основании анализа собственных сборов, добытых в ходе маршрутных экспедиций по Кавказу в период с 1979 по 1990 г. и в 2010 г., сопоставляются экологические особенности (биотопическая приуроченность, численность, стратегия размножения, пищевые специализации) у географически замещающих друг друга видов-двойников *Sicista* группы *caucasica*: *S. caucasica*, *S. kluchorica*, *S. kazbegica*, *S. armenica*. Отмечено, что оптимум ареала для всех видов-двойников группы приурочен к субальпийскому поясу. Однако показано, что географически замещающие виды-двойники группы, обитающие в разных секторах среднегорий и высокогорий Кавказа различаются диапазоном населяемых биотопов и высот: для видов-двойников из западной части Большого Кавказа (*S. caucasica*, *S. kluchorica*) этот спектр относительно широк: от среднегорий (высокотравье в лесах паркового типа и высокотравные поляны в лесу) до приближения к нижней границе субнивального пояса. У казбегской мышовки, обитателя высокогорий Центрального Кавказа, и армянской мышовки с Малого Кавказа высотный и стациональный спектры сужаются – это только высокогорье: редколесье в субальпийском поясе, субальпийские и альпийские луга над верхней границей леса. Численность видов-двойников группы уменьшается в направлении с запада на восток и к югу и зависит от жизненного цикла исследуемой популяции вида, увеличиваясь в период гона. Для видов-двойников из западной части Большого Кавказа (*S. caucasica*, *S. kluchorica*) в ряде случаев в период гона отмечены довольно высокие показатели численности и доминирование в отловах. Гон у видов-двойников из западной части Большого Кавказа (*S. caucasica*, *S. kluchorica*), как правило, начинается не ранее конца мая, а размножение достигает пика к концу июня – началу июля. У *S. kazbegica* и *S. armenica* (по последнему виду недостаточно данных) сроки размножения сдвигаются на более поздний срок по сравнению с двумя предшествующими видами-двойниками. Размер помета у *Sicista* группы *caucasica* видоспецифичен, а для *S. armenica* не установлен. Пищевые специализации исследованы только у двух видов: *S. kluchorica* (ущелье Адыл-Су) и *S. kazbegica* (Сказдон). Выявлены межвидовые отличия в пищевых предпочтениях. Показано, что *S. kluchorica* предпочитает семенной и животный корм, тогда как в рационе *S. kazbegica* обнаружены как семена, так и зелень при почти полном игнорировании животной пищи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Baskevich M. I., Malygin V. M. Chromosomal approaches in the study of patterns of formation of genetic and taxonomic diversity of rodents of the Caucasus on the example of birch mice, *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea) fauna of the Caucasus region. In: Rozhnov V. V., Tembotova F. A., eds. *Mountain Ecosystems and Their Components: Proceedings of the III International Conference*. Moscow, KMK Scientific Press, 2009, pt. 2, pp. 204–210 (in Russian).

Baskevich M. I., Okulova N. M., Potapov S. G., Varshavskii A. A. Diagnostics, distribution and evolution of unstriped birch mice *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea) in the Caucasus. *Zoologicheskii zhurnal*, 2004, vol. 83, iss. 2, pp. 220–233 (in Russian).

Baskevich M. I., Okulova N. M., Potapov S. G., Illarionova N. A., Krysanov E. Yu., Shchipanov N. A., Oparin M. L., Vlasov A. A. On the diagnostics and distribution of sibling species of *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea) on the territory of Russian plain and Caucasus. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 2005, vol. 306, pp. 22–40 (in Russian).

Baskevich M. I., Potapov S. G., Mironova T. A. Caucasian cryptic species of rodents as models for studying the problem of species and speciation. *Zhurnal Obshchei Biologii*, 2015, vol. 75, no. 4, pp. 333–349 (in Russian).

Baskevich M. I., Bogdanov A. S., Khlyap L. A. Taxonomy and phylogeny of sibling-species *Sicista* of the group caucasica and their position in the genus *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea) according to sequencing of the *IRBP* gene fragment of nuclear DNA. *Biology Bulletin*, 2018, vol. 45, iss. 5, pp. 432–437. <https://doi.org/10.1134/S1062359018050047>

Baskevich M. I., Okulova N. M., Potapov S. G., Bogdanov A. S., Khlyap L. A., Sheftel B. I., Oparin M. L., Malygin V. M., Stakheev V. V., Sapelnikov S. F., Mironova T. A., Popova Y. V. Diagnosis and variability of twin species of sibling-species *Sicista* of the groups betulina and caucasica (genus *Sicista*). In: *Mammals of Russia: Faunistics and Zoogeographical Issues*. Moscow, KMK Scientific Press, 2019, pp. 22–25 (in Russian).

Corbet G. B. *The Mammals of the Palearctic Region: A Taxonomic Review*. London, Itahaca, Cornell University Press, 1978. 314 p.

Cserkészt T., Rusin M., Czabán D., Sramkó G. Recent geographic distribution of birch mice (genus *Sicista*) in the western Great Caucasus Mts., with designation of terra typica for *Sicista caucasica* (Sminthidae, Rodentia). *North-Western Journal of Zoology*, 2017, vol. 13, no. 2, pp. 371–375.

Cserkészt T., Fulop A., Almerikova Sh., Kondor T., Levente L., Shramko G. Phylogenetic and morphological analysis of birch mice (genus *Sicista*, family Sminthidae, Rodentia) in the Kazak Gradle with description of a new species. *Journal of Mammalian Evolution*, 2019, vol. 26, iss. 1, pp. 147–161. <https://doi.org/10.1007/s10914-017-9409-6>

Dzuev R. I. Karyological studies of mice (*Sicista*) of the Central Caucasus. In: Ramensky S. E., ed. *Rodents. Theses of Reports of the VII All-Union Meeting*. Sverdlovsk, Ural Branch of the Academy of Sciences of the USSR, 1988, vol. 1, pp. 70–71 (in Russian).

Kuzyakin A. P. To the systematics of rodents of the USSR fauna. In: *Biology, Biogeography and Systematics of Mammals of the USSR*. Moscow, Academy of Sciences of the USSR Publ., 1963, pp. 105–114 (in Russian).

Okulova N. M., Baskevich M. I. Multivariate analysis of graniometric characters in the group of unstriped birch mice of the Caucasus (*Sicista*, Rodentia, Mammalia) as one the approaches to the study of the species diversity in this rodentia group. *Doklady Akademii Nauk*, 2003, vol. 390, no. 2, pp. 283–285 (in Russian).

Rusin M., Lebedev V., Matrosova V., Zemlemerova E., Lopatina N., Bannikova A. Hidden diversity in the Caucasian mountains: An example of birch mice (Rodentia, Sminthidae, *Sicista*). *Hystrix the Italian Journal of Mammalogy*, 2018, vol. 29, iss. 1, pp. 61–66. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00050-2018>

Rusin M. Y., Tikhonov A. V., Pavlova S. V., Kzali M. A., Kilyakova V. S., Nedyalkov N. P., Martynov A. A., Matrosova V. A. Current distribution of birch mice (*Sicista*) in the Caucasus. In: *Mammals of Russia: Faunistics and Zoogeographical Issues*. Moscow, KMK Scientific Press, 2019, pp. 237–239 (in Russian).

Sheftel B. I. Methods for estimating the abundance of small mammals. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2018, vol. 3, iss. 3, pp. 1–21 (in Russian).

Shenbrot G. I., Sokolov V. E., Geptner V. G., Kovalskaya Yu. M. *Dipodidae. Mammals of Russia Andadjacent Regions*. Moscow, Nauka, 1995. 573 p. (in Russian).

Sokolov V. E., Baskevich M. I. A new species of unstriped birch mice (Rodentia, Dipodidae) from the Minor Caucasus. *Zoologicheskii zhurnal*, 1988, vol. 67, iss. 2, pp. 300–304 (in Russian).

Sokolov V. E., Baskevich M. I. A new chromosomal form of unstriped birch mice from North Ossetia (Rodentia, Dipodidae, *Sicista*). *Zoologicheskii zhurnal*, 1992, vol. 71, iss. 8, pp. 94–103 (in Russian).

Sokolov V. E., Koval'skaya Yu. M. The system of the genus *Sicista* and chromosomal forms of Tien Shan birch mice, *S. tianschanica* Salensky, 1903. In: *Abstracts of Papers of the V Congress of the All-Union Theriological Society*. Moscow, USSR Academy of Sciences Publ., 1990, pt. 1, pp. 99–100 (in Russian).

Sokolov V. E., Baskevich M. I., Koval'skaya, Yu. M., Revision of unstriped birch mice of the Caucasus: Sibling species *Sicista caucasica* Vinogradov, 1925 and *S. kluchorica* sp. n. (Rodentia, Dipodidae). *Zoologicheskii zhurnal*, 1981, vol. 60, iss. 9, pp. 1386–1393 (in Russian).

Sokolov V. E., Baskevich M. I., Koval'skaya Yu. M. *Sicista kazbegica* sp. n. (Rodentia, Dipodidae) from the basin of the upper reaches of the Terek river. *Zoologicheskii zhurnal*, 1986, vol. 65, iss. 6, pp. 949–952 (in Russian).

Sokolov V. E., Baskevich M. I., Luk'yanova I. V., Tarasov M. A., Kuryatnikov N. N., Topilina V. G. The distribution of unstriped birch mice (Rodentia, Zapodidae) on the Caucasus. *Zoologicheskii zhurnal*, 1987, vol. 66, no. 11, pp. 1730–1736 (in Russian).

Topilina V. G. Peculiarities of distribution of small mammals of high-mountain areas of the Caucasian Reserve. In: *Ecology of Mountain Mammals (Information Materials)*. Sverdlovsk, Ural Scientific Center of the USSR Academy of Sciences Publ., 1982, pp. 124–125 (in Russian).

Topilina V. G. Ecology of the Caucasian mouser in the western Caucasus. *Ekologiya*, 1987, no. 2, pp. 74–77 (in Russian).

Turov S. S. Versuch einer systematischen Uebersicht der Säugetiere von Osseten. *Bulletin Scientifique de l'Institut de l'Exploration Regional du Caucase du Nord*, 1926, vol. 1, pp. 321–322 (in Russian).

Vinogradov B. S. On the structure of the external genitalia in Dipodidae and Zapodidae (Rodentia) as a classificatory character. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1925, vol. 2, pp. 577 – 584.

Vorontsov N. N. *Evolution of the Digestive System of Rodents (Muridae)*. Novosibirsk, Nauka, 1967. 240 p. (in Russian).

Vorontsov N. N. *Fauna of the USSR. Mammals. Vol. III, iss. 6. Primitive Cricetids (Cricetidae) of the World Fauna. Pt 1. Morphology and Ecology*. Leningrad, Nauka, 1982. 451 p. (in Russian).

Yudin B. S., Galkina L. I., Potapkina A. F. *Mammals of the Altai-Sayan Mountainous Country*. Novosibirsk, Nauka, 1979. 296 p. (in Russian).

Zimina R. P., Yasny E. V. New findings of rare mammals in the Greater Caucasus. In: *Ecology, Methods of Study and Organization of Protection of Mammals of Mountain Regions*. Sverdlovsk, Ural Scientific Center of the USSR Academy of Sciences Publ., 1977, pp. 63–65 (in Russian).

Zoogeography and comparative ecology of sibling species *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea) of the caucasica group

М. И. Баскевич ^{1✉}, Л. А. Хляп ¹, А. С. Богданов ²

¹ A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Pros., Moscow 119071, Russia

² Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences
26 Vavilova St., Moscow 119334, Russia

Received: December 18, 2023 / revised: March 11, 2024 / accepted: March 15, 2024 / published: September 30, 2024

Abstract. The authors' and literary data on the geographical distribution of few *Sicista* sibling species of the caucasica group (*S. caucasica*, *S. kluchorica*, *S. kazbegica*, and *S. armenica*) are summarized. For the first time, based on an analysis of our own collections obtained in the period from 1979 to 1990 and in 2010, environmental features (biotopic correspondence, abundance, reproduction strategy, and food specializations) are compared for several geographically replacing *Sicista* sibling species of the caucasica group (*S. caucasica*, *S. kluchorica*, *S. kazbegica*, and *S. armenica*), inhabiting different sectors of the middle mountains and highlands of the Caucasus, considered in a comparative aspect in connection with the differentiation of the group.

Keywords: Caucasus, unstriped birch mice, cryptic species, distribution, ecology features

Funding. This work was performed within the framework of the state assignment of the A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences (Project no. FFER-2021-0003) and Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences (project no. 0088-2021-0019).

Ethics approval and consent to participate. Animal protocols were approved by the Bioethics Committee of Koltzov Institute of Developmental Biology of the Russian Academy of Sciences (protocol No. 37 dated June 25, 2020).

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

For citation: Baskevich M. I., Khlyap L. A., Bogdanov A. S. Zoogeography and comparative ecology of sibling species *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea) of the caucasica group. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 3, pp. 268–290 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-268-290>

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Mammalian Microevolution, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Marina I. Baskevich: <https://orcid.org/0000-0003-0632-4949>, mbaskevich@mail.ru; Liudmila A. Khlyap: <https://orcid.org/0000-0001-7698-5887>, khlyap@mail.ru; Alexey S. Bogdanov: <https://orcid.org/0000-0002-2106-3989>, bogdalst@yahoo.com.

Оригинальная статья

УДК 581.526.3+574.63

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-291-303>

ОЦЕНКА И СОСТОЯНИЕ МАЛОЙ РЕКИ НА УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ (НА ПРИМЕРЕ р. КУРДЮМ МУНИЦИПАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ «ГОРОД САРАТОВ»)

А. С. Беликов[✉], В. А. Болдырев, О. В. Седова

*Саратовский национальный исследовательский государственный университет
имени Н. Г. Чернышевского*

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

Поступила в редакцию 20.02.2024 г., после доработки 17.05.2024 г., принята 17.05.2024 г., опубликована 30.09.2024 г.

Аннотация. Представлены результаты исследования экологического состояния реки Курдюм в пределах муниципального образования «Город Саратов». В полевые сезоны 2022 – 2023 гг. были изучены гидрохимический режим, гидрофильная флора и растительность водотока. Проведена оценка экологического состояния реки по структурным параметрам макрофитов. Видовой состав водных растений р. Курдюм представлен 41 видом макрофитов, принадлежащим к 32 родам, 23 семействам и трем отделам Charophyta, Polypodiophyta и Magnoliophyta. По количеству видов преобладают семейства Potamogetonaceae, Asteraceae, Poaceae, Typhaceae и Ranunculaceae. Наибольшее количество видов (четыре) содержит род *Potamogeton*, остальные рода представлены одним – двумя видами. Многочисленной экологической группой являются гидрофиты, составляющие 51% от общего числа видов. Выявлены новые местонахождения редких для Саратовской области видов (*Myriophyllum verticillatum* и *Zannichellia palustris*). Растительный покров р. Курдюм характеризуется наибольшим фитоценотическим разнообразием настоящей водной растительности. Обеднение фитоценотического состава гелофитной и гидрофитной растительности объясняется отсутствием благоприятных условий для развития их фитоценозов (на значительном протяжении водоток имеет абразионные берега) или выпатыванием и поеданием пастбищными животными. Исследованная река отличается видовым разнообразием по сравнению с ранее изученными городскими водотоками. В результате сопоставления индексов выявлена обратная связь видового разнообразия и уровня антропогенной нагрузки. С помощью кластерного анализа было выявлено, что структура флоры и растительности от истока до устья реки не однородна и формируется под влиянием совокупности гидролого-химических и антропогенных факторов. Результаты химического анализа воды показали превышение предельно-допустимых концентраций Fe, Zn, Cu, ПАВ, NO₂, NH₃ на всем протяжении реки. Однако экологические показатели, оцениваемые на основе структурных параметров макрофитов, позволяют считать экологическое состояние водотока удовлетворительным. Таким образом, р. Курдюм является умеренно загрязненной с высоким трофическим статусом.

Ключевые слова: экологическое состояние, антропогенная нагрузка, гидрофильная флора, сообщества макрофитов, р. Курдюм

[✉] Для корреспонденции. Кафедра ботаники и экологии Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского.

ORCID и e-mail адреса: Беликов Александр Сергеевич: <https://orcid.org/0000-0002-5359-1065>, a.belik99@mail.ru; Болдырев Владимир Александрович: <https://orcid.org/0000-0003-0322-3755>, boldyrev52@bk.ru; Седова Оксана Владимировна: <https://orcid.org/0000-0001-9866-6094>, sedova_ov@mail.ru.

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

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Беликов А. С., Болдырев В. А., Седова О. В. Оценка и состояние малой реки на урбанизированных территориях (на примере р. Курдюм муниципального образования «Город Саратов») // Поволжский экологический журнал. 2024. № 3. С. 291 – 303. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-291-303>

ВВЕДЕНИЕ

В связи с высокой антропогенной нагрузкой на водоемы и водотоки возросла необходимость изучения экологического состояния водных объектов. На территории муниципального образования «Город Саратов» (МО «г. Саратов») и его окрестностях на состав поверхностных вод влияют как естественные, так и антропогенные факторы. Формирование вод в русле р. Курдюм происходит за счет сбросов коммунально-бытовых стоков и сельскохозяйственных угодий, а также их утечек в местах скопления и транспортировки (Porova, Argunov, 2020).

Высшие водные и прибрежно-водные растения обладают способностью концентрировать определенные химические элементы из окружающей среды (Melzer, Schneider, 2001; Szoszkiewicz et al., 2009; Singh et al., 2016; Scofield et al., 2023). Одними из наиболее распространенных и токсичных загрязнителей пресных водоемов в условиях города являются тяжелые металлы, органические и минеральные вещества.

Цель данного исследования – выявить состав, структуру и закономерности распределения сообществ макрофитов р. Курдюм на урбанизированной территории в пределах муниципального образования МО «г. Саратов». На основе полученных данных оценить экологическое состояние речной экосистемы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Река Курдюм – приток р. Волги, протекающая по территории Татищевского и Гагаринского районов Саратовской области. Исток находится в Гагаринском районе у с. Верхний Курдюм. Устье расположено по правому берегу Волгоградского водохранилища, где в месте впадения реки в Волгу в районе с. Усть-Курдюм образуется крупный Курдюмский залив. Водоток имеет длину 53 км и площадь водосбора 980 км². На значительном протяжении реки на берегах расположены населенные пункты, садовые некоммерческие товарищества (СНТ), также водоток пересекают крупные автомагистрали. По данным Государственного водного реестра России р. Курдюм относится к Нижневолжскому бассейновому округу (State Water Register, 2023).

Изучение флоры и растительности водотока осуществлялось в вегетационные сезоны 2022 – 2023 гг. Исследования проводились на ключевых участках реки от истока до устья (рис. 1).

Растительность изучали на профилях, которые закладывались от уреза воды вглубь водотока. Каждый профиль состоял из серии пробных площадок, размер которых определялся в зависимости от ширины поясов – 2×2 м, 1×4 м, 0.5×8 м, либо естественными границами фитоценозов. Осуществлялось подробное описа-

ние водных и прибрежно-водных фитоценозов: составлялся список видов, отмечались максимальная высота растений, проективное покрытие (ПП) и обилие. Выявлялись особенности размещения макрофитов (куртинами, фрагментами, поясами и др.) по площади водоема (Katan-skaya, 1981; Solovieva, Lapirov, 2013). Названия видов рас-

тений приведены по сводке С. К. Черепанова (Cherepanov, 1995). Гидрохимический анализ воды осуществлялся методами фотометрического определения растворенных ортофосфатов, тяжелых металлов; железа с сульфосалициловой кислотой; перманганатная окисляемость – методом Кубеля; сульфаты – комплексонометрическим методом; хлорид-ионы – методом аргентометрии; нитриты – спектрофотометрическим методом (Petin et al., 2006; Davidenko et al., 2011; Porfirieva et al., 2018).

Также вычислялись индексы видового разнообразия Менхиника D_{mn} (Menhinick, 1964), индекс гидрофитности I_{Hg} (Sviridenko et al., 2012), индекс загрязненности воды (ИЗВ) (Glotova, 2006), макрофитный индекс для малых рек (Zueva, 2007) и индекс *IBMR* (Indice Biologique Macrophytique en Riviere), основанный на сравнении флористических списков водотоков и учете индикаторной значимости видов макрофитов (Haury et al., 2006; Zueva et al., 2019). Значения предельно допустимых концентраций (ПДК) брались из нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения (Electronic Fund..., 2023).

Статистическая обработка первичных данных включала расчет средней арифметической, стандартного отклонения (SD) и размаха варьирования ($min - max$). Для множественного сравнения участков по числу видов применялся критерий Крускала – Уоллиса (Kruskal – Wallis test). Статистические различия признавали значимыми при $P < 0.05$. Степень дифференциации сообществ разных участков визуализировали с помощью кластерного анализа методом ближайшего соседа.

Статистическая обработка выполнена в пакетах программ MS Excel 2010 (Microsoft Corp.) и Statistica 10.0 (StatSoft Inc., OK, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате изучения гидрофильной флоры р. Курдюм был выявлен 41 вид макрофитов, относящийся к 32 родам, 23 семействам и трем отделам Magnoliophyta, Polypodiophyta и Chlorophyta. Отдел Chlorophyta представлен двумя видами (*Nitella* sp., *Enteromorpha maotica* Proschk.-Lavrv.), Polypodiophyta содержит один вид (*Salvinia natans* (L.) All.).

В исследованной флоре по количеству видов преобладают семейства Potamogetonaceae, Asteraceae, Poaceae, Typhaceae и Ranunculaceae, Cyperaceae, Najadaceae, Haloragaceae, Nymphaeaceae, Alismatacea (табл. 1).

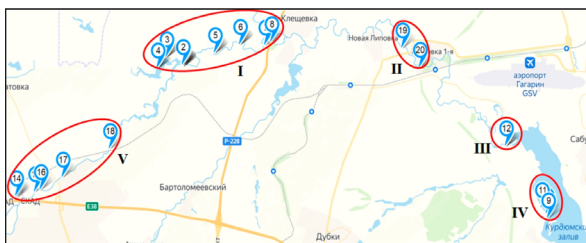


Рис. 1. Карта-схема отбора проб на 5 ключевых участках района исследования

Fig. 1. Map-scheme of sampling at 5 key sites in the study area

Таблица 1. Таксономический состав флоры р. Курдюм

Table 1. Taxonomic composition of the flora of the river Kurdyum

Семейство / Family	Число родов / Number of genera	Доля от общего числа родов, % / Share of the total number of genera, %	Число видов / Number of species	Доля от общего числа видов, % / Share of the total number of species, %
Potamogetonaceae	1	3.125	4	9.94
Asteraceae	3	9.375	3	7.31
Poaceae	3	9.375	3	7.31
Typhaceae	1	3.125	3	7.31
Ranunculaceae	1	3.125	3	7.31
Cyperaceae	2	6.25	2	4.87
Najadaceae	2	6.25	2	4.87
Nymphaeaceae	2	6.25	2	4.87
Lemnaceae	2	6.25	2	4.87
Characeae	2	6.25	2	4.87
Alismataceae	1	3.125	2	4.87
Haloragaceae	1	3.125	2	4.87
Apiaceae	1	3.125	1	2.43
Butomaceae	1	3.125	1	2.43
Ceratophyllaceae	1	3.125	1	2.43
Hydrocharitaceae	1	3.125	1	2.43
Iridaceae	1	3.125	1	2.43
Polygonaceae	1	3.125	1	2.43
Salviniaaceae	1	3.125	1	2.43
Scrophulariaceae	1	3.125	1	2.43
Sparganiaceae	1	3.125	1	2.43
Ulvaceae	1	3.125	1	2.43
Zannichelliaceae	1	3.125	1	2.43
Всего	32	100	41	100

На долю ведущих семейств приходится 63.5% от общего числа видов. Остальные семейства представлены одним видом. Наибольшее число видов содержит род *Potamogeton*, остальные рода представлены одним – двумя видами. Полученный родовой спектр характерен для других водотоков Саратовской области и схож со значениями родовых коэффициентов (количество видов, приходящихся на один род) флоры рек с меньшей антропогенной нагрузкой (Sedova, Boldyrev, 2022). Значения данного коэффициента отражают разнообразие экологических условий на изученной реке по сравнению с другими водотоками МО «г. Саратова» (табл. 2).

Таблица 2. Значения родовых коэффициентов и индекса гидрофитности I_{Hg} для некоторых рек Саратовского Правобережья

Table 2. Values of the generic coefficients and hydrophilicity index I_{Hg} for some rivers of the Saratov Right-Bank region

Река / River	Родовой коэффициент / Generic coefficient	Индекс гидрофитности / Hydrophytic index
Елшанка / Elshanka	0.5	-0.36
Назаровка / Nazarovka	0.6	-0.08
Курдюм / Kurdyum	0.7	0.1
Терса / Tersa	0.7	-0.8
Терешка / Tereshka	0.7	-0.1

Чем больше среднее число видов в роде, тем сильнее во флоре выражены автохтонные процессы и, наоборот, низкое значение этого показателя указывает на высокую роль миграционных процессов в ходе флорогенеза, что характерно для флор нарушенных местообитаний. Таким образом, р. Курдюм по таксономической структуре флоры тяготеет к рекам Терса и Терешка с относительно низкой антропогенной нагрузкой.

По классификации, предложенной В. Г. Папченковым (Papchenkov, 2001), растения изученной флоры принадлежат к шести экологическим группам (рис. 2).

Как видно из рис. 2, на исследованной реке наиболее многочисленной экологической группой являются гидрофиты, насчитывающие 21 вид (51%): *Batrachium circinatus*, *B. trichophyllus*, *Caulinia minor*, *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Enteromorpha maerottica*, *Lemna minor*, *Myriophyllum verticillatum*, *M. spicatum*, *Najas major*, *Nitella* sp., *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Potamogeton crispus*, *P. lucens*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Salvinia natans*, *Spirodela polyrrhiza*, *Zannichellia palustris*.

Группа гелофитов включает десять видов: *Alisma plantago-aquatica*, *A. lanceolatum*, *Agrostis stolonifera*, *Butomus umbellatus*, *Phragmites australis*, *Sparganium erectum*, *Scirpus lacustris*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *T. laxmannii*, что составляет 22% от всей гидрофильной флоры.

На долю береговых растений (гигрогелофиты, гигрофиты, гигромезофиты, мезофиты) приходится 27%: *Agrostis stolonifera*, *Bolboschoenus maritimus*, *Bidens tripartita*, *Echinochloa crusgalli*, *Iris pseudacorus*, *Oenanthe aquatica*, *Polygonum hydropiper*, *Sonchus palustris*, *Veronica anagallis-aquatica*, *Xanthium strumarium*.

Таким образом, по сравнению с другими реками МО «г. Саратов» р. Курдюм отличается более богатым видовым разнообразием гидрофитной составляющей флоры, о чем свидетельствует индекс гидрофитности (см. табл. 2). На данном водотоке значительную роль в сложении растительного покрова играют гидрофиты и гелофиты, доля береговых растений незначительна.

В ходе исследований были выявлены новые местонахождения редких для Саратовской области *Myriophyllum verticillatum* и *Zannichellia palustris* с категорией и статусом 4 – неопределенный по статусу вид (Red Book of the Saratov Region..., 2021). *Myriophyllum verticillatum* обнаружен в русле и заливах р. Курдюм выше с. Готовицкое, ниже с. Расловка Гагаринского района МО «г. Саратов». Этот вид выступает в роли доминанта, формируя одновидовые

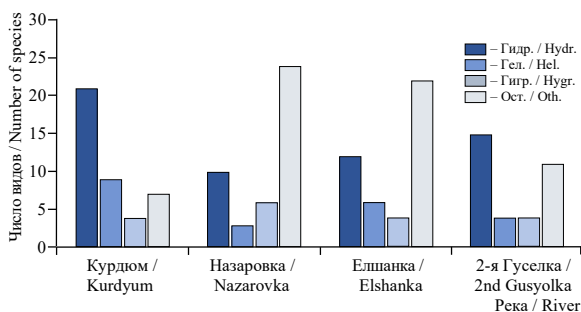


Рис. 2. Экологический состав флоры рек МО «г. Саратов»: Гидр. – гидрофиты, Гел. – гелофиты, Гигр. – гигрогелофиты, Ост. – остальные

Fig. 2. Ecological composition of the flora of the rivers of the Saratov municipal formation: Hydr. – hydrophytes, Hel. – helophytes, Hygr. – hygrophelophytes, Oth. – others

фитоценозы с проективным покрытием до 80%, либо входит в состав сообществ с преобладанием *Ceratophyllum demersum*. Численность ценопопуляций – десятки и сотни особей, значительная часть которых цвели и плодоносили. *Zannichellia palustris* на территории области отмечалась только для водоемов Левобережья (Новоузенский, Питерский и Фёдоровский районы) (Red Book of the Saratov Region..., 2021). Авторами статьи данный вид обнаружен в заливах р. Курдюм в районе федеральной автомобильной дороги Р-228 «Сызрань – Саратов – Волгоград», 299-й км. *Zannichellia palustris* входит в состав сообществ с преобладанием *Ceratophyllum demersum*. Численность ценопопуляций составляет единицы и десятки особей, значительная часть которых плодоносила.

Растительный покров р. Курдюм характеризуется наибольшим фитоценотическим разнообразием настоящей водной растительности. Обеднение фитоценотического состава гелофитной и гидрофитной растительности объясняется отсутствием благоприятных условий для развития их фитоценозов (на значительном протяжении водоток имеет абразионные берега) или вытаптыванием и поеданием пастбищными животными. Доминирование фитоценозов *Phragmites australis* на значительном протяжении реки также препятствует развитию других растений, поскольку этот вид является мощным эдификатором, который интенсивно разрастается и подавляет другие гелофиты.

Структура флоры и растительности от истока до устья реки не однородна в условиях урбаноландшафта и формируется под влиянием совокупности гидролого-химических и антропогенных факторов. В результате применения кластерного анализа была получена следующая дендрограмма (рис. 3).

Судя по расстоянию объединения, отличие между исследованными участками реки значительное. На дендрограмме выделяется один кластер, объединяющий 2 – 5 участки и отдельно стоящий участок 1 (Kruskal – Wallis test = 6.681, $p = 0.035$), отличающийся по структурным и гидролого-химическим показателям. Он представляет собой озеровидное расширение, которое сообщается с основным руслом

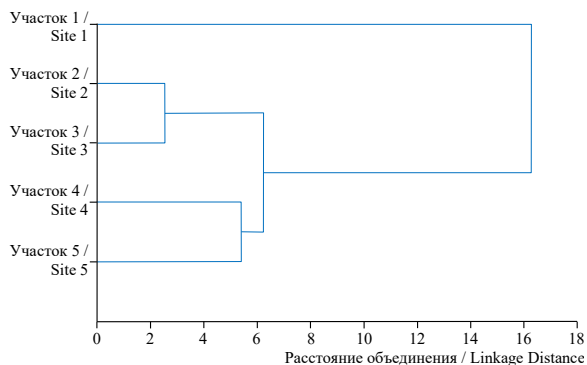


Рис. 3. Классификационная схема участков р. Курдюм по сходству эколого-флористических показателей

Fig. 3. Classification scheme of the Kurdyum river sites by similarity of ecological and floristic indicators

протокой и характеризуется экологическими условиями, типичными для замкнутых водных объектов. Массовое развитие *Ceratophyllum demersum*, *Chara* sp., *Lemna minor*, *Myriophyllum spicatum*, *Ranunculus aquatilis*, *Zannichellia palustris* свидетельствует о высокой трофности данного участка (рис. 4).

Второй и третий участки характеризуются наиболее схожими условиями. Второй участок реки представляет собой озеровидное расширение пе-

ред плотинной с широкой зоной мелководий, доступных для макрофитов. Он характеризуется массивно-зарослевым распределением фитоценозов с высоким проективным покрытием доминантов. Здесь преобладают виды, характерные для флоры озер и заболоченных мест обитаний (*Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*, *Oenanthe aquatica*, *Sparganium erectum*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *T. laxmannii* и т.д.), которые свидетельствуют о высокой степени эвтрофикации экосистемы. Данные химического анализа также свидетельствуют о недавнем органическом загрязнении и поступлении сточных вод, богатых органикой, стекающих с близлежащих полей (см. рис. 4). Третий участок располагается сразу после плотины, поэтому химические показатели воды и видовой состав макрофитов схож с предыдущим, однако более интенсивное течение накладывает отпечаток на структуру фитоценозов, которые располагаются узкими поясами вдоль берегов.

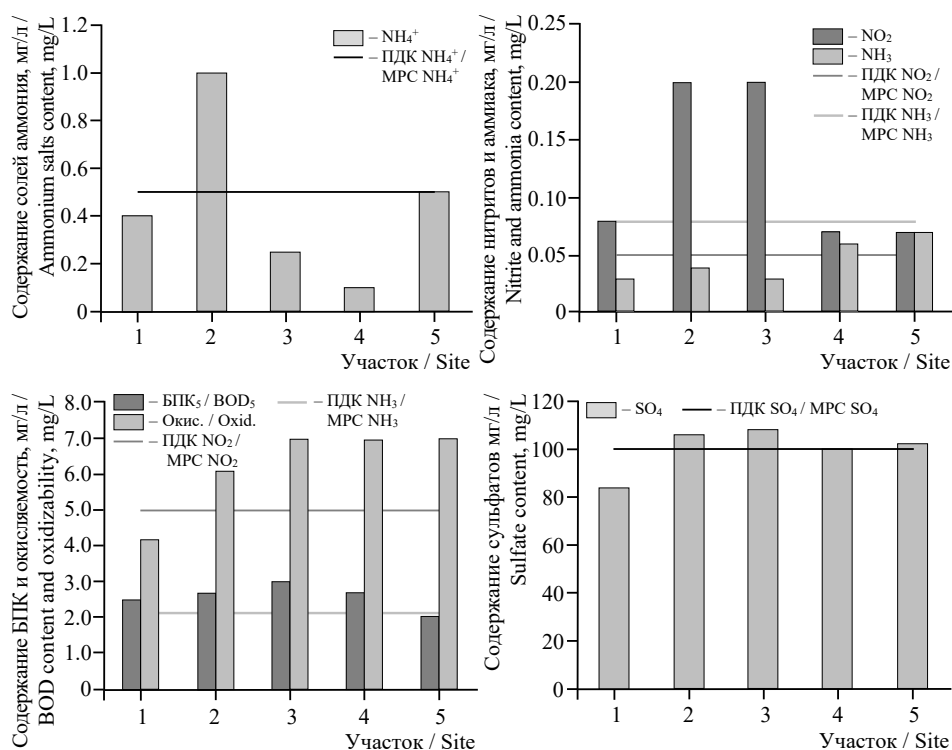


Рис. 4. Концентрация некоторых веществ в воде на изученных участках р. Курдюм: ПДК – предельно допустимая концентрация, БПК – биохимическое потребление кислорода, БПК₅ – БПК за 5 суток инкубации, Окис. – окисляемость

Fig. 4. Concentrations of some substances in water at the studied sites of the Kurdyum river: MPC – maximum permissible concentration, BOD – biochemical oxygen demand, BOD₅ – BOD for 5 days of incubation, Oxid. – oxidizability

На остальных участках распределение растительности и структура флоры имеют типичные черты, характерные для малых рек региона. Фитоценозы располагаются узкими поясами, в которых доминантами являются *Phragmites australis* и *Nuphar luteae*.

Пятый участок представляет собой залив и находится под влиянием вод Волгоградского водохранилища. Флора здесь формируется с участием видов, характерных для водохранилища (*Potamogeton crispus*, *P. lucens*, *Najas major*, *Caulinia minor*, *Bolboschoenus maritimus*) (Sedova, 2009).

Результаты химического анализа воды показали, что содержание хлоридов, сульфатов, фосфатов и свинца не превышает предельно допустимых концентраций (ПДК) (рис. 5).

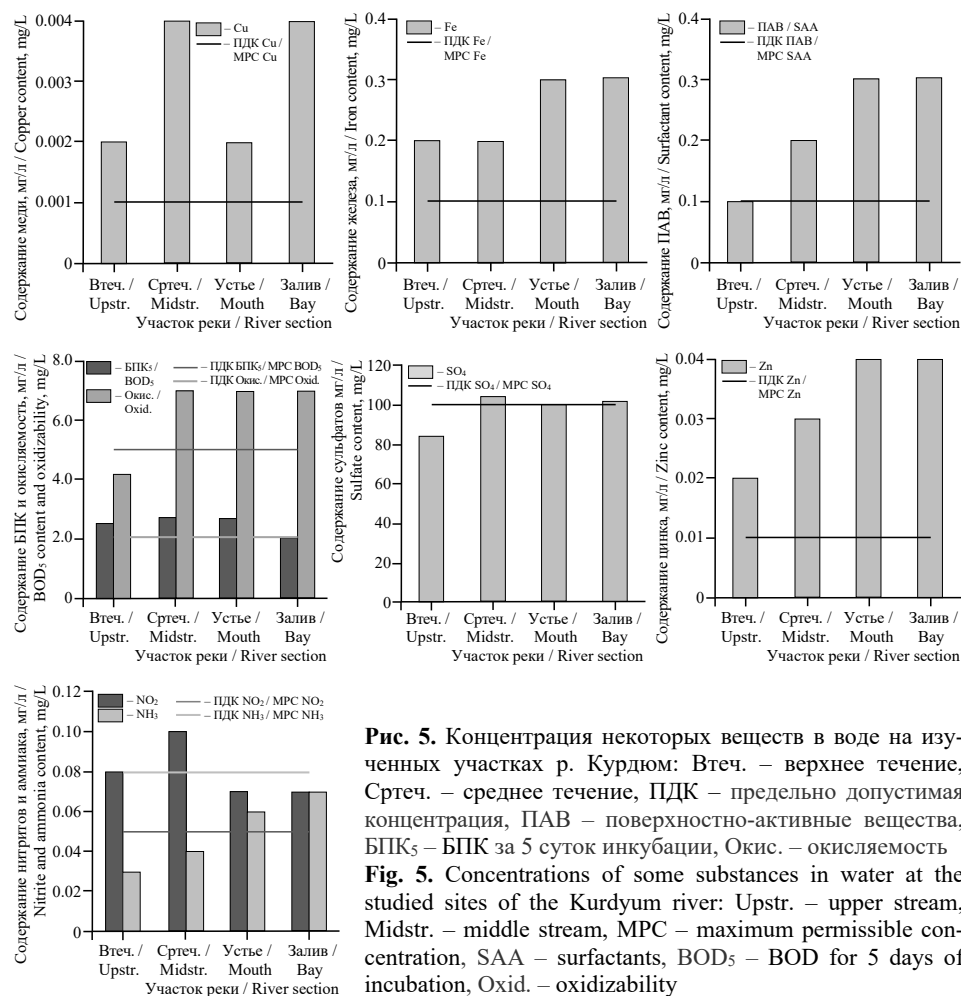


Рис. 5. Концентрация некоторых веществ в воде на изученных участках р. Курдюм: Втеч. – верхнее течение, Среч. – среднее течение, ПДК – предельно допустимая концентрация, ПАВ – поверхностно-активные вещества, БПК₅ – БПК за 5 суток инкубации, Окис. – окисляемость

Fig. 5. Concentrations of some substances in water at the studied sites of the Kurdyum river: Upstr. – upper stream, Midstr. – middle stream, MPC – maximum permissible concentration, SAA – surfactants, BOD₅ – BOD for 5 days of incubation, Oxid. – oxidizability

Согласно классификации природных вод по показателям общей жесткости, вода является «жесткой» (7 – 9 баллов). Кислородный режим реки благоприятный (величина перманганатной окисляемости (БПК₅) в верхнем течении 4.3 мг/л, в среднем, нижнем течении, устьевом участке и заливе 7.1 мг/л), а общее содержание органических веществ колеблется от 16 до 20 мг/л. В воде исследованного водотока обнаружено превышение ПДК нескольких загрязнителей. Содержание железа колеблется от 0.1 до 0.3 мг/л, причем максимальная концентрация наблюдается в устьевом участке, а минимальная – в среднем течении. Содержание меди варьирует от 0.002 до 0.004 мг/л. Здесь её максимальная концентрация достигается в среднем течении, а минимальная – в устьевом участке. Содержание цинка составляет от 0.02 до 0.08 мг/л., максимальное превышение ПДК в восемь раз наблюдается в Курдюмском заливе, а минимальное – в верхнем течении реки. Аммонийный азот в верхнем и среднем течении не превышает ПДК, в то время как в нижнем и устьевом участках наблюдается превышение в 1.5 раза (0.03 – 0.06 мг/л). В среднем и устьевом участках также наблюдается превышение содержания иона аммония – 0.5 – 0.6 мг/л.

Содержание поверхностно-активных веществ (ПАВ) выше ПДК наблюдалось на всем протяжении реки и увеличивалось вниз по течению. Это можно объяснить широким использованием ПАВ-содержащих продуктов в быту и наличием большого количества СНТ вдоль реки. Высокая концентрация ПАВ снижает содержание кислорода в воде, увеличивает окисляемость и БПК. В Курдюмском заливе концентрация ПАВ несколько меньше в результате разбавления водами Волгоградского водохранилища.

Исследованная река отличается более богатым видовым разнообразием по сравнению с ранее изученными городскими водотоками (Belikov et al., 2023). В результате сопоставления индексов выявлена обратная связь видового разнообразия и уровня антропогенной нагрузки (табл. 3).

Таблица 3. Сравнительная характеристика экологического состояния малых рек МО «г. Саратов»

Table 3. Comparative characteristics of the ecological status for small rivers within the Saratov city

Река / Name of rivers	Индексы / Indices						Экологическое состояние / Ecological status
	D_{mn}	$IBMR$	S_m	ИЗВ / WPI	Класс качества воды по трофности / Water quality class by trophicity	Класс качества воды по ИЗВ / WPI water quality class	
Курдюм / Kurdyum	3.9	6.9	8	2.03	Очень высокая трофность / Very high trophicity	III класс – умеренно загрязненная / III class – moderately polluted	Удовлетворительное / Satisfactory
Елшанка / Elshanka	3.1	6.4	6	2.76	Очень высокая трофность / Very high trophicity	IV класс – загрязненная / IV class – polluted	Удовлетворительное / Satisfactory
Назаровка / Nazarovka	3.4	7	6	3.48	Очень высокая трофность / Very high trophicity	IV класс – загрязненная / IV class – polluted	Удовлетворительное / Satisfactory

Примечание. D_{mn} – индекс видового разнообразия Менхиника, $IBMR$ – Indice Biologique Macrophytique en Riviere, S_m – макрофитный индекс для малых рек, ИЗВ – индекс загрязненности воды.

Note. D_{mn} – Menchinik's species diversity index, $IBMR$ – Indice Biologique Macrophytique en Riviere, S_m – macrophyte index for small rivers, WPI – water pollution index.

По индексу загрязнения воды (ИЗВ) р. Курдюм относят к 3-му классу качества и оценивают как умеренно-загрязненную. Однако значение этого показателя находится на верхней границе, что свидетельствует о возможном переходе в следующий класс при увеличении антропогенной нагрузки. Результаты расчетов индексов на основе структурных параметров макрофитов показали, что экологическое состояние изученного водотока имеет удовлетворительный экологический статус. Значение индекса S_m в восемь баллов характерно для водных экосистем, где экологическая ситуация оценивается как «умеренно загрязненная». По индексу *IBMR* трофический статус р. Курдюм, как и всех рек МО «г. Саратов», оценивается как «очень высокий». Снижение антропогенного пресса на речную экосистему и создание прудов способствует существенному увеличению спектра экотопов, заселяемых водными и прибрежно-водными растениями, что приводит к повышению уровня флористического разнообразия городской территории.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Флора р. Курдюм представлена 41 видом макрофитов, принадлежащих к 32 родам, 23 семействам и 3 отделам Magnoliophyta, Polypodiophyta и Chlorophyta. В ней по количеству видов преобладают семейства Potamogetonaceae, Asteraceae, Poaceae, Turficeae и Ranunculaceae. Наибольшее число видов (четыре) содержит род *Potamogeton*, остальные рода представлены одним – двумя видами. Наиболее многочисленной экологической группой являются гидрофиты, составляющие 51% от общего числа видов. Отличительная черта реки – высокое видовое разнообразие гидрофитной составляющей флоры. Это подтверждается индексом гидрофитности и наличием редких для Саратовской области *Myriophyllum verticillatum* и *Zannichellia palustris*.

Растительный покров р. Курдюм характеризуется наибольшим фитоценотической разнообразием настоящей водной растительности.

Кластерный анализ позволил выявить различия между исследованными участками по эколого-флористическим показателям, при этом выделяется один кластер, объединяющий со второго по пятый участки и один отдельно стоящий объект. В наибольшей степени отличается первый участок, который представляет собой озеровидное расширение и характеризуется гидролого-химическими условиями, типичными для замкнутых водных объектов. В нем наблюдается массовое развитие растений, указывающих на повышенный уровень эвтрофирования водоема. Второй и третий участки имеют схожие между собой условия и характеризуются наличием фитоценозов, характерных для озер и заболоченных мест обитания. Остальные участки реки имеют типичный состав флоры, характерный для малых рек региона.

Результаты химического анализа воды показали превышение ПДК некоторых загрязнителей на всем протяжении реки. Однако экологические показатели, оцениваемые на основе структурных параметров макрофитов, позволяют считать экологическое состояние водотока удовлетворительным. Таким образом, р. Курдюм является загрязненной с высоким трофическим статусом.

Для решения проблем, связанных с антропогенной нагрузкой на р. Курдюм, необходим комплексный подход. Координация усилий местных властей, населе-

ния и специалистов по охране природы позволит разработать меры по снижению загрязнения и восстановлению естественного баланса водотока. Это может включать строгий контроль за выбросами промышленных и сельскохозяйственных предприятий, обеспечение очистки сточных вод, организацию регулярного мониторинга качества воды и мероприятий по регенерации биологического разнообразия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Belikov A. S., Boldyrev V. A., Sedova O. V., Torgashkova O. N. Structure of the macrophyte communities of small rivers in Saratov under anthropogenic load. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2023, no. 3, pp. 259–273 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-3-259-273>
- Cherepanov S. K. *Vascular Plants of Russia and Adjacent States (the former USSR)*. Saint Petersburg, Mir i sem'ia-95, 1995. 990 p. (in Russian).
- Davidenko T. N., Nevsky S. A., Torgashkova O. N., Davidenko O. N. *Botanico-ecological Workshop: Methods of Data Collection and Analysis*. Saratov, Izdatel'skii tsentr "Nauka", 2011. 67 p. (in Russian).
- Electronic Fund of Normative-Technical and Regulatory Legal Information of the Codex Consortium*. Saint Petersburg, 2023. Available at: <https://docs.cntd.ru/document/420389120> (accessed December 15, 2023). (in Russian).
- Glotova N. V. *Habitat Monitoring: Textbook for Practical Classes*. Chelyabinsk, South Ural State University Publ., 2006. 22 p. (in Russian).
- Haury J., Peltre M.-C., Trémolières M., Barbe J., Thiébaud G., Bernez I., Daniel H., Chate-net P., Haan-Archipof G., Muller S., Dutartre A., Laplace-Treyture C., Cazaubon A., Lambert-Servien E. A new method to assess water trophy and organic pollution – the Macrophyte Biological Index for Rivers (IBMR): Its application to different types of river and pollution. In: J. M. Caffrey, A. Dutartre, J. Haury, K. J. Murphy, P. M. Wade, eds. *Macrophytes in Aquatic Ecosystems: From Biology to Management*. Dordrecht, Springer, 2006, pp. 153–158. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5390-0_22
- Katanskaya V. M. *Higher Aquatic Plants in USSR Continental Water Bodies*. Leningrad, Nauka, 1981. 187 p. (in Russian).
- Melzer A., Schneider S. Submerese Macrophytes als Indikatoren der Nährstoffbelastung. In: C. Steinberg, W. Calmano, H. Klapper, R.-D. Wilken, eds. *Handbuch Angewandte Limnologie*. Landsberg, Ecomed Verlagsgesellschaft, 2001, Bd. VIII, S. 1–13.
- Menhinick E. F. A comparison of some species-individuals diversity indices applied to samples of field insects. *Ecology*, 1964, vol. 45, no. 4, pp. 859–861.
- Papchenkov V. G. *Vegetation Cover of Water Bodies and Watercourses of the Middle Volga Region*. Yaroslavl, International University of Business and New Technologies Publ., 2001. 213 p. (in Russian).
- Petin A. N., Lebedeva M. G., Krymskaya O. V. *Analysis and Assessment of Surface Water Quality: Textbook*. Belgorod, Belgorod State University Publ., 2006. 252 p. (in Russian).
- Popova N. V., Argunov M. A. Ecological assessment of the state of reservoirs – the sources of drinking water supply in rural localities of the Tattinsky district, Yakutia. *AgroEcolInfo*, 2020, no. 4, article no. 417 (in Russian).
- Porfirieva A. V., Ziyatdinova G. K., Medyantseva E. P., Evtyugin G. A. *Hydrochemical Analysis: Textbook*. Kazan, Kazan University Publ., 2018. 88 p. (in Russian).
- Red Book of the Saratov Region: Fungi. Lichens. Plants. Animals. Saratov, Papyrus, 2021. 496 p. (in Russian).
- Scofield B. D., Fields S. F., Chess D. W. Aquatic macrophytes show distinct spatial trends in contaminant metal and nutrient concentrations in Coeur d'Alene Lake, USA. *Environmental Sci-*

ence and Pollution Research, 2023, vol. 30, iss. 25, pp. 66610–66624. <https://doi.org/10.1007/s11356-023-27211-x>

Sedova O. V. Current state of flora and vegetation of shallow waters of the Volgograd reservoir within the administrative boundaries of the Saratov region. *Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology*, 2009, vol. 9, iss. 2, pp. 61–67 (in Russian).

Sedova O. V., Boldyrev V. A. Flora of water bodies and streams in Saratov region: The history of research and the current status. *Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology*, 2022, vol. 22, iss. 3, pp. 313–330 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2022-22-3-313-330>

Singh N. K., Raghubanshi A. S., Upadhyay A. K., Rai U. N. Arsenic and other heavy metal accumulation in plants and algae growing naturally in contaminated area of West Bengal, India. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2016, vol. 130, pp. 224–233. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2016.04.024>

Solovieva V. V., Lapirov A. G. *Hydrobotany: Textbook for higher educational institutions*. Samara, Volga State Social and Humanitarian Academy Publ., 2013. 354 p. (in Russian).

State Water Register. 2023. Available at: <https://textual.ru/gvr/> (accessed February 25, 2023). (in Russian).

Sviridenko B. F., Mamontov Yu. S., Sviridenko T. V. *The Use of Hydro-macrophytes in a Comprehensive Evaluation of the Ecological Condition of Water Bodies of the West Siberian Plain*. Surgut, Limited Liability Company «Studio advertisement “Matryoshka”, 2012. 231 p. (in Russian).

Szoszkiewicz K., Zbierska J., Staniszewski R., Jusik S. The variability of macrophyte metrics used in river monitoring. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 2009, vol. 38, iss. 4, pp. 117–126. <https://doi.org/10.2478/v10009-009-0049-x>

Zueva N. V. *Assessment of the Ecological State of Small Rivers of North-West Russia on the Basis of Structural Characteristics of Macrophyte Communities (on the example of the Leningrad Region)*. Thesis Diss. Cand. Sci. (Geogr.). Saint Petersburg, 2007. 24 p. (in Russian).

Zueva N. V., Alekseev D. K., Kulichenko A. Yu., Primak E. A., Zuev Yu. A., Voyakina E. Yu., Stepanova A. B. *Bioindication and Biotesting in Freshwater Ecosystems: Textbook for higher educational institutions*. Saint Petersburg, Russian State Hydrometeorological University Publ., 2019. 140 p. (in Russian).

Assessment and condition of a small river in urbanized areas (with the example of the river Kurdyum of the municipal formation “Saratov city”)

A. S. Belikov✉, V. A. Boldyrev, O. V. Sedova

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

Received: February 20, 2024 / revised: May 17, 2024 / accepted: May 17, 2023 / published: September 30, 2024

Abstract. The results of the study of the ecological status of the Kurdyum river within the municipal formation “Saratov city” are presented. The hydrochemical regime, hydrophilic flora and vegetation of the watercourse were studied in the 2022–2023 field seasons. The ecological status of the river by structural parameters of macrophytes was assessed. The species composition of aquatic plants in the river Kurdyum was represented by 41 macrophyte species belonging to 32 genera, 23 families and three divisions (Charophyta, Polypodiophyta, and Magnoliophyta). The families Potamogetonaceae, Asteraceae, Poaceae, Typhaceae and Ranunculaceae predominated by the number of species. The genus Potamogeton contained the greatest number of species (four) while other genera were represented by one – two species. Hydrophytes were a numerous ecological group, accounting for 51% of the total number of species. New locations of species rare for the Saratov region (*Myriophyllum verticillatum* and *Zannichellia palustris*) were revealed. The vegetation cover of the Kurdyum river is characterized by the greatest phytocenotic diversity of true aquatic vegetation. The impoverishment of the phytocenotic composition of helophytic and hygrophytic vegetation is explained by the lack of favorable conditions for the development of their phytocenoses (the watercourse has abrasion banks along a significant length) or trampling and eating by grazing animals. The studied river is characterized by species diversity in comparison with previously studied urban watercourses. Index comparison has revealed an inverse relationship between species diversity and the level of anthropogenic load. Cluster analysis has revealed that the structure of flora and vegetation from the source to the mouth of the river is not homogeneous and is formed under the influence of a combination of hydrological, chemical and anthropogenic factors. The results of our chemical analysis of the water showed that the maximum permissible concentrations of Fe, Zn, Cu, surfactants, NO₂ and NH₃ were exceeded throughout the river. However, the environmental indicators assessed based on the structural parameters of macrophytes allow us to consider the ecological status of the watercourse satisfactory. Thus, the Kurdyum river is moderately polluted with a high trophic status.

Keywords: ecological state, anthropogenic load, hydrophilic flora, macrophyte communities, Kurdyum river

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: Belikov A. S., Boldyrev V. A., Sedova O. V. Assessment and condition of a small river in urbanized areas (with the example of the river Kurdyum of the municipal formation “Saratov city”). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 3, pp. 291–303 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-291-303>

✉ Corresponding author. Department of Botany and Ecology, Saratov State University, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Alexander S. Belikov: <https://orcid.org/0000-0002-5359-1065>, a.belik99@mail.ru; Vladimir A. Boldyrev: <https://orcid.org/0000-0003-0322-3755>, boldyrev52@bk.ru; Oksana V. Sedova: <https://orcid.org/0000-0001-9866-6094>, sedova_ov@mail.ru.

Оригинальная статья

УДК 597.833(470.44)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-304-322>

СНИЖЕНИЕ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА МЕТАМОРФОВ ЧЕСНОЧНИЦЫ ПАЛЛАСА (*PELOBATES VESPERTINUS*: ANURA, PELOBATIDAE) ПРИ РАЗВИТИИ ГОЛОВАСТИКОВ В ПЕРЕГРЕТОМ ВОДОЕМЕ

М. В. Ермохин ^{1✉}, В. Г. Табачишин ²

¹ Саратовский национальный исследовательский государственный
университет имени Н. Г. Чернышевского

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

² Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 410028, г. Саратов, ул. Рабочая, д. 24

Поступила в редакцию 22.03.2024 г., после доработки 28.05.2024 г., принята 29.05.2024 г., опубликована 30.09.2024 г.

Аннотация. Исследование проведено в пяти локальных популяциях *Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771) в пойме р. Медведица (Россия, Саратовская область, Лысогорский район) в 2009 – 2018 гг. Показано, что половой диморфизм по длине (SDI_L) и весу (SDI_W) тела самцов и самок чесночницы Палласа – широко распространенная особенность популяций *P. vespertinus*, характерная не только для особей, достигших половой зрелости, но и для метаморфов. В популяциях метаморфов половой диморфизм по длине тела составляет в среднем 3%, а по живому весу – 9%. У метаморфов он менее выражен, чем у особей, достигших половой зрелости (в 3 и 4.5 раза соответственно). Уровень развития полового диморфизма может подвергаться существенной трансформации температурными условиями в период развития головастиков в нерестовом водоеме. Пороговое значение средней температуры воды за период развития до стадии метаморфоза (MDT_{90}), при котором у метаморфов утрачиваются различия между самцами и самками по длине тела, составляет 18.2°C. На фоне потепления климата в течение последнего десятилетия (2011 – 2020 гг.) происходит значительное расширение площади ареала этого вида, подверженной воздействию аномально высокой температуры воды. Тем не менее, размерно-весовой половой диморфизм даже на стадии метаморфоза вряд ли стоит исключать из числа диагностических признаков вида.

Ключевые слова: чесночница Палласа, половой диморфизм, метаморфы, нерестовый водоем, температурный режим

Соблюдение этических норм. Протоколы с использованием животных были одобрены Комитетом по биоэтике Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского (протокол № 9 от 14.05.2024 г.).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

✉ Для корреспонденции. Кафедра морфологии и экологии животных Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского.

ORCID и e-mail адреса: Ермохин Михаил Валентинович: <https://orcid.org/0000-0001-6377-6816>, yermokhinmv@yandex.ru;
Табачишин Василий Григорьевич: <https://orcid.org/0000-0002-9001-1488>, tabachishinv@sevin.ru.

Для цитирования. Ермохин М. В., Табачишин В. Г. Снижение полового диморфизма метаморфов чесночницы Палласа (*Pelobates vespertinus*: Anura, Pelobatidae) при развитии головастика в перегретом водоеме // Поволжский экологический журнал. 2024. № 3. С. 304 – 322. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-304-322>

ВВЕДЕНИЕ

Половой диморфизм по длине и весу тела – широко распространенный диагностический признак среди бесхвостых амфибий, а его отсутствие – скорее исключение из общего правила (Monnet, Cherry, 2002). Причем у большинства видов бесхвостых амфибий имеется хорошо выраженный половой диморфизм по длине тела (*SVL*) с превышением размеров тела у самок по сравнению с самцами (Shine, 1979; Monnet, Cherry, 2002; Kupfer, 2007; Wells, 2007; Nali et al., 2014). Такая направленность полового диморфизма более характерна для видов с взрывным типом нереста (Woolbright, 1983). Однако у некоторых бесхвостых амфибий с подобной репродуктивной стратегией отмечено отсутствие различий по длине тела между самцами и самками на стадиях развития головастика и метаморфов. Например, это установлено при сравнительном анализе полового диморфизма в равнинных и горных популяциях травяной лягушки *Rana temporaria*, причем межполовые различия больше в популяциях с меньшей продолжительностью периода активности (Miaud et al., 1999).

Напротив, для чесночницы Палласа (*Pelobates vespertinus* Pallas, 1775) отсутствие различий между полами по этому признаку установлено как часть дифференциального диагноза вида (Dufresnes et al., 2019). Это утверждение авторов ревизии рода *Pelobates* противоречит ранее установленным закономерностям (Ermokhin, Tabachishin, 2010; Yermokhin et al., 2016).

Для популяций, ранее относимых к «восточной» форме чесночниц (сейчас *P. vespertinus*), было показано, что половой диморфизм выражен в гораздо большей степени, чем для «западной» формы (*P. fuscus*) (Lada et al., 2005). Отсутствие полового диморфизма в целом не характерно для многих локальных популяций *P. vespertinus* на юго-востоке европейской части России. Например, в большинстве выборок чесночниц из долины р. Медведица (левый приток р. Дон, Лысогорский район, Саратовская область) размерно-весовой диморфизм полов обычно хорошо выражен как у половозрелых особей (соответственно 91 по длине тела и 100% выборок по весу: Yermokhin et al., 2016), так и у метаморфов (Ermokhin, Tabachishin, 2010).

При расчете полового диморфизма половозрелых особей как популяционного показателя значительное влияние на его изменчивость может оказывать возрастная структура полов, участвующих в размножении, а также дифференциация возраста наступления половой зрелости между самцами и самками (Lyapkov et al., 2010). Частым объяснением смещения полового диморфизма у половозрелых особей и преобладания самок по размерам тела считается их более позднее созревание по сравнению с самцами, а следовательно, большее время на соматический рост без затрат на репродукцию (Zhang, Lu, 2013). Поэтому исследование размерного диморфизма у одновозрастных особей, находящихся на стадии метаморфоза, позво-

ляет исключить эти источники изменчивости. Анализ именно этой когорты позволит определить направление и степень влияния ключевых факторов среды в период развития головастика, в частности, температуры воды, а также, отчасти, сократить потенциальное воздействие дифференциальной выживаемости особей разных полов.

Кроме того, проверка гипотезы о наличии размерно-весового диморфизма между полами метаморфов позволяет правильно выбирать методы статистической обработки материала в различных исследованиях экологии популяций. В частности, она помогает решить вопрос о необходимости стратификации выборок, относящихся к разным полам, перед их обработкой.

Развитие яиц и головастика *Pelobates* обычно происходит на мелководьях стоячих водоемов (пойменные озера, пруды и т.д.) с развитой прибрежно-водной растительностью на глубинах около 0.5 м (Nöllert, 1990; Nöllert et al., 2012). Для этого горизонта водной массы характерна выраженная суточная динамика температуры, характерная для временных водоемов (Williams, 1987). Необходимо отметить, что в конце XX – начале XXI в. наблюдается сочетание действия двух существенных для развития амфибий факторов: снижение водности пойменных водоемов на фоне потепления климата. Очевидно, что влияние второго фактора может усиливаться при наличии первого. Высокая межгодовая вариабельность температурных условий в период развития может быть основой для формирования значимых различий по размерам тела и уровню полового диморфизма бесхвостых амфибий сначала в когортах метаморфов, а затем популяций в целом.

Цель статьи – оценить влияние температуры воды в нерестовом водоеме в период развития головастика чесночницы Палласа на уровень полового диморфизма метаморфов по длине и весу тела.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Методика учетов. Были исследованы пять локальных популяций *P. vespertinus* в пойме р. Медведица (Россия, Саратовская область, Лысогорский район, окрестности с. Урицкое) в 2009 – 2018 гг.: на озёрах Садок (51°21'31" с.ш., 44°48'11" в.д.), Лебяжье (51°20'38" с.ш., 44°48'45" в.д.), Кругленькое (51°21'55" с.ш., 44°49'58" в.д.), Черепашье (51°21'52" с.ш., 44°49'05" в.д.), Коблово (51°18'38" с.ш., 44°50'01" в.д.). Выборки метаморфов чесночницы Палласа получены методом отлова линейными заборчиками с ловчими цилиндрами (Corn, 1994) при частичном огораживании нерестового водоёма (Yermokhin, Tabachishin, 2011a). Осмотр ловушек проводили ежедневно один раз в сутки в утренние часы. На основании данных учётов *P. vespertinus* определяли дату прихода первых (начало миграций) в нерестовый водоем, а также дату начала расселения метаморфов в наземные биотопы.

Методика измерений, определения пола и анализа полового диморфизма. Длину тела от кончика морды до анального отверстия (SVL) измеряли цифровым штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Живой вес метаморфов (W_{live}) определяли на цифровых веса Kern CM60-2N (Kern & Sohn GmbH, Германия) с точностью

0.01 г. Пол метаморфов определяли неинвазивно по ранее разработанной модели с использованием дискриминантного анализа (Yermokhin et al., 2012).

Метаморфы *Pelobates* способны к вокализации, по характеристикам близкой к специфической для данного вида (Hagen et al., 2016). Поэтому для отдельных особей при попадании в процессе дискриминации в зону неопределенности по значению апостериорной вероятности (около 15% выборки) пол определяли биоакустическим методом. Определение пола по этому признаку возможно, поскольку базовая частота голоса самцов чесночниц существенно ниже, чем у самок (Stănescu et al., 2019). Вокализацию стимулировали легким мануальным воздействием на поверхность спины предварительно увлажненной особи. Половой диморфизм по длине (SDI_L) и весу (SDI_W) тела мы устанавливали по индексу Ловича – Гиббонса (Lovich, Gibbons, 1992).

Методика измерения температуры воды. Для прогноза даты начала нерестовых миграций определяли фактическую температуру окружающей среды (воздуха, воды и почвы в биотопах зимовки чесночниц Палласа). Температуру воздуха на уровне почвы измеряли с точностью до 0.1°C логгерами DT-172 (CEM Instruments India Pvt. Ltd., Kolkata, Индия), которые устанавливали не более, чем в 50 м от нерестового водоёма. Также устанавливали температуру воды в водоёме (на глубине 0.5 м) и почвы в зимовальных биотопах (на глубине 0.5, 1.0 и 1.5 м) с точностью до 0.5°C термехронами iButton DS1921-F5 (Maxim Integrated Products, Inc., San Jose, CA, США). Температуру регистрировали круглосуточно 8 раз с интервалом 3 ч по временной схеме, принятой в сети метеостанций Всемирной метеорологической организации (WMO). Затем рассчитывали среднесуточные значения, минимальную и максимальную температуру воздуха, воды и грунта.

Методика реконструкции фенологических событий. У бесхвостых амфибий, как у эктотермных животных, всегда есть пороговое значение температуры приземного воздуха или почвы, специфичное для конкретного вида, при котором возможен выход особей из состояния оцепенения и начало наземной активности (Oldham, 1969; Reading, 1998). Нерестовые миграции *P. vespertinus* начинались при пороговом значении температуры среды 4.5°C (Yermokhin et al., 2015b; Yermokhin, Tabachishin, 2022a, b, 2023). Такая термобиологическая константа позволила определить ключевые даты годового цикла жизни данного вида бесхвостых амфибий (окончание зимовки и начало нерестовых миграций), а также реконструировать по данным из архивов погоды метеостанций, ближайших к месту проведения исследований, временные ряды этих событий (Green et al., 2016). Применение ретроспективного анализа архивных рядов метеорологических данных – методический прием, который позволяет получить содержательную информацию о трансформации динамики сигнальных факторов, определяющих фенологию эктотермных организмов (Arietta et al., 2020).

В исследованных локальных популяциях *P. vespertinus* в 2009 – 2020 гг. определили фактические значения даты начала нерестовых миграций и выхода на сушу первых метаморфов. Период между этими датами составлял в среднем около 90 сут., что соответствует норме, характерной для этого рода бесхвостых амфибий (Nöllert et al., 2012). За этот период определили среднюю температуру воды в го-

ризонте 0 – 0.5 м (MDT_{90}). Кроме того, рассчитывали среднюю температуру воды за периоды развития головастика с шагом 10 сут. ($MDT_{10} - MDT_{90}$).

Для прогноза даты выхода *P. vespertinus* из состояния зимнего оцепенения и начала нерестовых миграций также получили расчетные значения среднесуточной температуры воды на нерестилищах на глубине 0.5 м и почвы на глубине 1 м как среднюю температуру воздуха за 10 сут. Расчетные значения температуры имели высокую степень сходимости с фактической температурой воды и почвы, измеренной нами термохронами в течение периода полевых исследований на модельных площадках.

Для расчетов метеорологических параметров (среднесуточная температура воздуха, температура воды на нерестилищах и почвы на глубине зимовки амфибий) в других частях ареала использовали архивные данные 8-строчных наблюдений погоды в 1966 – 2020 г. на 288 метеостанциях из двух источников: специализированные массивы для климатических исследований Всероссийского научно-исследовательского института гидрометеорологической информации – Мировой центр данных (118 метеостанций на территории России: <http://aisori-m.meteo.ru/waisori/>). Кроме того, для периода с 1892 по 1965 г. использовали архивные данные метеостанции Октябрьский городок (http://thermo.karelia.ru/weather/w_history.php?town=okg). Для каждой метеостанции в европейской части России в ареале *P. fuscus* и *P. vespertinus* рассчитали средние значения MDT_{90} за два периода 1966 – 2010 и 2011 – 2020 гг., а для метеостанции Октябрьский городок ежегодные значения этого показателя в 1892 – 2020 гг. Оба вида близки по морфологическим и экологическим признакам, в том числе по пороговым значениям температуры, стимулирующей выход из состояния зимовки и начало нерестовых миграций (*P. fuscus*: Juszczak, 1974; Kowalevski, 1974; Nöllert, 1990; *P. vespertinus*: Yermokhin et al., 2015). Поэтому есть основания считать сходными закономерности их весенней фенологии.

Методика анализа внутривековой динамики температуры воды в период развития головастика. Температуру воды нерестового водоема в горизонте 0 – 0.5 м в период развития головастика (MTD_{90}) в 1892 – 2020 гг. устанавливали расчетным методом. Среднесуточную температуру воды в конкретную дату принимали равной средней температуре воздуха за предыдущие 10 сут. Причем расчетное значение в 2009 – 2020 гг. обладало высокой степенью сходимости и не имело статистически значимых отличий от фактических данных, получаемых с датчиков в нерестовых водоемах в эти годы. Расчетные значения температуры воды за 90 сут. развития сопоставляли с пороговым значением, при котором утрачивается половой диморфизм. Внутривековые тенденции изменения MTD_{90} анализировали методом линейной фильтрации с периодом 10 лет (норма для числа когорт, одновременно входящих в состав популяции *Pelobates*: Nöllert, 1990; Rot-Nikcevic et al., 2001; Nöllert et al., 2012), а для SDI_L – с периодом 30 лет (экологическая норма популяции этого вида).

Методика картографического анализа. Картографический материал обрабатывали с использованием пакета программ ArcMap системы ArcGIS Desktop 10.6.1 (Esri Inc., США). Интерполяцию раstra проводили методом построения сплайна.

Растровую модель поверхности строили в форме изолиний по пороговому значению MDT_{90} , выше которого наблюдается отсутствие полового диморфизма по длине тела для среднего значения этого показателя в 1966 – 2010 и 2011 – 2020 гг.

Методика статистической обработки материала. По размерно-весовым показателям (SVL и W_{live}) для выборок не обнаружено статистически значимых отклонений распределения переменных от нормального (критерий Шапиро – Уилка), поэтому при использовании описательной статистики применяли среднюю арифметическую, стандартное отклонение (SD) и размах варьирования ($min - max$). Выборочные средние сравнивали методом одномерного дисперсионного анализа (one-way ANOVA) при однородных дисперсиях или тот же метод в модификации Уэлча при отсутствии гомогенности дисперсий (критерий Ливена). Значимость отличий соотношения полов от 1:1 проверяли по критерию χ^2 . Статистические различия признавали значимыми при $P < 0.05$.

Согласованность варьирования $MDT_{10} - MDT_{90}$ и индекса полового диморфизма оценивали методом корреляционного анализа (корреляционный анализ, коэффициент корреляции Пирсона, r). Применяли простой регрессионный анализ для проверки степени влияния температуры развития головастика MTD_{90} на уровень развития размерного полового диморфизма. Статистическую значимость общей регрессии оценивали по коэффициенту детерминации (R^2), а линейность связи между параметрами по результатам одномерного дисперсионного анализа (ANOVA). Пороговое значение MTD_{90} , при котором вероятна утрата полового диморфизма метаморфов, установлено при решении полученного регрессионного уравнения относительно значения функции равного 0 (полное отсутствие полового диморфизма).

Статистическую обработку материала выполняли в пакетах программ PAST 3.21 (Hammer et al., 2001) и Statistica 6.1 (StatSoft Inc., ОК, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размеры метаморфов *P. vespertinus* по длине тела имели большой размах межгодового и межпопуляционного варьирования. Наименьшие средние размеры были характерны для особей, завершавших метаморфоз в популяциях озер Садок в 2009 г. и Черепашье в 2015 г. (23 – 25 мм при весе 1.5 – 2.0 г). В среднем наиболее крупные особи обнаружены на этой стадии развития в популяции озера Кругленькое в 2012 и 2018 гг. (37.5 – 38.7 мм при весе 7 – 8.5 г). Минимальная длина тела самок на стадии метаморфоза составляла 21.0 ($N = 3145$ экз.), а самцов – 21.5 мм ($N = 2916$ экз.); вес – 0.70 и 0.50 г соответственно. В целом максимальные значения длины тела не отличались – 44.0 мм (для самок и самцов), а вес составлял 13.65 и 13.43 г соответственно для самок и самцов (табл. 1).

Половой диморфизм по длине тела варьировал в диапазоне от 0 до 16.3%, а по весу от 0 до 36% с преобладанием по размерам самок в обоих случаях. Следует также отметить, что в 24% выборок самцы были несколько более массивны, по сравнению с самками (0.6 – 2.6% по длине тела и 2 – 16% по весу). Однако такие различия были статистически значимыми всего в одной выборке. Все подобные феномены обнаружены только в 2016 и 2018 гг. Напротив, статистически значимое

преобладание самок по длине и по весу тела были зарегистрированы почти в половине выборок (47%). В шести выборках из девяти с отсутствием полового диморфизма минимальная длина тела самцов (66%), достигших стадии метаморфоза, оказалась равной или даже превышала таковую у самок (см. табл. 1).

Таблица 1. Половой диморфизм метаморфов *Pelobates vespertinus* по размерным (*SVL*) и весовым (*W_{live}*) параметрам в различных локальных популяциях

Table 1. Sexual dimorphism of *Pelobates vespertinus* metamorphs by size (*SVL*) and weight (*W_{live}*) parameters in several local populations

Год / Year	<i>SVL</i> , мм		$\frac{F}{P}$	<i>SDI_L</i> , %	<i>W_{live}</i> , г		$\frac{F}{P}$	<i>SDI_W</i> , %
	Самки / Females	Самцы / Male			Самки / Females	Самцы / Male		
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Лебязье / Lebyazhye								
2012	<u>36.4±2.5</u> 27.6–44.0	<u>36.2±2.7</u> 29.0–42.2	<u>0.30</u> 0.59	0.55	<u>5.67±1.54</u> 2.87–2.97	<u>5.59±3.26</u> 2.39–11.64	<u>0.13</u> 0.71	1.43
2013	<u>32.4±2.5</u> 30.7–39.8	<u>32.4±2.5</u> 24.0–40.3	<u>0.10</u> 0.76	0	<u>4.31±1.23</u> 1.80–9.57	<u>4.32±1.12</u> 1.88–9.68	<u>0.008</u> 0.93	0.23
Садок / Sadok								
2009	<u>25.1±1.0</u> 23.2–27.7	<u>23.2±0.9</u> 22.1–28.4	<u>24.92</u> <0.0001	8.19	<u>1.80±0.20</u> 1.40–2.25	<u>1.45±0.19</u> 1.05–1.75	<u>64.03</u> <0.0001	24.14
2010	<u>33.6±1.7</u> 29.3–37.6	<u>31.2±1.9</u> 26.6–35.1	<u>160.30</u> <0.0001	7.69	<u>3.99±0.96</u> 0.70–6.20	<u>2.93±0.89</u> 0.50–4.50	<u>107.9</u> <0.0001	36.18
2011	<u>29.1±1.8</u> 24.8–34.7	<u>27.8±1.8</u> 21.3–31.9	<u>63.59</u> <0.0001	4.68	<u>2.74±0.43</u> 2.05–3.90	<u>2.42±0.36</u> 1.35–3.40	<u>86.25</u> <0.0001	13.22
2012	<u>30.2±2.3</u> 25.6–37.2	<u>29.7±1.7</u> 25.7–33.9	<u>4.28</u> <i>0.04</i>	1.68	<u>3.05±0.81</u> 1.88–5.65	<u>2.73±0.51</u> 1.64–5.05	<u>17.26</u> <0.0001	11.72
2013	<u>27.4±1.8</u> 23.3–30.5	<u>26.9±1.8</u> 22.8–30.6	<u>1.69</u> 0.20	1.86	<u>2.22±0.43</u> 1.34–3.09	<u>2.22±0.40</u> 1.50–3.15	<u>0.006</u> 0.94	0
2018	<u>35.9±1.5</u> 29.8–39.4	<u>36.1±1.5</u> 29.3–39.9	<u>1.49</u> 0.22	0.56*	<u>6.23±0.98</u> 3.40–8.46	<u>6.36±1.02</u> 3.63–8.75	<u>1.31</u> 0.25	2.09*
Коблово / Koblovo								
2010	<u>33.6±1.7</u> 29.3–37.6	<u>28.9±1.0</u> 27.1–31.6	<u>32.64</u> <0.0001	16.26	<u>2.59±0.19</u> 2.25–2.85	<u>2.15±0.25</u> 1.5–2.55	<u>32.83</u> <0.0001	20.47
Кругленькое / Kruglen'koe								
2011	<u>36.5±1.5</u> 32.1–40.0	<u>34.4±1.9</u> 27.6–38.6	<u>128.90</u> <0.0001	6.10	<u>5.46±0.55</u> 4.25–7.45	<u>4.87±0.56</u> 1.70–6.85	<u>92.66</u> <0.0001	12.11
2012	<u>38.7±3.3</u> 29.6–44.0	<u>37.5±3.1</u> 31.1–41.4	<u>4.45</u> 0.04	3.20	<u>8.48±2.49</u> 2.94–12.84	<u>7.01±2.31</u> 3.26–11.44	<u>12.15</u> 0.0006	20.97
2013	<u>26.9±2.1</u> 21.0–37.7	<u>27.0±2.0</u> 23.1–37.0	<u>0.60</u> 0.44	0.37	<u>2.14±0.67</u> 1.13–7.79	<u>2.17±0.64</u> 1.28–6.98	<u>0.54</u> 0.46	1.40
2018	<u>36.9±1.8</u> 28.1–42.3	<u>37.5±1.9</u> 32.8–44.0	<u>9.44</u> 0.002	1.63*	<u>7.27±1.48</u> 2.98–13.65	<u>7.61±1.57</u> 3.11–13.43	<u>4.96</u> 0.03	4.68*
Черепашье / Cherepashie								
2015	<u>25.4±1.5</u> 22.6–29.3	<u>25.3±1.4</u> 21.5–29.5	<u>0.21</u> 0.64	0.40	<u>2.00±0.39</u> 1.37–2.88	<u>2.00±0.27</u> 1.40–2.80	<u>5.95</u> 0.99	0.003
2016	<u>27.9±1.7</u> 25.7–30.2	<u>28.6±1.5</u> 26.7–30.8	<u>0.70</u> 0.42	2.51*	<u>3.11±0.64</u> 2.17–4.16	<u>3.60±0.41</u> 2.38–4.82	<u>1.60</u> 0.23	15.76*
2017	<u>32.8±1.4</u> 30.2–35.1	<u>32.9±1.6</u> 30.2–35.6	<u>0.02</u> 0.86	0.30	<u>5.07±0.59</u> 4.11–5.90	<u>4.95±0.74</u> 4.10–6.71	<u>0.27</u> 0.61	2.42

Окончание табл. 1
Table 1. Continuation

1	2	3	4	5	6	7	8	9
2018	$\frac{36.5 \pm 1.3}{31.7-40.4}$	$\frac{36.7 \pm 1.5}{28.6-40.1}$	$\frac{1.26}{0.26}$	0.55*	$\frac{6.97 \pm 0.95}{3.47-9.70}$	$\frac{7.10 \pm 0.98}{3.01-9.08}$	$\frac{1.07}{0.30}$	1.87*

Note. В числителе – среднее арифметическое и его стандартное отклонение, в знаменателе – размах варьирования (*min* – *max*); Прямым шрифтом даны результаты дисперсионного анализа при гомогенных дисперсиях (one-way ANOVA, *F*-test), курсивом – при отсутствии гомогенности дисперсий (one-way ANOVA, Welch *F*-test); * – в этих выборках длина тела и вес самцов были больше, чем у самок.

Note. The arithmetic mean and its standard deviation in the numerator, the range of variation (*min*–*max*) in the denominator; The results of analysis of variance with homogeneous variances (one-way ANOVA, *F*-test) and in the absence of homogeneity of variances (one-way ANOVA, Welch *F*-test) are given in straight font and in italics, respectively; * – the body length and weight of males were greater than those of females in these samples.

В популяциях с наибольшими временными диапазонами наблюдений потеря значимости различий между полами по длине и весу тела была характерна в выборках, полученных после 2012 г. В отдельные годы малая водность привела к полному пересыханию нерестового водоема, которое сопровождалось гибелью когорты головастиков бесхвостых амфибий до завершения ими метаморфоза. Такое явление регистрировали в популяциях озер Лебязье (в 2009 – 2011 гг.), Садок и Кругленькое (в 2014 – 2017 гг.). Эти негативные события нарушили непрерывность временных рядов данных.

Сбалансированность половой структуры когорты метаморфов чесночниц (соотношение полов не имело статистически значимых отличий от 1:1) обнаружена только в половине выборок. В большинстве несбалансированных выборок (в 77.8%) преобладали самки в соотношении 1.17 – 2.33:1, а в выборках со значимым преобладанием самцов соотношение полов было 1:1.69 и 2.76 (табл. 2).

Таблица 2. Соотношение полов в когорте метаморфов *Pelobates vespertinus* в различных локальных популяциях

Table 2. Sex ratio in the cohort of *Pelobates vespertinus* metamorphs in several local populations

Год / Year	N, экз. /		Соотношение полов / Sex ratio	χ^2 / P
	Самки / Females	Самцы / Male		
Лебязье / Lebyazhye				
2012	147	95	1.55:1	5.65 / 0.02
2013	923	789	1.17:1	5.25 / 0.02
Садок / Sadok				
2009	36	41	1:1.14	0.17 / 0.68
2010	279	127	2.20:1	29.49 / <0.0001
2011	198	546	1:2.76	89.10 / <0.0001
2012	167	118	1.42:1	4.25 / 0.04
2013	53	49	1.08:1	0.08 / 0.89
2018	174	142	1.23:1	1.62 / 0.20
Коблово / Koblovo				
2010	14	30	1:2.14	3.01 / 0.08
Кругленькое /				
2011	127	215	1:1.69	11.51 / 0.0007
2012	112	48	2.33:1	13.33 / 0.0003
2013	405	389	1.04:1	0.16 / 0.69
2018	277	162	1.71:1	15.33 / <0.0001
Черепашье / Cherepashie				
2015	42	37	1.14:1	0.16 / 0.68
2016	11	5	2.20:1	1.17 / 0.28
2017	19	13	1.46:1	0.57 / 0.45
2018	161	110	1.46:1	4.84 / 0.03

Примечание. Жирным шрифтом показаны уровни значимости $p < 0.05$.

Note. Significance levels of $p < 0.05$ are shown in bold.

Средняя температура воды в нерестовых водоемах сильно варьировала в течение первых 90 сут. личиночного развития чесночниц. Причем изменения уровня полового диморфизма происходили согласованно с этим параметром (коэффициент корреляции Пирсона, $N = 17$, $r = -0.84$, $P < 0.0001$). В течение всего периода развития чесночниц от откладки яиц до метаморфоза эта связь была отрицательной, т.е. чем выше была температура, тем меньше были размерные и весовые различия между самками и самцами. Статистически значимой согласованность варьирования этих показателей становилась по истечении 70 сут. личиночного развития (табл. 3).

Таблица 3. Корреляция уровня полового диморфизма по длине тела (SDI_L) у метаморфов *Pelobates vespertinus* со средней температурой воды за период развития (MDT , °C)

Table 3. Correlation of the sexual dimorphism level by body length (SDI_L) in the metamorphs of *Pelobates vespertinus* with the mean water temperature over the period of development (MDT , °C)

Параметр / Parameter	Период развития, сут. / Development period, days								
	10	20	30	40	50	60	70	80	90
r	-0.34	-0.47	-0.51	-0.61	-0.63	-0.65	-0.68	-0.71	-0.72
P	0.37	0.19	0.16	0.08	0.07	0.06	0.04	0.03	0.03

Примечание. Жирным шрифтом показаны уровни значимости $p < 0.05$.
Note. Significance levels of $p < 0.05$ are shown in bold.

Для проверки того, насколько значительно средняя температура воды за 90 сут. развития головастика (MDT_{90}) предсказывала уровень полового диморфизма (SDI), была использована простая линейная регрессия (табл. 4). Подобранная регрессионная модель была следующей:

$$SDI = 29.319 - 1.609 \times MDT_{90}.$$

Общая регрессия была статистически значимой ($R^2 = 0.66$, $F_{(1, 15)} = 29.68$, $P = 0.00007$). Установлено, что средняя температура за 90 сут. развития головастика значимо предсказывает уровень полового диморфизма ($\beta = -0.815$, $P < 0.0001$).

Таблица 4. Влияние средней температуры воды в течение 90 дней (MDT_{90} , °C) на индекс полового диморфизма по длине тела (SDI_L) метаморф *Pelobates vespertinus*

Table 4. Effect of mean development temperature during 90 days (MDT_{90} , °C) on the sexual size dimorphism index (SDI_L) of *Pelobates vespertinus* metamorphs

Предикторы / Predictors	Коэффициенты / Coefficients	SE	t	P -value
Интерсепт / Intercept	29.319	4.811	6.095	0.00002
MDT_{90}	-1.609	0.295	-5.448	0.00006

Из результатов регрессионного анализа следует, что при увеличении средней температуры воды за 90 сут. развития (MDT_{90}) на 1°C индекс полового диморфизма по длине тела сокращается на 1.61% (см. табл. 4) и становится равным нулю при переходе температуры воды через 18.2°C. Поэтому данное значение температуры воды было принято в качестве порогового при анализе географического распространения полового диморфизма в когорте метаморфов чесночницы Палласа в ареале вида.

Средняя температура воды на мелководьях нерестовых озер в долине р. Медведица в период развития головастика *P. vespertinus* (MDT_{90}) существенно повысилась в начале XXI в. и превысила пороговое значение 18.2°C после 2010 г. (рис. 1). По результатам реконструкции по параметрам регрессионной модели показано, что половой диморфизм метаморфов *P. vespertinus* (SDI) в первой половине XX в. (в период до начала потепления климата) составлял в среднем около 4%. С середины 1960-х гг. наблюдается его постепенное снижение и в течение 2011 – 2020 гг. половой диморфизм был вдвое меньше – около 2% (рис. 2). Причем в конце этого периода рассчитанные по регрессионной модели различия между самцами и самками чесночниц приближались к статистической погрешности измерений (0.3 мм), что соответствует фактическим данным по нескольким популяциям (см. табл. 1).

Сравнение распределения температурных условий развития головастика в европейской части России на фоне глобального потепления в 1966 – 2010 и 2011 – 2020 гг. демонстрирует существенное смещение изотермы 18.2°C к северу и западу (рис. 3). Так, анализ положения этой изотермы до 2010 г. показал, что часть ареала чесночницы Палласа, в которой формировались условия развития головастика, определяющие отсутствие полового диморфизма в период метаморфоза, была относительно компактной. Она располагалась в основном на юго-востоке в европейской части России.

Позднее, к 2020 г., эта площадь существенно расширилась и включала в дополнение к ранее занимаемой территории северные районы Краснодарского края, всю Ростовскую область, изолированный участок ареала на юго-западе и в центре Курской области, восточные районы Белгородской области, всю Воронежскую область, юго-восток Липецкой области, большую часть Тамбовской области, юго-восточные районы Республики Мордовия, Пензенскую область, кроме северо-востока, всю Саратовскую область, приволжские районы Ульяновской области, юг Республики Татарстан (за исключением окрестности метеостанции Чулпаново), всю Самарскую область, юг Республики Башкортостан, всю Оренбургскую об-

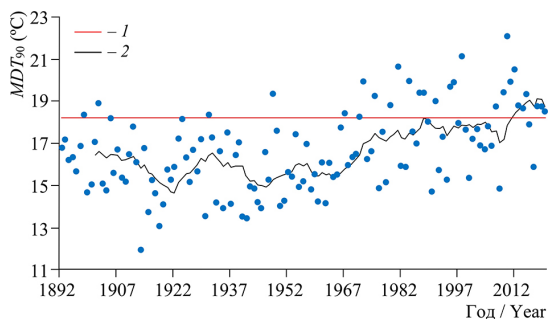


Рис. 1. Средняя температура воды на мелководьях нерестовых озер в долине р. Медведица в период развития головастика *Pelobates vespertinus* (MDT_{90}) в 1892 – 2020 гг. по результатам реконструкции: 1 – пороговое значение температуры воды ($MDT_{90} = 18.2^{\circ}\text{C}$), выше которого наблюдается отсутствие статистических значимых различий по длине тела (SVL) между самцами и самками в период метаморфоза (стадия 45 – 46 по Госнеру); 2 – тренд с линейной фильтрацией за 10 лет

Fig. 1. Mean water temperature in shallow waters of the spawning lakes in the Medveditsa river valley during the developmental period of *Pelobates vespertinus* tadpoles (MDT_{90}) in 1892–2020 (according to the results of our reconstruction): 1 – threshold value of water temperature ($MDT_{90} = 18.2^{\circ}\text{C}$), above which there are no statistically significant differences in body length (SVL) between males and females during metamorphosis (stage 45–46 according to Gosner); 2 – trend with linear filtering for 10 years

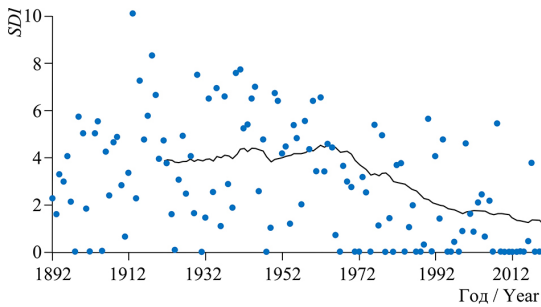


Рис. 2. Половой диморфизм метаморфов *Pelobates vespertinus* (SDI) в 1892 – 2020 гг. по результатам реконструкции по регрессионной модели его зависимости от температуры в период развития головастиков; черная линия – тренд с линейной фильтрацией за 30 лет

Fig. 2. Sexual dimorphism (SDI) of *Pelobates vespertinus* metamorphs in 1892–2020 according to the results of our reconstruction using a regression model of its temperature dependence during tadpole development; the black line denotes a trend with linear filtering for 30 years

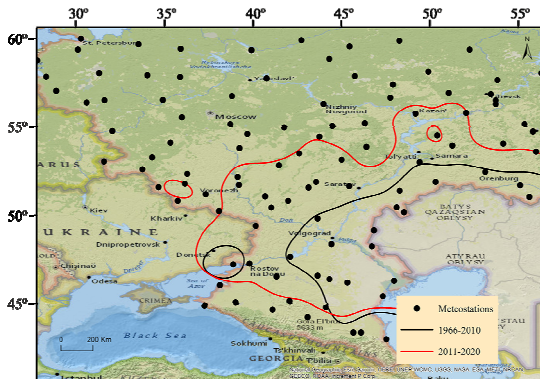


Рис. 3. Географическое смещение изотермы 18.2°C (MDT_{90}) в европейской части России и сопредельных территорий, отражающее изменение условий развития головастиков *Pelobates vespertinus* на мелководьях нерестовых водоемов в течение 2011 – 2020 гг. относительно предыдущего периода (1966 – 2010 гг.)

Fig. 3. Geographical shift of the 18.2°C isotherm (MDT_{90}) in the European Russia and adjacent territories, reflecting changes in the development conditions of *Pelobates vespertinus* tadpoles in shallow spawning waters during 2011–2020 relative to the previous period (1966–2010)

ласть). К 2020 г. западная граница аномалии проходит по линии Валуйки, Липецк, северная – Моршанск, Тамбов, Земетчино, Краснослободск, Кузнецк, Зеленодольск, Казань, Арск, Елабуга, Стерлитамак.

Наибольшее расширение зоны вероятного отсутствия полового диморфизма у метаморфов в условиях перегрева нерестовых водоемов характерно для юго-западной части ареала чесночницы Палласа. Так, по долготе Цимлянска произошло смещение изотермы 18.2°C на 218 км к югу, на 550 км к северу, а по широте – на 380 км к западу. Смещение изотермы на север было наибольшим по долготе метеостанций Россошь (на 475 км), Казань (380 км) и Серноводск (390 км), а наименьшим по долготе Пензы (190 км), а также в Предуралье (по долготе Сорочинска – 130 км и Оренбурга – 140 км). Меньшие сдвиги изотермы на север определялись, очевидно, значительно большей площадью территории, занимаемой лесами, на Приволжской возвышенности.

Во второй половине XX – начале XXI в. не охваченными аномальным повышением температуры воды в нерестовых водоемах в период развития головастиков оказалось Предкавказье (большая часть Краснодарского и Ставропольского краев, а также равнинная часть республик Северного Кавказа (Карачаево-Черкесской, Кабардино-Балкарской, Чеченской, Северной Осетии, Ингушетии и Дагестана).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате проведенного исследования установлено, что половой диморфизм по длине и весу тела характерен не только для половозрелых особей чесночницы Палласа (Ruchin, 2014; Yermokhin et al., 2016), но и для метаморфов. Указанное в дифференциальном диагнозе чесночницы Палласа отсутствие полового диморфизма по длине тела (Dufresnes et al., 2019), вероятно, следует считать полученным в результате методической ошибки. При выполнении теста на сравнение полов большая часть популяционных выборок (7 из 13), включенных в анализ как самцы (Dufresnes et al., 2019, Suppl. Materials, Table S1., 7 last lines), в действительности являются самками (Yermokhin, Tabachishin, 2011b). Причем ранее проведенное сравнение «западной» (*Pelobates fuscus*) и восточной (ныне *P. vespertinus*) форм чесночниц показало, что половой диморфизм более выражен у восточной формы, в том числе и по длине тела (Lada et al., 2005).

Размерно-весовой диморфизм в популяциях долины р. Медведицы лучше выражен у половозрелых особей, чем у метаморфов. Половой диморфизм особей, достигших половой зрелости и принимающих участие в размножении, практически всегда в пользу самок (Yermokhin et al., 2016), и взрослые особи по уровню полового диморфизма отличаются от сеголетков в среднем в три раза (9 против 3%; ANOVA, F -критерий: $F_{1, 36} = 13.69$, $P = 0.0007$), а по живому весу – 4.5 раза (41 против 9%; ANOVA, F критерий Уэлча при негомогенных дисперсиях: $F_{33,52} = 51.96$, $P < 0.0001$).

Впрочем, развитие головастиков в условиях перегрева нерестового водоема ($MDT_{90} > 18.2$ °C) может вести к утрате различий между полами по этим признакам. В течение последнего десятилетия (2011 – 2020 гг.) на фоне потепления климата произошло существенное расширение территории в пределах ареала вида, в которой в нерестовых водоемах складываются именно такие условия. Изотерма с $MDT_{90} = 18.2$ °C существенно сместилась к западу и к северу, а на отдельных участках, например в междуречье Волги и Камы, вероятно почти достигла северной границы ареала (см. рис. 3).

Степень полового размерного диморфизма у многих других видов животных также может быть подвержена влиянию экологических факторов (Shine, 1989). Локально действующие погодные и климатические факторы могут оказывать влияние на формировании размеров особей амфибий, определяя значительную часть их вариации (Romano, Ficetola, 2010), а также на уровень развития полового диморфизма (Schäuble, 2004). Большинство исследований показывает значимую отрицательную корреляцию температуры развития с размерами тела метаморфов бесхвостых амфибий (Berven, 1982; Atkinson, 1994; Angilletta, 2009). Сходные закономерности подтверждаются данными авторов статьи: наибольшие линейные и весовые размеры получены для метаморфов, развивавшихся в годы с аномально высоким уровнем паводка и заполнением котловин нерестовых водоемов более холодными паводковыми водами (2012 и 2018 гг.: см. табл. 1).

Для многих видов бесхвостых амфибий характерны наибольшие перспективы выживания более крупных особей, причем прошедших метаморфоз раньше остальных (Smith, 1987). Эта особенность позволяет предполагать дифференци-

альную выживаемость лишь наиболее крупных особей мужского пола (сопоставимых по размеру тела с самками) в условиях перегрева нерестового водоёма как одну из возможных причин утраты полового диморфизма на стадии метаморфоза.

В целом для популяций холоднокровных животных наблюдается прямая связь между величиной полового диморфизма и размерами особей (Adams et al., 2020). Эта закономерность известна как правило Ренша (Rensch, 1950) и у бесхвостых амфибий выражена относительно редко, нерегулярно, в основном у видов с самками, преобладающими по размеру над самцами (Han, Fu, 2013). Однако в популяциях чесночницы Палласа она не находит подтверждения, по крайней мере, для когорты метаморфов. Отсутствует согласованность варьирования уровня полового диморфизма (SDI_L) с размерами тела (коэффициент корреляции Пирсона, r : $P = 0.88$), что вполне сопоставимо с результатами, полученными для некоторых других видов бесхвостых амфибий (Lyarkov, 2012; Liao et al., 2013).

Особый интерес вызывает гипотеза о сроках возникновения размерных различий между головастиками в ходе их развития, которые, вероятно, появляются не раньше начала морфологической и функциональной дифференцировки гонад. Для большинства видов бесхвостых амфибий базовым типом скорости дифференциации яйчников принят ход этого процесса, характерный у *Rana temporaria* (Ogielska, Kotusz, 2003). При таком типе скорости половая дифференциация гонад этого вида бесхвостых амфибий наступает по истечении около 78% от общей длительности развития головастика до достижения стадии 45 – 46 по Госнеру (завершение метаморфоза). Применение такого соотношения к развитию чесночниц позволяет предполагать, что половая дифференциация гонад у головастика происходит после прохождения более 60 сут. от оплодотворения яиц. Корреляционный анализ полового диморфизма по длине тела со средней температурой за период развития показал, что статистически значимое согласованное варьирование двух параметров начинает формироваться именно в этом диапазоне времени (см. табл. 3). Полученные закономерности хорошо согласуются с гипотезой о наличии периода особой чувствительности к инверсии пола при формировании гонад (thermosensitive period, TSP) не только у рептилий (Charnier, 1966; Lance, 2009), но и у бесхвостых амфибий (Flament et al., 2011).

Вероятной причиной сокращения полового диморфизма у чесночницы Палласа также может быть реверсия пола (несоответствие фенотипического и генотипического пола). Это явление довольно широко распространено среди бесхвостых амфибий. Так, в популяциях *Pelobates fuscus* на севере Франции прецедент реверсии предполагался из-за аномального соотношения полов среди особей, принимавших участие в размножении (в двух из семи когорт присутствовали почти исключительно самцы: Eggert, Guyétant, 1999).

Одной из наиболее частых причин реверсии пола у бесхвостых амфибий считается аномально высокая температура воды в нерестовом водоёме в период развития головастика (Witschi, 1929; Piquet, 1930; Uchida, 1937; Dournon et al., 1990; Wallace et al., 1999; Chardard et al., 2004; Eggert, 2004; Flament, 2016). В конце XX в. еще высказывались сомнения в возможности регулярного действия температуры, выходящей за пределы нормы, на развитие головастика конкретного вида настолько, что она способна повлиять на определение пола не только в лаборатор-

ном эксперименте, но и в природной среде (Hayes, 1998). Однако на фоне современного феноменального уровня потепления в умеренных широтах роль этого фактора уже не отрицается. Очевидно, что он будет только усиливаться и может оказать существенное влияние на баланс генотипических полов в популяциях, а также на перспективы их выживания (Flament et al., 2011; Bókony et al., 2017; Ruiz-García et al., 2021; Ujszegi et al., 2022).

В настоящее время при формировании выборок и анализе размерного полового диморфизма в популяциях экологи практически всегда опираются на фенотипическое определение пола. Однако неизвестно сохраняют ли метаморфы бесхвостых амфибий с реверсией пола размерно-весовые параметры генотипического пола. Если самки после реверсии пола, формируя гонады самцов, сохраняют размерные и весовые признаки генотипического пола, можно предполагать использование в исследованиях нестратифицированных по генотипическому полу выборок и, как следствие, существенное влияние такого дизайна исследования на уровень размерного диморфизма между фенотипическими (но не генотипическими) полами в популяциях амфибий.

При высыхании нерестового водоема, в котором происходит развитие головастиков амфибий, кроме роста температуры воды неизбежно происходит сопряженное с ним увеличение концентрации солей. В ходе экспериментального исследования Lambert et al. (2017) установили еще один экологический фактор, способный устранять размерно-весовой половой диморфизм метаморфов: увеличенная концентрация хлоридов при развитии головастиков *Rana sylvatica* в водоеме с подстилкой из листьев дуба (что соответствует условиям наших модельных нерестовых водоемов чесночниц).

Таким образом, половой диморфизм по длине и весу тела самцов и самок чесночницы Палласа – широко распространенная особенность популяций этого вида бесхвостых амфибий, характерная не только для особей, достигших половой зрелости, но и для метаморфов. Однако уровень его развития может подвергаться существенной трансформации температурными условиями в период развития головастиков в нерестовом водоеме. Тем не менее, отсутствуют достаточные основания для исключения размерно-весового диморфизма даже на стадии метаморфов из числа диагностических признаков вида. Пороговое значение средней температуры за период развития до стадии метаморфоза, при котором у метаморфов утрачивается половой диморфизм, составляет 18.2°C. На фоне потепления климата в течение последнего десятилетия (2011 – 2020 гг.) происходит значительное расширение площади ареала этого вида, подверженной воздействию аномально высокой температуры воды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Adams D. C., Glynne E., Kaliontzopoulou A. Interspecific allometry for sexual shape dimorphism: Macroevolution of multivariate sexual phenotypes with application to Rensch's Rule. *Evolution*, 2020, vol. 74, iss. 9, pp. 1908–1922. <https://doi.org/10.1111/evo.14049>
- Angilletta M. J. *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford, Oxford University Press, 2009. 302 p.

- Arietta A. Z. A., Freidenburg L. K., Urban M. C., Rodrigues S. B., Rubinstein A., Skelly D. K. Phenological delay despite warming in wood frog *Rana sylvatica* reproductive timing: A 20-year study. *Ecography*, 2020, vol. 43, iss. 12, pp. 1791–1800. <https://doi.org/10.1111/ecog.05297>
- Atkinson D. Temperature and organism size – a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research*, 1994, vol. 25, pp. 1–58. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60212-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60212-3)
- Berven K. A. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica* II. An experimental analysis of larval development. *Oecologia*, 1982, vol. 52, iss. 3, pp. 360–369.
- Bókony V., Kövér S., Nemesházi E., Liker A., Székely T. Climate-driven shifts in adult sex ratios via sex reversals: The type of sex determination matters. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2017, vol. 372, iss. 1729, article no. 20160325. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0325>
- Chardard D., Penrad-Mobayed M., Chesnel A., Pieau C., Dournon C. Thermal sex reversals in amphibians. In: Valenzuela N., Lance V. A., eds. *Temperature-Dependent Sex Determination in Vertebrates*. Smithsonian, Smithsonian Institution Scholarly Press, 2004, pp. 59–67 <https://doi.org/10.5479/si.9781944466213>
- Charnier M. Action of temperature on the sex ratio in the *Agama agama* (Agamidae, Lacertilia) embryo. *Comptes Rendus des Seances de la Societe de Biologie et de Ses Filiales*, 1966, vol. 160, pp. 620–622.
- Corn P. S. Straight-line drift fences and pitfall traps. In: Heyer W. R., Donnelly M. A., McDiarmid R. W., Hayek L.-A., Foster M. S., eds. *Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians*. Washington, Smithsonian Institution Press, 1994, pp. 109–117.
- Dournon C., Houillon C., Pieau C. Temperature sex-reversal in amphibians and reptiles. *International Journal of Developmental Biology*, 1990, vol. 34, pp. 81–92.
- Dufresnes C., Strachinis I., Tzoras E., Litvinchuk S. N., Denoël M. Call a spade a spade: Taxonomy and distribution of *Pelobates*, with description of a new Balkan endemic. *ZooKeys*, 2019, vol. 859, pp. 131–158. <https://doi.org/10.3897/zookeys.859.33634>
- Eggert C. Sex determination: The amphibian models. *Reproduction Nutrition Development*, 2004, vol. 44, no. 6, pp. 539–549. <https://doi.org/10.1051/rnd:2004062>
- Eggert C., Guyétant R. Age structure of a spadefoot toad *Pelobates fuscus* (Pelobatidae) population. *Copeia*, 1999, vol. 1999, no. 4, pp. 1127–1130. <https://doi.org/10.2307/1447991>
- Ermokhin M. V., Tabachishin V. G. Size and sex structure dynamics of *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) toadlets in the Medveditsa River floodplain. *Current Studies in Herpetology*, 2010, vol. 10, iss. 3–4, pp. 101–108 (in Russian).
- Flament S. Sex reversal in amphibians. *Sexual Development*, 2016, vol. 10, iss. 5–6, pp. 267–278. <https://doi.org/10.1159/000448797>
- Flament S., Chardard D., Chesnel A., Dumond H. Sex determination and sexual differentiation in amphibians. In: Norris D. O., Lopez K. H., eds. *Hormones and Reproduction of Vertebrates. Vol. 2: Amphibians*. London, Academic Press, 2011, pp. 1–19. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-374931-4.10001-x>
- Green T., Das E., Green D. M. Springtime emergence of overwintering toads, *Anaxyrus fowleri*, in relation to environmental factors. *Copeia*, 2016, vol. 104, iss. 2, pp. 393–401. <https://doi.org/10.1643/CE-15-323>
- Hagen ten L., Rodríguez A., Menke N., Göcking C., Bisping M., Frommolt K.-H., Ziegler T., Bonkowski M., Vences M. Vocalizations in juvenile anurans: Common spadefoot toads (*Pelobates fuscus*) regularly emit calls before sexual maturity. *The Science of Nature*, 2016, vol. 103, iss. 9–10, article no. 75. <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1401-0>
- Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 2001, vol. 4, no. 1, pp. 1–9.

- Han X., Fu J. Does life history shape sexual size dimorphism in anurans? A comparative analysis. *BMC Evolutionary Biology*, 2013, vol. 13, iss. 1, article no. 27. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-27>
- Hayes T. B. Sex determination and primary sex differentiation in amphibians: Genetic and developmental mechanisms. *Journal of Experimental Zoology*, 1998, vol. 281, iss. 5, pp. 373–399.
- Juszczyk W. *Plazy i Gady Krajowe*. Warszawa, PWN, 1974. 721 p.
- Kowalewski L. Observations on the phenology and ecology of amphibia in the region of Częstochowa. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 1974, vol. 19, pp. 391–460.
- Kupfer A. Sexual size dimorphism in amphibians: an overview. In: Fairbairn D. J., Blanckenhorn W. U., Székely T., eds. *Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. New York, Oxford University Press, 2007, pp. 50–59.
- Lada G. A., Borkin L. J., Litvinchuk S. N. Morphological variation in two cryptic forms of the common Spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) from Eastern Europe. *Russian Journal of Herpetology*, 2005, vol. 12, suppl., pp. 53–56.
- Lambert M. R., Stoler A. B., Smylie M. S., Relyea R. A., Skelly D. K. Interactive effects of road salt and leaf litter on wood frog sex ratios and sexual size dimorphism. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2017, vol. 74, iss. 2, pp. 141–146. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0324>
- Lance V. A. Is regulation of aromatase expression in reptiles the key to understanding temperature-dependent sex determination? *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 2009, vol. 311A, iss. 5, pp. 314–322. <https://doi.org/10.1002/jez.465>
- Liao W. B., Zeng Y., Zhou C. Q., Jehle R. Sexual size dimorphism in anurans fails to obey Rensch's rule. *Frontiers Zoology*, 2013, vol. 10, article no. 10. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-10-10>
- Lovich J. E., Gibbons J. W. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth, Development and Aging*, 1992, vol. 56, iss. 3, pp. 269–281.
- Lyapkov S. M. Geographical variability and sex differences in body length and age composition in grass frog: Formation and patterns of manifestation. *Principles of Ecology*, 2012, vol. 1, no. 2, pp. 22–44 (in Russian).
- Lyapkov S. M., Kornilova M. B., Marchenkovskaya A. A., Missura A. N., Gasso V. Y. Peculiarities of age composition, size sexual differences and reproductive characteristics in *Rana arvalis* populations from southern part of the range. In: Dujsebajeva T. N., ed. *Herpetological Researches in Kazakhstan and Adjacent Countries*. Almaty, ACBK–SOPK, 2010, pp. 150–165 (in Russian).
- Miaud C., Guyétant R., Elmberg J. Variations in life-history traits in the common frog *Rana temporaria* (Amphibia: Anura): A literature review and new data from the French Alps. *Journal of Zoology*, 1999, vol. 249, iss. 1, pp. 61–73. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb01060.x>
- Monnet J. M., Cherry M. I. Sexual size dimorphism in anurans. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 2002, vol. 269, iss. 1507, pp. 2301–2307. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2170>
- Nali R. C., Zamudio K. R., Haddad C. F. B., Prado C. P. A. Size-dependent selective mechanisms on males and females and the evolution of sexual size dimorphism in frogs. *The American Naturalist*, 2014, vol. 184, iss. 6, pp. 727–740. <https://doi.org/10.1086/678455>
- Nöllert A. Die Knoblauchkröte. *Neue Brehm-Bücherei*, 1990, Bd. 561. 144 S.
- Nöllert A., Grossenbacher K., Laufer H. *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) – Knoblauchkröte. In: Grossenbacher K., ed. *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 5/I, *Froschlurche (Anura)*. I. Wiebelsheim, AULA-Verlag GmbH, 2012, pp. 465–562.
- Ogińska M., Kotusz A. Pattern and rate of ovary differentiation with reference to somatic development in anuran amphibians. *Journal of Morphology*, 2003, vol. 259, iss. 1, pp. 41–54. <https://doi.org/10.1002/jmor.10162>

- Oldham R. S. Initiation of breeding behavior in the American toad, *Bufo americanus*. *Canadian Journal of Zoology*, 1969, vol. 47, pp. 1083–1108.
- Piquet J. Détermination du sexe chez les batraciens en fonction de la température. *Revue Suisse de Zoologie*, 1930, vol. 37, pp. 173–281.
- Reading C. J. The effect of winter temperatures on the timing of breeding activity in the common toad *Bufo bufo*. *Oecologia*, 1998, vol. 117, iss. 4, pp. 469–475. <https://doi.org/10.1007/s004420050682>
- Rensch B. Die Abhängigkeit der relativen Sexualdifferenz von der Körpergröße. *Bonner Zoologische Beiträge*, 1950, Bd. 1, S. 58–69.
- Romano A., Ficetola G. F. Ecogeographic variation of body size in the spectacled salamanders (*Salamandrina*): Influence of genetic structure and local factors. *Journal of Biogeography*, 2010, vol. 37, iss. 12, pp. 2358–2370. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02369.x>
- Rot-Nikčević I., Sidorovsca V., Džukić G. V., Kalezić M. L. Sexual size dimorphism and life history traits of two European Spadefoot toads (*Pelobates fuscus* and *P. syriacus*) in allopatry and sympatry. *Annales, Series Historia Naturalis*, 2001, vol. 11, iss. 1, pp. 107–120.
- Ruchin A. B. Ecology of amphibians and reptiles of Mordovia. Report 1. Pallas' spadefoot, *Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771). *Proceedings of the Mordovia State Nature Reserve*, 2014, vol. 12, pp. 337–349 (in Russian).
- Ruiz-García A., Roco, Á. S., Bullejos M. Sex differentiation in amphibians: Effect of temperature and its influence on sex reversal. *Sexual Development*, 2021, vol. 15, iss. 1–3, pp. 157–167. <https://doi.org/10.1159/000515220>
- Schäuble C. S. Variation in body size and sexual dimorphism across geographical and environmental space in the frogs *Limnodynastes tasmaniensis* and *L. peronii*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2004, vol. 82, iss. 1, pp. 39–56.
- Shine R. Sexual selection and sexual dimorphism in the amphibia. *Copeia*, 1979, vol. 1979, iss. 2, pp. 297–306. <https://doi.org/10.2307/1443418>
- Shine R. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: A review of the evidence. *Quarterly Review of Biology*, 1989, vol. 64, iss. 4, pp. 419–461. <https://doi.org/10.1086/416458>
- Smith D. C. Adult recruitment in chorus frogs: Effects of size and date at metamorphosis. *Ecology*, 1987, vol. 68, iss. 2, pp. 344–350. <https://doi.org/10.2307/1939265>
- Stănescu F., Forti L. R., Cogălniceanu D., Márquez R. Release and distress calls in European spadefoot toads, genus *Pelobates*. *Bioacoustics*, 2019, vol. 28, iss. 3, pp. 224–238. <https://doi.org/10.1080/09524622.2018.1428116>
- Uchida T. Studies on the sexuality of amphibia III. Sex-transformation in *Hynobius retardus* by the function of high temperature. *Journal of the Faculty of Science Hokkaido Imperial University, Series VI. Zoology*, 1937, vol. 6, pp. 59–71.
- Ujszegi J., Bertalan R., Ujhegyi N., Verebélyi V., Nemesházi E., Mikó Z., Kásler A., Herczeg D., Szederkényi M., Vili N., Gál Z., Hoffmann O. I., Bókony V., Hettyey A. “Heat waves” experienced during larval life have species-specific consequences on life-history traits and sexual development in anuran amphibians. *Science of The Total Environment*, 2022, vol. 835, article no. 155297. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.155297>
- Wallace H., Badawy G. M. I., Wallace B. M. N. Amphibian sex determination and sex reversal. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 1999, vol. 55, iss. 7, pp. 901–909. <https://doi.org/10.1007/s000180050343>
- Wells K. D. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. Chicago, University of Chicago Press, 2007. 1400 p.
- Williams D. D. *The Ecology of Temporary Waters*. Dordrecht, Springer, 1987. 206 p.
- Witschi E. Studies on sex differentiation and sex determination in amphibians II. Sex reversal in female tadpoles of *Rana sylvatica* following application of high temperature. *Journal of Experimental Zoology*, 1929, vol. 52, pp. 267–291.

Woolbright L. L. Sexual selection and size dimorphism in anuran amphibia. *American Naturalist*, 1983, vol. 121, iss. 1, pp. 110–119.

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. Abundance accounting result convergence of *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) migrating toadlets at full and partial enclosing of a spawning waterbody by drift fences with pitfalls. *Current Studies in Herpetology*, 2011a, vol. 11, iss. 3–4, pp. 121–131 (in Russian).

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. Reproductive parameters of females *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) as functions of size and weight characteristics. *Current Studies in Herpetology*, 2011b, vol. 11, iss. 1–2, pp. 28–39 (in Russian).

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. False spring in the spawning migrations of spadefoot toads (*Pelobates*, Anura): Distribution in the European Russia and the phenomenon scale in 2020. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022a, no. 1, pp. 3–16 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-1-3-16>

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. False spring in the Southeastern European Russia and anomalies of the phenology of spawning migrations of the Pallas' spadefoot toad *Pelobates vespertinus* (Pelobatidae, Amphibia). *Russian Journal of Herpetology*, 2022b, vol. 29, no. 4, pp. 206–214.

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. Environmental predictors of the onset of spawning migration in *Pelobates vespertinus* (Anura: Pelobatidae). *South American Journal of Herpetology*, 2023, vol. 29, pp. 18–26. <https://doi.org/10.2994/SAJH-D-21-00003.1>

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Bogoslovsky D. S., Ivanov G. A. Noninvasive sex determination of spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) toadlets by morphometric and weigh characteristics. *Current Studies in Herpetology*, 2012, vol. 12, iss. 1–2, pp. 40–48 (in Russian).

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. Body condition dynamics of *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura) toadlets during their migration from spawning waterbodies. *Current Studies in Herpetology*, 2015a, vol. 15, iss. 1–2, pp. 39–54 (in Russian).

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. Spawning migration phenology of the spadefoot toad *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) in the valley of the Medveditsa River (Saratov Oblast). *Biology Bulletin*, 2015b, vol. 42, no. 10, pp. 931–936. <https://doi.org/10.1134/S1062359015100040>

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. Long-term dynamics of the size-weight and sexual structure in populations of *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae) in the Medveditsa River valley (Saratov Region). *Current Studies in Herpetology*, 2016, vol. 16, iss. 3–4, pp. 113–122 (in Russian).

Zhang L., Lu X. Sexual size dimorphism in anurans: Ontogenetic determination revealed by an across-species comparison. *Evolutionary Biology*, 2013, vol. 40, iss. 1, pp. 84–91. <https://doi.org/10.1007/s11692-012-9187-2>

**Sexual dimorphism of the Pallas spadefoot toad
(*Pelobates vespertinus*: Anura, Pelobatidae) metamorphs
is reduced when tadpoles are developed in an overheated water body**

М. В. Yermokhin ^{1✉}, V. G. Tabachishin ²

¹ *Saratov State University*

83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia

² *Saratov Branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences*

24 Rabochaya St., Saratov 410028, Russia

Received: March 22, 2024 / revised: May 28, 2024 / accepted: May 29, 2024 / published: September 30, 2024

Abstract. Our survey was carried out in five local populations of *Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771) in the floodplain of the Medveditsa river (Russia, Saratov region, Lysogorsky district) in 2009–2018. We have found that the sexual dimorphism in body length (SDI_L) and weight (SDI_W) of males and females of the Pallas spadefoot toad is a widespread feature of populations of this anuran amphibian species, characteristic not only among sexually mature individuals, but also among metamorphs. In metamorph populations, sexual dimorphism averages 3% and 9% in body length and live weight, respectively. It is less pronounced in metamorphs than in sexually matured individuals (by 3 and 4.5 times, respectively). The sexual dimorphism development level may undergo a significant transformation by temperature conditions during the tadpole development period in the spawning lake. The threshold value of the average temperature for the period of development up to the stage of metamorphosis (MDT_{90}), at which any differences between males and females in body length are lost in metamorphs, is 18.2°C. Against the background of climate warming over the past decade (2011–2020), there has been a significant expansion of the range area of this species, which is exposed to abnormally high water temperatures. Nevertheless, size–weight sexual dimorphism, even at the stage of metamorphosis, should hardly be excluded from the list of diagnostic characters of the species.

Keywords: Pallas spadefoot toad, sexual dimorphism, metamorphs, spawning pond, temperature regime

Ethics approval and consent to participate. Animal protocols were approved by the Bioethics Committee of Saratov State University (protocol No. 9 dated May 14, 2024).

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

For citation: Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. Sexual dimorphism of the Pallas spadefoot toad (*Pelobates vespertinus*: Anura, Pelobatidae) metamorphs is reduced when tadpoles are developed in an overheated water body. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 3, pp. 304–322 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-304-322>

✉ *Corresponding author.* Department of Animal Morphology and Ecology, Saratov State University, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Mikhail V. Yermokhin: <https://orcid.org/0000-0001-6377-6816>, yermokhinmv@yandex.ru; Vasily G. Tabachishin: <https://orcid.org/0000-0002-9001-1488>, tabachishinvg@sevin.ru.

Оригинальная статья

УДК 574.5.579.68

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-323-330>

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ ГЕТЕРОТРОФНОГО БАКТЕРИОПЛАНКТОНА В УСТЬЕВОЙ ЧАСТИ УСИНСКОГО ЗАЛИВА КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Е. С. Краснова ✉, М. В. Уманская

*Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, г. Тольятти, ул. Комзина, д. 10*

Поступила в редакцию 01.06.2023 г., после доработки 13.02.2024 г., принята 14.02.2024 г., опубликована 30.09.2024 г.

Аннотация. Представлены данные многолетних наблюдений за развитием бактериопланктона в устьевом участке Усинского залива Куйбышевского водохранилища в летне-осенний период. Общая численность гетеротрофного бактериопланктона изменялась в пределах $(1.61 - 7.44) \times 10^6$ кл./мл, биомасса – 39.01 – 249.53 мкгС/л, что соответствует III – V классам качества воды. В период с 2010 до 2017 гг. общая численность гетеротрофного бактериопланктона немонотонно снижалась, а начиная с 2021 г. зафиксировано ее существенное увеличение. В составе гетеротрофного бактериопланктона преобладали одиночные свободноплавающие клетки, преимущественно кокки и коккобациллы, однако во время цветения цианобактерий доля палочковидных клеток в численности закономерно увеличивалась. В летние месяцы в воде присутствовали пикоцианобактерии и частицы пикодетрита, однако их вклад в общий органический углерод пикосестона был незначителен.

Ключевые слова: гетеротрофные бактерии, автотрофный пикопланктон, пикодетрит, Усинский залив, Куйбышевское водохранилище

Финансирование. Работа выполнена в рамках темы государственного задания Института экологии Волжского бассейна РАН – филиала Самарского научного центра РАН (№ 122032500063-0).

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

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Краснова Е. С., Уманская М. В. Многолетняя динамика развития гетеротрофного бактериопланктона в устьевой части Усинского залива Куйбышевского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2024. № 3. С. 323 – 330. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-323-330>

✉ Для корреспонденции. Лаборатория биоразнообразия Института экологии Волжского бассейна РАН.

ORCID и e-mail адреса: Краснова Екатерина Сергеевна: <https://orcid.org/0000-0002-4062-9714>, Krasnova-eck@mail.ru;
Уманская Марина Викторовна: <https://orcid.org/0000-0003-2097-4913>, mvumansk67@gmail.com.

ВВЕДЕНИЕ

Река Уса относится к равнинным рекам, берущим начало на восточных склонах Приволжской возвышенности, впадает в Куйбышевское водохранилище, образуя Усинский залив. На правобережной стороне залива расположен НП «Самарская Лука», преимущественно зоны хозяйственного и рекреационного назначения, что и определяет особенности антропогенного воздействия на экосистему залива. Основными источниками антропогенного загрязнения являются сбросы коммунально-бытовых сточных вод сельских, городских поселений и различных лагерей отдыха и турбаз, не оборудованных системами канализации бытовых отходов, а также поверхностный сток с сельскохозяйственных угодий. Кроме того, Усинский залив подвержен сильному влиянию Жигулевской ГЭС и Приплотинного плеса Куйбышевского водохранилища. Таким образом, устьевой участок залива испытывает на себе влияние всей совокупности перечисленных факторов.

Микроорганизмы являются основными участниками процессов, происходящих в водоемах, таких как круговорот органического вещества и трансформация элементов (Drabkova, 1981; Romanenko, 1985; Romanenko, 2023). Большую часть планктонных бактерий составляют гетеротрофные бактерии, питающиеся готовыми органическими веществами. Им принадлежит главная роль в разложении (деструкции) органического вещества. Кроме того, гетеротрофные бактерии являются важным пищевым объектом в водоёмах для микрозоопланктона, включая простейших (Callieri et al., 2002; Kopylov, Kosolapov, 2008; Gilbert, 2022; Weisse et al., 2021). Наряду с ними в планктоне присутствуют автотрофные пикоцианобактерии, которые могут вносить существенный вклад в формирование биомассы и продукции фитопланктона. Благодаря своим небольшим размерам пикоцианобактерии имеют преимущества перед более крупным фитопланктоном в скорости поглощения биогенных элементов и солнечной энергии. Кроме того, они наряду с гетеротрофными бактериями входят в рацион организмов микрозоопланктона (Stockner, 1991; Callieri et al., 2002; Callieri, 2008; Somogyi et al., 2020).

В целом автотрофный и гетеротрофный бактериопланктон является постоянным компонентом водных экосистем, а его вклад в суммарную биомассу планктона и степень участия в планктонных пищевых сетях существенно зависят от условий среды и типа водного объекта (Raven, 1998; Krasnova, Umanskaya, 2021; Romanenko, 2023; Chkili et al., 2024). Количественные и функциональные показатели бактериопланктона объективно отражают трофический статус водоемов и позволяют оценить их экологическое состояние.

Цель работы – исследовать развитие гетеротрофного и автотрофного бактериопланктона в условиях сильной антропогенной нагрузки в сезонном и многолетнем аспектах на примере устьевого участка залива равнинного водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Методы отбора и анализа проб. Исследования проводили в летне-осенние периоды с 2010 по 2022 г. в устьевом участке Усинского залива Куйбышевского водохранилища. На протяжении большей части исследованного периода отбирались интегральные пробы. Исключение составили июль 2011, август 2014 и сен-

тябрь 2015 гг., когда были отобраны пробы из поверхностного и придонного горизонтов. Одновременно с отбором проб на бактериопланктон измеряли температуру воды на всех горизонтах отбора проб. Отобранные пробы фиксировали стерильным раствором формалина до конечной концентрации 4%. Для учета бактериопланктона, автотрофного пикопланктона (АПП) и пикодетрита пробы воды концентрировали фильтрованием через мембранные нитроцеллюлозные фильтры с диаметром пор 0.2 мкм.

Общую численность бактериопланктона и количество пико- и нанодетритных частиц определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома DAPI (Porter, Feig, 1980; Mostajir et al., 1995; Chateauvert et al., 2012). Численность АПП определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием синего и зеленого фильтров возбуждения для обнаружения автофлуоресценции фотосинтетических пигментов. В составе АПП были учтены все клетки с размером менее 3 мкм. Размеры клеток бактерий, АПП и частиц детрита оценивали с помощью программы анализа изображений UTHSCSA Image Tools 3.00 (UTHSCSA, USA). Удельную массу клеток принимали равной единице, общую биомассу рассчитывали по (Kuznetsov, 1989). Биомассу выражали в единицах органического углерода и рассчитывали исходя из данных по содержанию углерода в клетках бактерий и частицах детрита (Mostajir et al., 1995; Kopylov, Kosolapov, 2008). Препараты просматривали при увеличении $\times 1000$ на микроскопе Leica DM 5500 B (Leica Microsystems, Germany). Класс качества воды по бактериологическим показателям оценивали в соответствии с классификацией (RD 52.24.309-92, 1992).

Зависимость микробиологических показателей от температуры воды определяли с помощью корреляционного анализа (коэффициент корреляции Пирсона r). Статистическая обработка и визуализация данных выполнены в пакетах программ Statistica 6.1 (StatSoft Inc., OK, USA) и Excel 12.0 (Microsoft Corp., USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Гетеротрофный бактериопланктон. В период наблюдений в устьевой части Усинского залива общая численность гетеротрофного бактериопланктона (ОЧБ) и его биомасса варьировали в довольно широких пределах ($(1.61 - 7.44) \times 10^6$ кл./мл и 39.01 – 249.53 мкгС/л соответственно). В среднем ОЧБ была равна $4.22 \pm 2.03 \times 10^6$ кл./мл; а общая биомасса составляла 112.24 ± 71.55 мкгС/л. Коэффициент вариации составил 48.1% (численности) и 63.7% (биомассы), что свидетельствует об относительно небольшой вариабельности бактериопланктона. Как и следовало ожидать, ОЧБ достоверно коррелировала с температурой воды ($r = 0.92$, $p < 0.001$). При расчете коэффициента корреляции в случае интегральных проб использовали среднюю температуру для столба воды, в остальных случаях – температуру горизонта отбора пробы. В период с 2010 до 2017 г. общая численность гетеротрофного бактериопланктона немонотонно снижалась, а в 2021 – 2022 гг. зафиксировано ее существенное увеличение. Наибольшая ОЧБ за весь период наблюдений была зарегистрирована в августе 2022 г. (рис. 1). Средний объем бактериальных клеток Усинского залива составил 0.129 ± 0.06 мкм³.

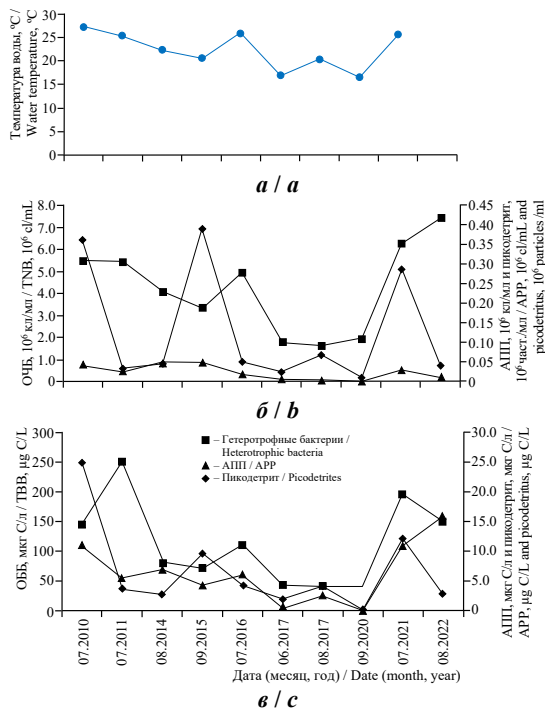


Рис. 1. Многолетняя динамика изменения температуры воды (а), численности (б) и биомассы (в) гетеротрофного бактериопланктона, АПП и пикодетритных частиц в устьевом участке Усинского залива. ОЧБ – общая численность гетеротрофных бактерий, ОББ – общая биомасса гетеротрофных бактерий. Для интегральных проб на графике дана средняя температура для столба воды. В июле 2011, августе 2014 и сентябре 2015 гг., когда были отобраны только поверхностные и придонные пробы, на графиках приведены средние значения для температуры, бактерий, АПП и детрита

Fig. 1. Long-term dynamics of changes in water temperature (a), the abundance (b) and biomass (c) of heterotrophic bacterioplankton, autotrophic picoplankton (APP) and picodetrital particles in the mouth area of the Usinsky Bay. TNB is the total numbers of heterotrophic bacteria, TBB is the total biomass of heterotrophic bacteria. The graph shows the average temperature of the water column for integral samples. In July 2011, August 2014 and September 2015, when only surface and bottom samples were taken, the graphs show the average values for temperature, bacteria, APP and detritus

В составе бактериопланктона Усинского залива в исследованный период преобладали одиночные свободноплавающие гетеротрофные бактерии. Вклад агрегированных и нитевидных бактерий был весьма низким за весь период наблюдений. Агрегированный бактериопланктон в основном был представлен клетками, ассоциированными с частицами детрита и, значительно реже, с клетками или колониями фитопланктона. Максимальная численность агрегированного бактериопланктона была зафиксирована в августе 2022 г. (13.2% от ОЧБ). В сентябре 2020 г. агрегированный бактериопланктон не был обнаружен ни в одной пробе. Многоклеточные нити были обнаружены только в пробах 2010, 2011, 2016 и в 2021 гг., причем их вклад в общую численность и биомассу был незначительным и не превышал 0.5%. Надо отметить, что именно в эти периоды в Усинском заливе наблюдалось цветение цианобактерий. Одноклеточные нити постоянно присутствовали в пробах в период наблюдений и являлись неотъемлемой составляющей гетеротрофного бактериопланктона, несмотря на их малую численность.

В среднем в течение всего периода наблюдений в составе бактериопланктона преобладали кокки и коккобациллы, но соотношение основных морфологических групп бактерий изменялось в зависимости от месяца отбора проб и уровня развития цианобактерий (рис. 2). Так, до нача-

ла массового развития цианобактерий (июнь), в его терминальной фазе и после завершения (август – сентябрь) около половины ОЧБ составляли кокки ($52 \pm 11\%$). Во время массового цветения (июль) существенно возрастал вклад палочковидных клеток (до 72% ОЧБ в отдельных пробах, составляя в среднем $41 \pm 26\%$). Доля коккобацилл была относительно стабильной и в среднем составляла $35 \pm 9\%$, в ее колебаниях не выявлено сезонных или межгодовых закономерностей.

Автотрофный пикопланктон (АПП) представлен в основном одиночными клетками пикоцианобактерий и практически постоянно регистрировался в планктоне устьевого участка Усинского залива, за исключением сентября 2020 г. (см. рис. 1). Средняя численность АПП составляла $0.023 \pm 0.018 \times 10^6$ кл./мл, изменяясь от 0 до 0.047×10^6 кл./мл, а средняя биомасса – 6.33 ± 5.02 мкгС/л ($0 - 15.82$ мкгС/л). Средний объем клеток АПП составил 1.57 ± 0.76 мкм³. Закономерных сезонных или межгодовых изменений численности или биомассы АПП не выявлено.

Пикодетритные частицы (ПД) в период наблюдений так же, как и АПП, постоянно присутствовали в пробах (см. рис. 1). Количество пикодетритных частиц существенно изменялось в разные годы ($KB = 117\%$), среднее их количество составляло $0.13 \pm 0.15 \times 10^6$ частиц/мл, а средняя масса – 6.6 ± 7.3 мкгС/л. Наибольшее количество пикодетритных частиц (0.389×10^6 част./мл) было зарегистрировано в сентябре 2015 г., одновременно с максимумом автотрофного пикопланктона. Однако подобные аномально высокие количества ПД в 2010 и 2021 гг. не сопровождалась повышенной численностью АПП (см. рис. 1).

Основу биомассы пикосистона в течение всего периода наблюдений составляли гетеротрофные бактерии. Наибольший суммарный вклад АПП и ПД в структуру пикосистона регистрировался во время цветения, а в конце сентября, после прекращения цветения оба компонента практически исчезали из пикосистона (рис. 3).

Как известно, бактериопланктон, пикофитопланктон (АПП) и пикодетрит используются в пищу одними и теми же потребителями (Fahnenstiel, 1991; Posch, 1995; Weisse et al., 2021), поэтому значительное присутствие в воде последнего компонента может снижать интенсивность потребления гетеротрофных бактерий и пикофитопланктона планктонными фильтраторами (Mostajir et al., 1995; Sadchikov, Ostroumov, 2017; Gilbert, 2022). Исходя из полученных нами результатов, можно предположить, что ни АПП, ни ПД не играли существенной роли в экосистеме устьевого участка Усинского залива в летне-осенние периоды 2010 – 2022 гг.

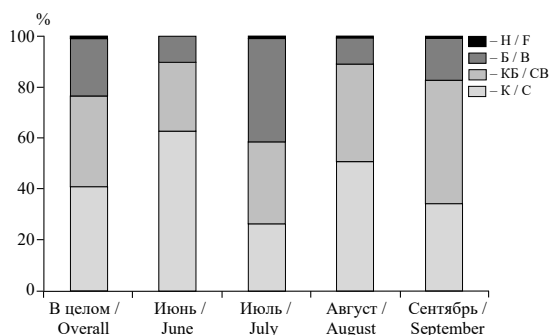


Рис. 2. Морфологическая структура гетеротрофного бактериопланктона: Н – нити, Б – бациллы, КБ – коккобациллы, К – кокки. По оси Y – вклад отдельных морфологических групп клеток в общую численность
Fig. 2. Morphological structure of heterotrophic bacterioplankton: F – filamentous, B – bacilli, CB – cocco-bacilli, C – cocci. The Y axis shows the share of individual morphological groups of cells in the total abundance

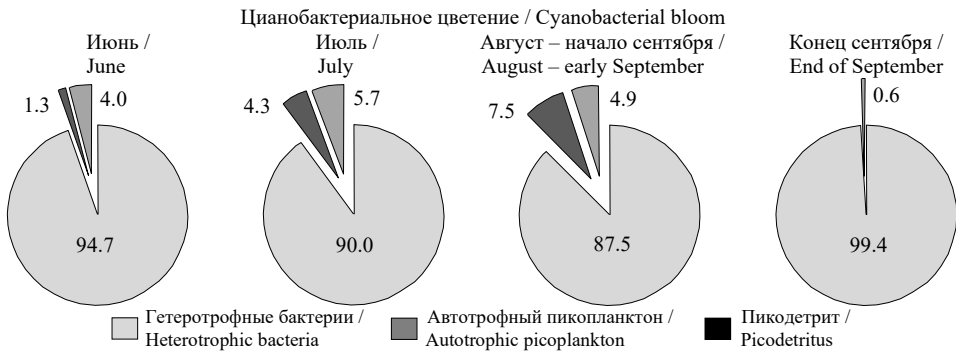


Рис. 3. Сезонные изменения структуры пикосистона устьевых участка Усинского залива (по вкладу в общую биомассу, %)

Fig. 3. Seasonal changes in the structure of picosystem in the mouth area of the Usinsky Bay (according to the share in the total biomass, %)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Общая численность гетеротрофного бактериопланктона и его биомасса в Усинском заливе Куйбышевского водохранилища варьировали в довольно широких пределах ($(1.61 - 7.44) \times 10^6$ кл./мл и $39.01 - 249.53$ мкгС/л соответственно). В среднем общая численность гетеротрофных бактерий была равна $4.22 \pm 2.03 \times 10^6$ кл./мл; а общая биомасса составляла 112.24 ± 71.55 мкгС/л, что соответствует IV классу качества воды (загрязненные). Надо отметить, что по величине ОЧБ в июле и августе 2017 г. и в сентябре 2020 г. вода относилась к III классу качества, а в июле 2010 г., июле 2011 г., июне 2021 г. и августе 2022 г. – к V классу. В период с 2010 до 2017 г. общая численность бактерий немонотонно снижалась, а начиная с 2021 г. было зафиксировано ее существенное увеличение.

В составе бактериопланктона в исследованный период преобладали одиночные свободноплавающие гетеротрофные бактерии, причем во время цветения цианобактерий заметно возрастало количество палочковидных клеток. Вклад агрегированных и нитевидных бактерий был низким в течение всего периода наблюдений. Несмотря на то что автотрофный пикопланктон и пикодетрит постоянно присутствовали в пикосистоне в летние месяцы, их средний вклад в общий органический углерод составил 10%, причем вклады обоих компонентов были близкими (5.1% автотрофный пикопланктон и 5.3% пикодетрит). Изменения структуры гетеротрофного бактериопланктона и пикосистона в целом носили сезонный характер и были связаны в большей степени с уровнем развития и составом цианобактерий, а не с годом отбора проб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Callieri C. Picophytoplankton in freshwater ecosystems: The importance of small-sized phototrophs. *Journal of Freshwater Reviews*, 2008, vol. 1, iss. 1, pp. 1–28. <https://doi.org/10.1608/FRJ-1.1.1>
- Callieri C., Karjalainen S. M., Passoni S. Grazing by ciliates and heterotrophic nanoflagellates on picocyanobacteria in Lago Maggiore, Italy. *Journal of Plankton Research*, 2002, vol. 24, iss. 8, pp. 785–796. <https://doi.org/10.1093/plankt/24.8.785>

Chateauvert C. A., Lesack L. F. W., Bothwell M. L. Abundance and patterns of transparent exopolymer particles (TEP) in Arctic floodplain lakes of the Mackenzie River Delta. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2012, vol. 117, iss. 4, article no. G04013. <https://doi.org/10.1029/2012JG002132>

Chkili O., Saint B  t B., Kousri K. M., Meddeb M., Gauvin P., David V., Safi G., Hlaili A. S., Niquil N. Typology of planktonic food webs and associated emerging properties as indicators of the ecological status of a permanently disturbed Gulf of Gab  s. *Journal of Marine Systems*, 2024, vol. 242, article no. 103948. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2023.103948>

Drabkova V. G. *Zonal Change in the Intensity of Microbiological Processes in Lakes*. Leningrad, Nauka, 1981. 212 p. (in Russian).

Fahnenstiel G. L., Carrick H. J., Iturriaga R. Physiological characteristics and foodweb dynamics of *Synechococcus* in lakes Huron and Michigan. *Journal of Limnology and Oceanography*, 1991, vol. 36, iss. 2, pp. 219–234.

Gilbert J. J. Food niches of planktonic rotifers: Diversification and implications. *Journal of Limnology and Oceanography*, 2022, vol. 67, iss. 10, pp. 2218–2251. <https://doi.org/10.1002/lno.12199>

Kopylov A. I., Kosolapov D. B. *Bacterioplankton of the Upper and Middle Volga Reservoirs*. Moscow, Modern Humanitarian University Publ., 2008. 377 p. (in Russian).

Krasnova E. S., Umanskaya M. V. Spatial distribution of picoseston in the Saratov reservoir in summer. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2021, no. 2, pp. 176–190 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-2-176-190>

Kuznetsov S. I., Dubinina G. A. *Methods of Studying Aquatic Microorganisms*. Moscow, Nauka, 1989. 288 p. (in Russian).

Mostajir B., Dolan J. R., Rassoulzadegan F. A simple method for the quantification of a class of labile marine pico- and nano-sized detritus: DAPI Yellow Particles (DYP). *Journal of Aquatic Microbial Ecology*, 1995, vol. 9, pp. 259–266.

Porter K. G., Feig Y. S. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Journal of Limnology and Oceanography*, 1980, vol. 25, iss. 5, pp. 943–948.

Posch T. Fine particulate detritus as a potential food source for bacterivorous ciliates. *European Journal of Protistology*, 1995, vol. 31, iss. 4, pp. 455.

Raven J. A. The twelfth tansley lecture. Small is beautiful: The picophytoplankton. *Journal of Functional Ecology*, 1998, vol. 12, iss. 4, pp. 503–513.

RD 52.24.309-92. Methodical instructions. *Organization and conduct of routine observations of land surface water pollution on the Roskomhydromet network. Protection of Nature. Hydrosphere*. St. Petersburg, Gidrometeoizdat, 1992. 67 p. (in Russian).

Romanenko A. V. Seasonal dynamics of the structural and functional organization of heterotrophic bacterioplankton in the mouth area of the Small Il'd River. *Inland Water Biology*, 2023, vol. 16, suppl. 1, pp. 67–74. <https://doi.org/10.1134/S199508292307012X>

Romanenko V. I. *Microbial Processes of Production and Destruction of Organic Matter in Inland Aquatic Environments*. Leningrad, Nauka, 1985. 295 p. (in Russian).

Sadchikov A. P., Ostroumov S. A. Ecological and trophic role of detritus in water bodies. *Rybnoe hozyajstvo*, 2017, no. 2, pp. 65–69 (in Russian).

Somogyi B., Felf  ldi T., T  th L. G., Bernat G., V  r  s L. Photoautotrophic picoplankton – a review on their occurrence, role and diversity in Lake Balaton. *Biologia Futura*, 2020, vol. 71, iss. 4, pp. 371–382. <https://doi.org/10.1007/s42977-020-00030-8>

Stockner J. G. Autotrophic picoplankton in freshwater ecosystem: The review from the summit. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 1991, vol. 76, iss. 4, pp. 483–492. <https://doi.org/10.1002/iroh.19910760402>

Weisse T., Jezberova J., Moser M. Picoplankton feeding by the ciliate *Vorticella similis* in comparison to other peritrichs emphasizes their significance in the water purification process. *Ecological Indicators*, 2021, vol. 121, article no. 106992. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106992>

Long-term dynamics of the heterotrophic bacterioplankton development in the mouth of the Usinsky bay of the Kuibyshev reservoir

Е. С. Краснова , М. В. Уманская

*Samara Federal Research Center of RAS,
Institute of Ecology of the Volga River Basin of Russian Academy of Sciences
10 Komzina St., Togliatti 445003, Russia*

Received: June 1, 2023 / revised: February 13, 2024 / accepted: February 14, 2024 / published: September 30, 2024

Abstract. Data of our long-term observations of the bacterioplankton development in the mouth section of the Usinsky bay (the Kuibyshev reservoir) during the summer–autumn periods are presented. The total abundance of heterotrophic bacterioplankton varied within $(1.61–7.44) \times 10^6$ cells/mL, the biomass was 39.01–249.53 $\mu\text{gC/L}$, which corresponds to III–V water quality classes. Between 2010 and 2017 the total abundance of heterotrophic bacterioplankton was nonmonotonically decreasing, and since 2021 its significant increase is recorded. Among heterotrophic bacteria, single free-floating cells predominated, mainly cocci and coccobacilli, and the proportion of rod-shaped cells increased during cyanobacterial bloom. Picocyanobacteria and picodetritus particles were almost always present in plankton, but their average contribution to the total organic carbon of picoseston was insignificant.

Keywords: heterotrophic bacteria, autotrophic picoplankton, picodetritus, Usinsky bay, Kuibyshev reservoir

Funding. The work was performed within the framework of the state assignment of the Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences, a branch of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences (No. 122032500063-0).

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: Krasnova E. S., Umanская M. V. Long-term dynamics of the heterotrophic bacterioplankton development in the mouth of the Usinsky bay of the Kuibyshev reservoir. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 3, pp. 323–330 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-323-330>

 *Corresponding author.* Laboratory Biodiversity of Institute of Ecology of the Volga River Basin of Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Ekaterina S. Krasnova: <https://orcid.org/0000-0002-4062-9714>, Krasnova-eck@mail.ru; Marina V. Umanская: <https://orcid.org/0000-0003-2097-4913>, mvumansk67@gmail.com.

Оригинальная статья

УДК 639.1.053(470.44)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-331-344>

ЗОНА КОНТАКТА ЕВРОПЕЙСКОГО (*MELES MELES* LINNAEUS, 1758) И АЗИАТСКОГО (*M. LEUCURUS* HODGSON, 1847) БАРСУКОВ (MUSTELIDAE, MAMMALIA) В ПРАВО- И ЛЕВОБЕРЕЖНЫХ РАЙОНАХ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

М. Л. Опарин ^{1✉}, Н. А. Картавов ², О. С. Опарина ¹,
С. В. Сухов ³, С. В. Титов ²

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

² Пензенский государственный университет
Россия, 440026, г. Пенза, ул. Красная, д. 40

³ Комитет охотничьего хозяйства и рыболовства Саратовской области
Россия, 410012, г. Саратов, ул. Университетская, д. 45/51

Поступила в редакцию 06.05.2024 г., после доработки 08.08.2024 г., принята 18.08.2024 г., опубликована 30.09.2024 г.

Аннотация. Описываются исследования ДНК барсуков (*Meles* sp.) из правобережных и левобережных районов р. Волги в Саратовской области. В саратовском Левобережье обитают азиатские барсуки (*Meles leucurus* Hodgson, 1847), а в Правобережных районах области – европейские барсуки (*M. meles* Linnaeus, 1758), однако в Хвалынском районе Саратовской области, кроме европейского барсука, обнаружен азиатский барсук. Несмотря на достаточное количество публикаций, посвященных распространению азиатского барсука в Вятско-Камском крае и Поволжье, и исследований, посвященных разработке систематики рода *Meles* в России, вопрос о границах ареалов европейского и азиатского барсуков и зонах их симпатрии (парапатрии) в Волжско-Камском крае до настоящего времени остается не до конца исследованным. Изучению этого вопроса и посвящена наша работа. В результате анализа собранного нами биологического материала было установлено, что все пять особей барсуков, исследованных из саратовского Заволжья, фенотипически выглядели как азиатские барсуки, но анализ ДНК показал, что лишь две из них были *M. leucurus*, а три были представлены гетерозиготными особями, несущими гены обоих видов, и были определены как гибриды. Остальные 29 особей были добыты в правобережных районах области. Пробы от барсуков были взяты от особей, добытых от северных до южных границ региона в районах, расположенных вдоль р. Волги на Приволжской возвышенности, и в Окско-Донской равнине. Из них одна особь из Хвалынского района оказалась азиатским барсуком, одна особь из Красноармейского района – гибридом двух названных видов и у трех особей у одной из Татищевского, второй из Вольского и третьей из Хвалынского районов обнаружена интрогрессия генов азиатского барсука в генотип европейского барсука. Таким образом, нам уда-

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

ORCID и e-mail адреса: Опарин Михаил Львович: <https://orcid.org/0000-0002-9629-7579>, oparinml@mail.ru; Картавов Никита Александрович: nikitakartavov@yandex.ru; Опарина Ольга Сергеевна: <https://orcid.org/0000-0001-5581-4122>, otis07@mail.ru; Сухов Сергей Валентинович: centurie@mail.ru; Титов Сергей Витальевич: <https://orcid.org/0000-0001-9634-1157>, svtitov@yandex.ru.

лось выяснить, что на данном этапе развития фазы климатического цикла в Нижнем Поволжье, характеризующейся потеплением зим, р. Волга, с двумя ее водохранилищами в пределах Саратовской области, не является абсолютным зоогеографическим рубежом и барсуки, виды которым свойственен зимний сон, могут в определенных условиях преодолевать, скорее всего, по льду как саму реку, так и озерные части Волгоградского и Саратовского водохранилищ, а по выявленной интрогрессии у отдельных особей из разных районов на Приволжской возвышенности Правобережья Саратовской области можно предположить, что такие переходы через р. Волгу имели место и ранее, возможно, и до зарегулирования ее стока плотинами.

Ключевые слова: европейский барсук, азиатский барсук, правый и левый берег р. Волги, гибридизация, интрогрессия, Саратовская область

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

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Опарин М. Л., Картавов Н. А., Опарина О. С., Сухов С. В., Тимов С. В. Зона контакта европейского (*Meles meles* Linnaeus, 1758) и азиатского (*M. leucurus* Hodgson, 1847) барсуков (Mustelidae, Mammalia) в право- и левобережных районах Саратовской области // Поволжский экологический журнал. 2024. № 3. С. 331 – 344. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-331-344>

ВВЕДЕНИЕ

В фундаментальном труде Гептнера с соавторами (Geptner et al., 1967) европейский (*Meles meles* Linnaeus, 1758) и азиатский (*M. leucurus* Hodgson, 1847) барсуки еще не рассматриваются как отдельные виды, а выделяются в качестве подвидов. Границу ареала между номинальным подвидом *Meles meles meles* и *M. meles arenarius* названные авторы проводят по р. Волге от впадения р. Камы до Каспийского моря.

По современным представлениям в пределах России обитают два (*M. meles*, *M. leucurus*) из четырех видов евразийских барсуков (Pavlinov, 2006; Pavlinov, Lisovsky, 2012; Proulx et al., 2016; Lisovsky et al., 2019). В литературных источниках описывается, что граница ареалов европейского и азиатского барсуков проходит в Волжско-Камском крае по р. Волге. Считается, что правый берег р. Волги в Саратовской области (саратовское Правобережье) населяет европейский барсук, а в саратовском Левобережье обитает азиатский барсук (Aristov, Baryshnikov, 2001; Abramov et al., 2003; Abramov, Puzachenko, 2006).

В настоящее время известно, что азиатский барсук распространен от левого берега р. Волги на восток до Приморья, а также в Казахстане, Средней Азии (кроме южных горных районов), Монголии и Китае (Abramov, Puzachenko, 2006). Однако уже в середине XX в. появились указания на то, что азиатский барсук встречается и на правом берегу р. Волги (Petrov, 1953; Belyanin, 1981). Изучение черепов и шкур барсуков из Жигулевского заповедника подтвердило, что на территории Самарской Луки существует популяция *M. leucurus* (Abramov, Vekhnik, 2003; Baryshnikov et al., 2003). Было установлено, что азиатский барсук широко распространен на Урале. На основе анализа краниометрических признаков и особенно-

стей окраски меха к этому виду были отнесены все изученные экземпляры из Башкирии, Оренбургской, Челябинской областей и Пермского края (Abramov et al., 2003). По данным В. И. Капитонова (Kapitonov, 2003), на территории Удмуртии также обитает азиатский барсук. Горшков (Gorshkov, 1997), посвятивший много лет изучению экологии барсуков в Среднем Поволжье, указывал на некоторые морфологические различия барсуков с разных берегов Волги в пределах Татарстана.

Европейский барсук обнаружен в Нижегородской области, как на правом, так и на левом берегу Волги (Ковернинский район). В Кировской области встречаются оба вида. Причем на большей части территории области распространен европейский барсук, азиатский барсук отмечен в междуречье Вятки и Чепцы (Abramov et al., 2003). По последним данным, азиатский барсук перешел на правобережье Вятки, распространился по нему до низовий этой реки и дает здесь гибриды с европейским барсуком в зоне симпатрии (Kinoshita et al., 2019). Из данных, приведенных А. В. Абрамовым с соавторами (Abramov et al., 2003), следует, что азиатский барсук широко распространен в Предуралье. Зона симпатрии (парапатрии) европейского и азиатского барсуков существует в центральных и восточных районах Кировской области и, вероятно, в северном Татарстане и южных районах Республики Марий Эл. Другим районом возможной симпатрии является Самарская Лука. В настоящее время неизвестно, как далеко на запад здесь распространен азиатский барсук, и обитает ли постоянно на территории Самарской Луки европейский барсук. В голоцене европейский барсук был распространен гораздо дальше к востоку, но примерно 2500 лет назад начал постепенно замещаться азиатским барсуком, пока не установилась современная граница между ареалами этих видов (Gasilin, Kosintsev, 2010; Devjashin et al., 2017). Изменение границ ареалов названных видов барсуков в голоцене подтверждено исследованиями ДНК (Kinoshita et al., 2020).

А. О. Филиппчев с соавторами (Filipchuev et al., 2015) на основе проведенных визуальных полевых наблюдений предполагают, что азиатский барсук заселяет восточные районы Левобережья р. Волги в Саратовской и Волгоградской областях, а европейский барсук в саратовском Левобережье распространен по надпойменным террасам р. Волги, в долинах рек Большой Иргиз и Чагра. Те же авторы отмечают, что в районах, расположенных на правом берегу р. Волги в Саратовской области, обитает номинальный подвид европейского барсука, кроме этого они считают, что такое же распространение названные виды барсуков имеют место в самарском и волгоградском Заволжье.

Согласно данным фотоловушек, полученным экспертом общественной организации «Самарская зеленая лига» Н. Назаровым (Nazarov, 2019) с помощниками, в самарском Правобережье Волги (Сызранский район) обитает европейский барсук, а в Заволжье – азиатский барсук.

Цель настоящего исследования является определение границ ареалов европейского и азиатского барсуков и зон их симпатрии (парапатрии) в Нижнем Поволжье (Саратовская область).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Авторами статьи в 2020 г. был исследован свежий труп самца азиатского барсука, найденного местными жителями в Правобережье р. Волги в с. Благодатное

Хвалынского района Саратовской области, от которого был взят биоматериал для анализа ДНК (точка находки 52°41'49.86" с.ш., 48°06'34.23" в.д.) (Oparin et al., 2021).

Остальная часть выборки представляла собой зафиксированный в этаноле биоматериал (кусочки шкуры) от барсуков, добытых охотниками в 2020 – 2023 гг. по разрешениям Комитета охотничьего хозяйства и рыболовства Саратовской области, как в правобережных, так и в левобережных районах области. Сборы включали 37 образцов тканей барсуков, из которых после выделения ДНК была сформирована аналитическая выборка, состоящая из 34 образцов ДНК (табл. 1). Из трех образцов тканей выделить ДНК не удалось вследствие плохой сохранности биоматериала.

Таблица 1. Аналитическая выборка образцов ДНК барсуков (*Meles meles* и *M. leucurus*), добытых на разных берегах р. Волги на территории Саратовской области

Table 1. Analytical sampling of DNA of badgers (*Meles meles* and *M. leucurus*) captured on different banks of the Volga river in the Saratov region

Генетический № / Genetic No.	Вид* / Species*	Пол / Sex	Берег р. Волги / Volga river bank	Место сбора образцов / Sample collection location	Координаты / Coordinates
1	2	3	4	5	6
1	<i>M. leucurus</i>	Самец / Male	ПП / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°41'01"N 48°07'39"E
2	<i>M. meles</i>	Самец / Male	ПП / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°40'00"N 48°08'28"E
3	<i>M. meles</i>	Самец / Male	ПП / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°39'27"N 48°06'59"E
4	<i>M. leucurus</i>	Самец / Male	ЛЕВ / LB	Окрестности с. Давыдовка, Пугачевский район / Vicinity of the village of Davydovka, Pugachevsky district	51°58'27"N 48°50'25"E
5	<i>M. meles</i>	Самец / Male	ПП / RB	Окрестности с. Ст. Бурасы, Ново-Бураский район / Vicinity of the village of St. Burasy, Novo-Burasy district	52°14'43"N 46°08'53"E
6	<i>M. meles</i>	–	ПП / RB	Окрестности пос. Березовый, Калининский район / Vicinity of the village of Berezovoye, Kalinin district	51°20'16"N 44°19'52"E
7	<i>M. meles</i>	–	ПП / RB	Окрестности пос. Березовый, Калининский район / Vicinity of the village of Berezovoye, Kalinin district	51°23'13"N 44°21'50"E
8	<i>M. meles</i>	–	ПП / RB	Окрестности пос. Березовый, Калининский район / Vicinity of the village of Berezovoye, Kalinin district	51°22'02"N 44°23'27"E
9	<i>M. meles</i>	–	ПП / RB	Окрестности пос. Березовый, Калининский район / Vicinity of the village of Berezovoye, Kalinin district	51°21'03"N 44°19'33"E
10	<i>M. meles</i>	Самец / Male	ПП / RB	Окрестности пос. Березовый, Калининский район / Vicinity of the village of Berezovoye, Kalinin district	51°22'45"N 44°20'58"E
11	<i>M. meles</i>	Самец / Male	ПП / RB	Окрестности пос. Березовый, Калининский район / Vicinity of the village of Berezovoye, Kalinin district	51°21'27"N 44°20'35"E
12	<i>M. leucurus</i>	Самец / Male	ЛЕВ / LB	Окрестности с. Семеновка, Федоровский район / Vicinity of the village of Semenovka, Fedorovsky district	51°09'44"N 47°37'33"E
13	<i>M. leucurus</i>	–	ЛЕВ / LB	Окрестности с. Каменка, Пугачевский район / Vicinity of the village of Kamenka, Pugachevsky district	51°55'38"N 48°43'08"E
17	–	Самка / Female	ПП / RB	Окрестности дер. Неvezhino, Лысогорский район / Vicinity of the village of Nevezhino, Lysogorsky district	51°14'28"N 44°56'55"E
18	<i>M. meles</i>	–	ПП / RB	Окрестности с. Сторожевка, Татищевский район / Vicinity of the village of Storozhevka, Tatishevsky district	51°39'27"N 45°51'19"E
19	<i>M. meles</i>	Самка / Female	ПП / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°40'05"N 48°10'54"E
20	<i>M. meles</i>	Самка / Female	ПП / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°42'04"N 48°07'04"E

Окончание табл. 1
Table 1. Continuation

1	2	3	4	5	6
21	<i>M. meles</i>	–	ПР / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°40'56"N 48°05'17"E
22	<i>M. meles</i>	–	ПР / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°40'23"N 48°04'44"E
23	<i>M. meles</i>	–	ПР / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°39'04"N 48°05'37"E
24	<i>M. meles</i>	–	ПР / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°41'44"N 48°04'26"E
25	<i>M. meles</i>	–	ПР / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°40'10"N 48°07'03"E
26	<i>M. meles</i>	Самка / Female	ПР / RB	Окрестности пос. Северный, Хвалынский район / Vicinity of the village of Severny, Khvalynsky district	52°42'50"N 48°13'32"E
27	<i>M. leucurus</i>	–	ЛЕВ / LB	Устье р. Чагра, Духовницкий район / Mouth of the river Chagra, Dukhovnitsky district	52°39'47"N 48°31'45"E
28	<i>M. meles</i>	–	ПР / RB	Окрестности с. Сплавнуха, Красноармейский район / Vicinity of the village of Splavnuha, Krasnoarmeisky district	51°03'09"N 45°23'20"E
29	<i>M. meles</i>	–	ПР / RB	Окрестности с. Ромашовка, Турковский район / Vicinity of the village of Romashovka, Turkovskiy district	52°01'39"N 43°02'36"E
30	<i>M. leucurus</i>	–	ЛЕВ / LB	Окрестности с. Николевский, Балаковский район / Vicinity of the village of Nikolevsky, Balakovo district	52°08'36"N 48°12'21"E
31	<i>M. meles</i>	Самец / Male	ПР / RB	Окрестности с. Ст. Токовка, Красноармейский район / Vicinity of the village of St. Tokovka, Krasnoarmeisky district	50°58'10"N 45°20'28"E
32	<i>M. meles</i>	Самец / Male	ПР / RB	Окрестности с. Первомайское, Красноармейский район / Vicinity of the village of Pervomayskoye, Krasnoarmeyskiy district	50°47'22"N 45°29'45"E
33	<i>M. meles</i>	–	ПР / RB	Окрестности с. Трубева Маза, Вольский район / Vicinity of the village of Trubeyaya Maza, Volsky district	52°41'13"N 48°09'08"E
34	<i>M. meles</i>	–	ПР / RB	Окрестности с. Бобровка Красноармейский район / Vicinity of the village of Bobrovka Krasnoarmeisky district	51°05'38"N 45°30'33"E
35	<i>M. meles</i>	Самка / Female	ПР / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°39'34"N 48°09'34"E
36	<i>M. meles</i>	Самка / Female	ПР / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°40'33"N 48°06'09"E
37	<i>M. meles</i>	Самка / Female	ПР / RB	Окрестности с. Благодатное, Хвалынский район / Vicinity of the village of Blagodatnoye, Khvalynsky district	52°41'01"N 48°07'39"E

Примечание. * – видовая принадлежность определена по видоспецифическим внешним признакам; ПР – Правобережье, ЛЕВ – Левобережье.

Note. * – species affiliation determined by species-specific external features; RB – Right Bank, LB – Left Bank.

ДНК была извлечена из небольших кусочков шкуры, хранившихся в 96%-ном спирте, используя стандартный протокол, включающий хлороформ-фенольную экстракцию ДНК с предварительной инкубацией образца ткани с додецилсульфатом натрия (SDS) и протеиназой К при 50°C в течение ночи (Arrigi et al., 1968; Sambrook et al., 1989).

Для определения видового статуса и выявления гибридного происхождения особей мы использовали три маркера ДНК. Контрольный регион митохондриальной ДНК (CR mtDNA), наследуемый по материнской линии, и два маркера ядерной ДНК (nDNA) – интрон 25 гена-регулятора трансмембранной проводимости

при муковисцидозе (CFTR) и последний интрон гена ZFY(zinc finger Y-chromosomal protein), локализованного на Y-хромосоме и позволяющего отслеживать отцовские линии.

Полимеразную цепную реакцию (PCR) проводили в 25 мкл реакционной смеси, содержащей 50 мМ трис-HCl (pH 8.9), 20 мМ сульфат аммония, 20 мкМ ЭДТА, 150 мкг/мл бычьего сывороточного альбумина, смесь дезоксинуклеозидтрифосфатов (200 мкМ каждого), 2 мМ хлористый магний, 15 пмоль каждого из праймеров, 2 ед. активности Taq-полимеразы (Евроген, Россия) и 0.1 – 0.2 мкг ДНК. В работе были использованы как оригинальные, так и заимствованные в литературных источниках праймеры (табл. 2).

Таблица 2. Праймеры, использованные в анализе митохондриальной и ядерной ДНК при определении видовой принадлежности и гибридного происхождения барсуков

Table 2. Primers used in our analysis of mitochondrial and nuclear DNA in determining the species affiliation and hybrid origin of badgers

Маркер / Marker	Праймеры / Primers	T _{отж}	Последовательность 5' – 3' / Sequence 5'–3'	Фрагмент, п.н. / Fragment, n.p.	Источник / Source
CR mtDNA	MelDI F MelDI R	60°	AGACAATAGCCCCACCATCA AGGAAGGCTAGGACCAAACC	~1100	Original primers
CFTR	HCFTREX22 D RMel-I22	58°	CTAAGCCATGGCCACAAGCA TCTACCCCTACCTTGATGG	~500	Kinoshita et al., 2019
ZFY	MELSN-F2 MELSN-R2	58°	GGAGCAAGACAAATAATTCAG CATTTAAAGCCACATGTATTGG	~400	Tashima et al., 2011

Видовую специфичность полученных для каждого образца генетических маркеров определяли по результатам секвенирования нуклеотидных последовательностей и их последующего анализа. Секвенирование проводили на секвенаторе ABI 3500 (Applied Biosystems, США) с использованием набора реактивов BigDye® Terminatorv 3.1 Cycle Sequencing Kits (Евроген, Россия) при первоначальной подготовке проб в амплификаторе SimpliAmp™ Thermal Cycler (Евроген, Россия). Нуклеотидные последовательности были прочитаны и отредактированы с помощью программ Chromas 2.2.6 и BioEdit 7.1.3.0 (Hall, 1999).

Видовую специфичность фрагментов CR мтДНК определяли в ходе анализа полученных последовательностей при использовании метода присоединения соседа (NJ) в программе MEGAX (Kumar et al., 2018). Этому анализу было подвергнуто только 19 образцов, для которых были получены фрагменты CR мтДНК. Для остальных 15 образцов, вследствие плохой сохранности тканевых проб, были получены фрагменты только ядерного аналога контрольного региона мтДНК (NUMT), локализованного в 16-й аутосоме. Их видоспецифичность была установлено в ходе анализа соответствия полученных последовательностей эталонной (OV277457.1, 76–96%) в приложении BLAST (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov>).

Видовую принадлежность Y-хромосомы у изученных особей барсуков определяли по структуре поли-А хвоста и по двум нуклеотидным заменам A/G в поз. 75 и 134 последнего интрона гена ZFY (рис. 1).

Meles meles

TATATTTTGTATGCTATTTTTTTTTTAAAGATTTTATTTATTTATTTGACAGAGAGAGATCACAGGTAGGCAGAGA
GGCAGGCAGAGAGAGTGAGAGGGAAGCAGGCTCCCTGCCAGCAGAGAGCCCAATGTG

Meles leucurus

TATATTTTGTATGCTTTTTTTTTTAAAGATTTTATTTATTTATTTGACAGAGAGGATCACAGGTAGGCAGAGA
GGCAGGCAGAGAGAGTGAGAGGGAAGCAGGCTCCCTGCCAGCAGAGAGCCCAATGTG

Рис. 1. Видовые особенности структуры нуклеотидных последовательностей последнего интрона гена ZFY у европейского (*Meles meles*) и азиатского (*Meles leucurus*) барсуков

Fig. 1. Species-specific features of the structure of nucleotide sequences of the last intron gene ZFY in European (*Meles meles*) and Asian (*Meles leucurus*) badgers

Третий, использованный в работе, молекулярно-генетический маркер-фрагмент (892 п.н.) интрона 25 гена-регулятора трансмембранной проводимости при муковисцидозе (CFTR) был использован нами для выявления гибридных особей. Для *M. meles* в 344 нуклеотидной позиции характерно наличие G, а для *M. leucurus* – A. Обнаружение гетерозиготы A/G указывало на гибридный статус особи.

Таким образом, выявление у изученных особей неспецифических для фенотипа мтДНК или Y-хромосомы принималось нами как факт интрогрессии чужеродного генетического материала в результате былой гибридизации. Выявление гетерозиготного состояния ядерного маркера CFTR свидетельствовало либо о гибридном происхождении особи в результате недавнего межвидового скрещивания, либо о высокой доле гибридных особей в популяциях в результате былой гибридизации.

Молекулярно-генетические исследования были проведены на базе научно-учебной лаборатории молекулярной экологии и систематики животных кафедры «Зоология и экология» Пензенского государственного университета (НУЛ МЭиСЖ).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе анализа выборки образцов ДНК барсуков ($n = 34$) были получены следующие результаты (табл. 3).

Таблица 3. Результаты генетического анализа образцов ДНК барсуков (*Meles meles* и *M. leucurus*), добытых на разных берегах р. Волги на территории Саратовской области

Table 3. Results of our genetic analysis of DNA samples of badgers (*Meles meles* and *M. leucurus*) captured on different banks of the Volga river in the Saratov region

Генетический № / Genetic No.	Пол / Sex	CR мтДНК / CR mtDNA	яДНК (SFTR) / nDNA (SFTR)	Y-хромосома / Y chromosome	Видовой статус / Species status	Берег р. Волги / Volga river bank
1	2	3	4	5	6	7
1	Male	leucurus	leucurus	leucurus	leucurus	ПП / RB
2	Male	meles	meles	meles	meles	ПП / RB
3	Female	meles	meles	no	meles	ПП / RB
4	Female	leucurus	mel-leuc	no	HYBRID	ЛЕБ / LEB
5	Male	meles	meles	meles	meles	ПП / RB
6	Male	meles	meles	meles	meles	ПП / RB

Окончание табл. 3
Table 3. Continuation

1	2	3	4	5	6	7
7	Male	meles	meles	meles	meles	ПП / RB
8	Female	meles	meles	no	meles	ПП / RB
9	Female	meles	meles	no	meles	ПП / RB
10	Female	meles	meles	no	meles	ПП / RB
11	Female	meles	meles	no	meles	ПП / RB
12	Female	leucurus	mel-leuc	no	HYBRID	ЛЕБ / ЛЕБ
13	Male	leucurus	leucurus	leucurus	leucurus	ЛЕБ / ЛЕБ
17	Female	meles	meles	no	meles	ПП / RB
18	Male	meles	meles	leucurus	meles intr Y	ПП / RB
19	Female	meles	meles	no	meles	ПП / RB
20	Female	meles	meles	no	meles	ПП / RB
21	Female	meles	meles	no	meles	ПП / RB
22	Female	meles	meles	no	meles	ПП / RB
23	Female	meles	meles	no	meles	ПП / RB
24	Male	meles	meles	meles	meles	ПП / RB
25	Male	meles	meles	meles	meles	ПП / RB
26	Female	meles	meles	no	meles	ПП / RB
27	Female	leucurus	mel-leuc	no	HYBRID	ЛЕБ / ЛЕБ
28	Male	meles	meles	meles	meles	ПП / RB
29	Male	meles	meles	meles	meles	ПП / RB
30	Male	leucurus	leucurus	leucurus	leucurus	ЛЕБ / ЛЕБ
31	Female	meles	mel-leuc	no	HYBRID	ПП / RB
32	Female	meles	meles	no	meles	ПП / RB
33	Male	meles	meles	leucurus	meles int Y	ПП / RB
34	Female	meles	meles	no	meles	ПП / RB
35	Male	meles	meles	leucurus	meles int Y	ПП / RB
36	Female	meles	meles	no	meles	ПП / RB
37	Female	meles	meles	no	meles	ПП / RB

Примечание. Жирным шрифтом выделены гибриды и особи, для которых выявлена интрогрессия; ПП – Правобережье, ЛЕБ – Левобережье.

Note. Hybrids and individuals for which introgression was detected are marked in bold; RB – Right Bank, LB – Left Bank.

Все пять особей барсуков из саратовского Заволжья по лицевому узору и окраске шкуры были идентифицированы как *M. leucurus*. Из них особи из окрестностей с. Давыдовка Пугачевского, с. Семеновка Федоровского и устья р. Чагра Духовницкого районов оказались самками. Особи из окрестностей с. Каменка Пугачевского района и пос. Николевский Балаковского района самцами (рис. 2). На основании полученных диагнозов все три самки из Левобережья были идентифицированы как гибриды *M. meles* и *M. leucurus*. Выявление гетерозиготного состояния ядерного маркера CFTR может свидетельствовать о гибридном происхождении особи в результате недавнего межвидового скрещивания, либо высокая доля гибридных особей в популяции говорит о бывшей гибридизации. Особи из окрестностей с. Каменка Пугачевского и пос. Николевский Балаковского района были идентифицированы как самцы *M. leucurus* (см. табл. 1, 3).

Остальные 29 особей барсуков были добыты в Правобережных районах Саратовской области. Одна особь из них была идентифицирована по фенотипическим признакам как самец азиатского барсука, остальные 28 особей, как самцы, так и самки, были определены по лицевому рисунку и окраске меха как европейские барсуки (см. рис. 2, табл. 1). На основании полученных в результате анализов ДНК всех особей из правобережных районов Саратовской области установлено, что 24 особи барсуков из разных районов Приволжской возвышенности и Окско-Донской равнины идентифицированы как европейские барсуки. Одна особь из окрестностей с. Благодатное Хвалынского района идентифицирована как самец азиатского барсука. Одна особь из окрестностей с. Старая Токовка Красноармейского района, по фенотипу определенная как европейский барсук, при исследовании ДНК была определена как гибридная самка. Выявление гетерозиготного состояния ядерного маркера CFTR свидетельствует о гибридном происхождении особи в результате недавнего межвидового скрещивания. У трех самцов (с. Сторожевка Татищевского района, с. Труевая Маза Вольского района, с. Благодатное Хвалынского района), по фенотипическим признакам определенных как европейские барсуки, была выявлена интрогрессия Y-хромосомы *M. leucurus* (см. табл. 1, 3).

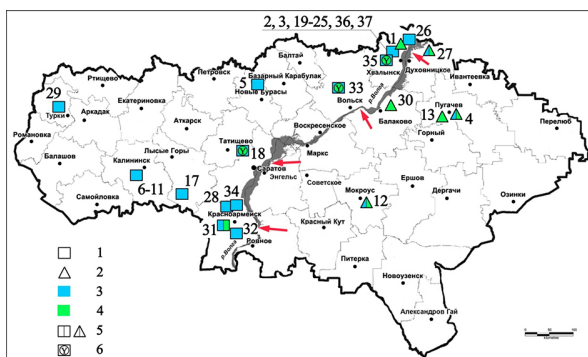


Рис. 2. Результаты генетического анализа барсуков из Саратовской области. Видовая принадлежность особей, идентифицированная по рисунку лицевого узора – *Meles meles* (1) и *M. leucurus* (2); 3 – генотип *M. meles*; 4 – генотип *M. leucurus*; 5 – гибридные особи, у которых выявлено гетерозиготное сочетание аллелей CFTR двух видов барсуков; 6 – случаи интрогрессии чужеродной Y-хромосомы. Стрелками указаны возможные районы миграции *M. leucurus* через Волгу. Нумерация точек добычи барсуков та же, как в табл. 1 и 3

Fig. 2. Results of our genetic analysis of badgers from the Saratov region. The species of individuals identified by facial patterning were *Meles meles* (1) and *M. leucurus* (2); 3 – genotype of *M. meles*; 4 – genotype of *M. leucurus*; 5 – hybrid individuals with heterozygous combination of CFTR alleles of the two badger species; 6 – introgression cases of a foreign Y-chromosome. Arrows indicate possible areas of *M. leucurus* migration across the Volga river. The numbering of badger prey points is the same as in Tables 1 and 3

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненные нами определения видовой принадлежности 34 особей барсуков, обитающих по обоим берегам р. Волги, как в завожских, так и правобережных районах Саратовской области, по анализу ДНК позволяют сделать следующие предварительные выводы (см. рис. 2).

Все пять исследованных нами барсуков из саратовского Заволжья по особенностям лицевого рисунка были идентифицированы как *Meles leucurus*. Анализ ДНК этих особей показал, что из них все самки, добытые в Пугачевском (№ 4), Федоровском (№ 12) и Духовницком (№ 27) районах, имели гибридные ядерные генотипы, а два самца из Пугачевского (№ 13) и Балаковского (№ 30) районов были генетически «чистыми» *Meles leucurus*. Удаленное расположение точек добычи гибридных самок № 4 (63 км) и № 12 (115 км) от границы изоляции изученных видов барсуков (р. Волга) не позволяет признать гибридные характеристики этих особей только результатом современного межвидового скрещивания. Такая удаленная локализация гибридных самок наводит на мысль о значительных масштабах былой межвидовой гибридизации в период конкуренции за левобережные районы и высокой доле сохранившегося гибридного населения в современных локальных популяциях барсуков левобережья Волги. Однако небольшой размер выборки барсуков из левобережных районов Саратовской области не позволяет прийти по этому вопросу к однозначному выводу и требует дополнительных исследований.

Барсуки из правобережных районов Саратовской области по фенотипическим признакам были идентифицированы как европейские. Исключение составил добытый в Хвалынском районе самец с внешними признаками *Meles leucurus*. Проведенный впоследствии генетический анализ подтвердил видовую принадлежность этой особи.

Анализ ДНК фенотипических европейских барсуков ($n = 28$) установил, что одна особь из окрестностей с. Старая Токовка Красноармейского района, оказалась гибридной самкой, а три самца из Татищевского, Вольского и Хвалынского районов имели генотипы *M. meles* с неспецифической Y-хромосомой *M. leucurus*. Эти факты могут рассматриваться как свидетельство существующей современной территориальной экспансии в правобережные районы Саратовской области *M. leucurus*. Самцы азиатского барсука – вида, которому свойственен зимний сон, могут преодолевать в условиях мягких зим, например по льду, как р. Волга, так и озерные части Волгоградского и Саратовского водохранилищ. Таким образом, в результате климатических изменений р. Волга уже не является надежным зоогеографическим барьером для викарирующих европейского и азиатского барсуков. Следует ожидать увеличение интенсивности их межвидового скрещивания в приволжских районах Саратовской области.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Abramov A. V., Puzachenko A. Yu. Geographical variability of skull and taxonomy of Eurasian badgers (Mustelidae, *Meles*). *Zoologicheskii zhurnal*, 2006, vol. 85, no. 5, pp. 641–655 (in Russian).
- Abramov A. V., Vekhnik V. P. Taxonomic status of the badger (Mustelidae, *Meles*) of Samarskaya Luka. In: *Protected Area of Russia: Principles, Problems, Priorities: Proceedings of the International Scientific Conference*. Samara, Samara Scientific Center of RAS Publ., 2003, vol. 1, pp. 6–8 (in Russian).
- Abramov A. V., Saveliev A. P., Sotnikov V. N., Solovyov V. A. Distribution of two species of badgers (Mustelidae, *Meles*) in the European part of Russia. In: Abramson N. I., Averyanov A. O.,

eds. *Systematics, Phylogeny and Paleontology of Small Mammals: Proceedings of the International Conference devoted to the 90th anniversary of Prof. I. M. Gromov*. St. Petersburg, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences Publ., 2003. С. 5 – 9 (in Russian).

Aristov A. A., Baryshnikov G. F. *The Mammals of Russia and Adjacent Territories. Carnivores and Pinnipeds*. Saint Petersburg, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences Publ., 2001. 560 p. (in Russian).

Arrigi F. E., Bergendahl G., Mandel M. Isolation and characterization of DNA from fixed cells and tissues. *Experimental Cell Research*, 1968, vol. 50, iss. 1, pp. 47–53. [https://doi.org/10.1016/0014-4827\(68\)90392-3](https://doi.org/10.1016/0014-4827(68)90392-3)

Baryshnikov G. F., Puzachenko A. Yu., Abramov A. V. New analysis of variability of cheek teeth in Eurasian badgers (Carnivora, Mustelidae, *Meles*). *Russian Journal of Theriology*, 2003, vol. 1, no. 2, pp. 133 – 149.

Belyanin V. N. Mammals of the Zhigulevsky Reserve. In: *Ecological and Faunistic Studies in Nature Reserves*. Moscow, Central Research Laboratory of Hunting Management and Reserves of the Main Department of Hunting Management and Reserves under the Council of Ministers of the RSFSR Publ., 1981. С. 89–103 (in Russian).

Devjashin M. M., Gasilin V. V., Kosintsev P. A., Vasiliev S. V. The ranges of two badger species (*Meles*, Mustelidae) in the south-east of Western Siberia in the Holocene. *Zoologicheskii zhurnal*, 2017, vol. 96, no. 1, pp. 90–98 (in Russian).

Filipychev A. O., Belyachenko A. V., Zakharov K. S. Comparison of spatial distribution of European (*Meles meles* L.) and Asian (*M. leucurus* Hodgson) badgers in the north of the Volga-Ural interfluvium. In: *Biodiversity of Terrestrial and Aquatic Animals. Zooresources: Materials of the III All-Russian Scientific Internet-conference With International Participation*. Kazan, Sinyayev D. N., 2015, pp. 61–66 (in Russian).

Gasilin V. V., Kosintsev P. A. Replacement of the European badger (*Meles meles* L., 1758) by the Asian badger (*Meles leucurus* Hodgson, 1847) at the boundary between Europe and Asia in the Holocene epoch. *Doklady Biological Sciences*, 2010, vol. 432, no. 1, pp. 227–229 (in Russian).

Geptner V. G., Naumov N. P., Jurgenson P. B., Sludsky A. A., Chirkova A. F., Bannikov A. G. *Mammals of the Soviet Union. Vol. 2, pt. 1. Sea Cows and Carnivores*. Moscow, Vysshaya shkola, 1967. 1010 p. (in Russian).

Gorshkov P. K. *Badger in Biocenoses of the Republic of Tatarstan*. Kazan, Tabigat, 1997. 176 p. (in Russian).

Hall T. A. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 1999, vol. 41, pp. 95–98.

Kapitonov V. I. On the taxonomic status of badgers of the Udmurt Republic fauna. *Bulletin of Udmurt University*, 2003, no. 1, pp. 105 – 108 (in Russian).

Kinoshita E., Abramov A. V., Soloviev V. A., Saveljev A. P., Nishita Y., Kaneko Y., Masuda R. Hybridization between the European and Asian badgers (*Meles*, Carnivora) in the Volga-Kama region, revealed by analyses of maternally, paternally and biparentally inherited genes. *Mammalian Biology*, 2019, vol. 94, iss. 1, pp. 140–148. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.05.003>

Kinoshita E., Kosintsev P. A., Abramov A. V., Solovyev V. A., Saveljev A. P., Nishita Y., Masuda R. Holocene changes in the distributions of Asian and European badgers (Carnivora: Mustelidae: *Meles*) inferred from ancient DNA analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2020, vol. 129, iss. 3, pp. 594–602. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa007>

Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 2018, vol. 35, iss. 6, pp. 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>

Lisovsky A. A., Sheftel B. I., Saveljev A. P., Ermakov O. A., Kozlov Yu. P., Smirnov D. G., Stakheev V. V., Glazov D. M. Mammals of Russia: Species list and applied aspects. *Archives of Zoological Museum of Moscow State University*, 2019, vol. 56. 191 p. (in Russian).

Nazarov N. What badger lives in the Volga region? *Malenkaya Syzran*. Syzran, 2019. Available at: <http://www.syzran.bezformata.com/listnews/barsuk-zhivvyot-v-volzhskih-krayah/15664390/> (accessed January 11, 2019) (in Russian).

Oparin M. L., Suhov S. V., Escova E. H. Record of the Asian badger (*Meles leucurus* Hodgson, 1847) on the right bank of the Volga river in the Saratov region. *Zoologicheskii zhurnal*, 2021, vol. 100, no. 10, pp. 1195–1197 (in Russian).

Pavlinov I. Ya. *Systematics of Recent Mammals*. Moscow, Moscow University Press, 2006. 297 p. (in Russian).

Pavlinov I. Ya., Lisovsky A. A., eds. *The Mammals of Russia: A Taxonomic and Geographic Reference*. Moscow, KMK Scientific Press, 2012. 604 p. (in Russian).

Petrov V. V. Materials on intraspecific variability of badgers (genus *Meles*). *Annales Scientifiques of the Leningrad State Pedagogical Institute*, 1953, vol. 7, iss. 3, pp. 149–205 (in Russian).

Proulx G., Abramov A. V., Adams I., Jennings A. P., Khorozyan I., Rosalino L. M., Santos-Reis M., Veron G., Do Linh San E. World distribution and status of badgers – A review. In: Proulx G., Do Linh San E., eds. *Badgers: Systematics, Biology, Conservation and Research Techniques*. Sherwood Park, Alberta, Canada, Alpha Wildlife Publications, 2016, pp. 31–116.

Sambrook J., Fritsch E. F., Maniatis T. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. New York, Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989. 632 p.

Tashima S., Kaneko Y., Anezaki T., Baba M., Yachimori S., Abramov A. A., Saveljev A. P., Masuda R. Identification and molecular variations of CAN-SINEs from the ZFY gene final intron of the Eurasian badgers (genus *Meles*). *Mammal Study*, 2011, vol. 36, iss. 1, pp. 41–48. <https://doi.org/10.3106/041.036.0105>

**Contact zone of European (*Meles meles* Linnaeus, 1758)
and Asian (*M. leucurus* Hodgson, 1847) badgers (Mustelidae, Mammalia)
in the right- and left-bank districts of the Saratov region**

**M. L. Oparin ^{1✉}, N. A. Kartavov ², O. S. Oparina ¹,
S. V. Sukhov ³, S. V. Titov ²**

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

² Penza State University
40 Krasnaya St., Penza 440026, Russia

³ Committee of Hunting and Fishing of the Saratov Region
45/51 Universitetskaya St., Saratov 410012, Russia

Received: May 6, 2024 / revised: August 8, 2024 / accepted: August 18, 2024 / published: September 30, 2024

Abstract. DNA studies of badgers (*Meles* sp.) from the right-bank and left-bank areas of the Volga river in the Saratov region are described. Asian badgers (*Meles leucurus* Hodgson, 1847) inhabit the Left Volga Bank of the Saratov region, while European badgers (*M. meles* Linnaeus, 1758) inhabit the Right Volga Bank districts of the region, but Asian badgers were found in Khvalynsky district of the Saratov region, besides the European badger. Despite a sufficient number of publications devoted to the Asiatic badger distribution in the Vyatka–Kama region and the Volga region, and studies devoted to the development of systematics of the genus *Meles* in Russia, the question of the boundaries of the ranges of European and Asiatic badgers and the zones of their sympatry (parapatry) in the Volga–Kama region has not been fully investigated to date. Our work is devoted to the study of this question. As a result of analyzing the biological material collected by us, it was found that all five studied individuals of badgers from the Saratov Volga region phenotypically looked like Asian badgers, but our DNA analysis showed that only two of them were *M. leucurus*, whilst three ones were heterozygous individuals carrying genes from both species and were identified as hybrids. The remaining 29 individuals were captured in the right-bank areas of the region. Badgers were sampled from individuals from the northern to southern borders of the region in areas located along the Volga river on the Volga upland and in the Oka–Don plain. Of these, one individual from Khvalynsky district turned out to be an Asian badger, one individual from Krasnoarmeysky district was a hybrid of the two named species, and three individuals, one from Tatishchevsky, the second from Volsky and the third from Khvalynsky districts showed introgression of Asian badger genes into the genotype of the European badger. Thus, we have managed to find out that at this stage of development of the phase of the climatic cycle in the Lower Volga region, characterized by warming winters, the Volga river, with its two reservoirs within the Saratov region, is not an absolute zoogeographical boundary, and badgers, whose species are characterized by winter sleep, can in certain conditions overcome, most likely on ice, both the river itself and the lake parts of the Volgograd and Saratov reservoirs. According to the revealed introgression in some individuals from different areas on the Volga upland of the right bank of the Saratov region, it can be assumed

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

ORCID and e-mail addresses: Mikhail L. Oparin: <https://orcid.org/0000-0002-9629-7579>, oparinml@mail.ru; Nikita A. Kartavov: nikitakartavov@yandex.ru; Olga S. Oparina: <https://orcid.org/0000-0001-5581-4122>, otis07@mail.ru; Sergey V. Sukhov: centurie@mail.ru; Sergey V. Titov: <https://orcid.org/0000-0001-9634-1157>, svtitov@yandex.ru.

М. Л. Опарин, Н. А. Картавов, О. С. Опарина и др.

that such traveling across the Volga river took place earlier, possibly before its flow was regulated by dams.

Keywords: European badger, Asian badger, right and left banks of the Volga river, hybridization, introgression, Saratov region

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: Oparin M. L., Kartavov N. A., Oparina O. S., Sukhov S. V., Titov S. V. Contact zone of European (*Meles meles* Linnaeus, 1758) and Asian (*M. leucurus* Hodgson, 1847) badgers (Mustelidae, Mammalia) in the right- and left-bank districts of the Saratov region. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 3, pp. 331–344 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-331-344>

Оригинальная статья

УДК 630.561.24+551.583.4+58.02

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-345-363>

РЕЖИМ ЕСТЕСТВЕННЫХ НАРУШЕНИЙ И РАЗВИТИЕ ДРЕВОСТОЯ ПИХТОВО-ЕЛОВОГО ЛЕСА В ЮЖНОМ СИХОТЭ-АЛИНЕ

О. Н. Ухваткина ✉, А. М. Омелько, Л. А. Сибирина,
Г. А. Гладкова, А. А. Жмеренецкий

*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
Россия, 690022, г. Владивосток, проспект 100 лет Владивостоку, д. 159*

Поступила в редакцию 01.09.2023 г., после доработки 24.11.2023 г., принята 09.12.2023 г., опубликована 30.09.2024 г.

Аннотация. Возрастные смены в пихтово-еловых лесах и возможное влияние на них происходящих климатических изменений являются актуальным вопросом. В работе рассмотрен древостой ненарушенного пихтово-елового леса, расположенный в южном Сихотэ-Алине на высоте 530 м над ур. м. В 2001 г. здесь была заложена постоянная пробная площадь, а в 2022 – 2023 гг. была проведена ее ревизия и получены образцы древесины (керны). В результате исследования было установлено, что развитие древостоя имело существенные отличия от описанного ранее в схеме возрастных смен девственного пихтово-елового леса. Во-первых, установлено, за последние 242 года не происходили массовые распады древостоя и выявляются только частичные распады, имевшие место в 1831 – 1850 и в 1931 – 1950 гг. При этом около 50% деревьев ели аянской пережили за время своего развития как минимум 2 частичных распада древостоя. Во-вторых, показано, что в изученном древостое ель аянская не формирует одновозрастного поколения. Также выявлено, что на момент ревизии в древостое сложилась ситуация, предшествующая новому распаду древостоя. Важным полученным результатом является и то, что с 2001 г. наблюдается устойчивый тренд на уменьшение прироста ели аянской у 75% деревьев. Этот тренд может быть связан не с возрастными сменами в древостое, а обуславливаться реакцией ели на глобальное изменение климата. Подобная тенденция может вносить существенные коррективы в возрастные смены древостоев пихтово-еловых лесов.

Ключевые слова: ель аянская, Сихотэ-Алинь, история древостоя, дендрохронология

Финансирование. Работа выполнена в рамках реализации важнейшего инновационного проекта государственного значения «Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории Российской Федерации, обеспечение создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджете углерода в лесах и других наземных экологических системах» (рег. № 123030300031-6), а также при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 22-24-20100, <https://rscf.ru/project/22-24-20100/>).

✉ Для корреспонденции. Лаборатория лесных экосистем Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН.

ORCID и e-mail адреса: Ухваткина Ольга Николаевна: <https://orcid.org/0000-0002-4379-1864>, ukhvatkina@gmail.com; Омелько Александр Михайлович: <https://orcid.org/0000-0002-5703-6851>, alexomelko@gmail.com; Сибирина Лидия Алексеевна: <https://orcid.org/0000-0001-5217-6866>, sibirina@biosoil.ru; Гладкова Галина Александровна: <https://orcid.org/0000-0001-6283-3348>, gladkova@biosoil.ru; Жмеренецкий Александр Александрович: zhmerenetsky@mail.ru.

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

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Ухваткина О. Н., Омелько А. М., Сибирина Л. А., Гладкова Г. А., Жмеленецкий А. А. Режим естественных нарушений и развитие древостоя пихтово-елового леса в южном Сихотэ-Алине // Поволжский экологический журнал. 2024. № 3. С. 345 – 363. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-345-363>

ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на то что возрастные изменения и процесс смены пород в темнохвойных лесах рассматриваются с самого момента начала научного изучения лесов и их динамики, до сих пор многие вопросы возрастного развития различных видов деревьев в таких лесах остаются неизученными и требуют дальнейшей разработки (Pukinskaya, 2020).

Современные представления о лесных сообществах предполагают, что ключевую роль в их динамике и развитии играет так называемый режим естественных нарушений (Frelich, Lorimer, 1991; Abrams et al., 1999; Ishikawa et al., 1999; Omelko et al., 2016). В сомкнутых длительно развивающихся без воздействия человека древостоях умеренного пояса естественные нарушения варьируют от выпадения отдельных деревьев до крупномасштабных усыханий и выпадения деревьев, полностью изменяющих древостой (Ilisson et al., 2005; Margolis et al., 2007). Характер возобновления разных видов деревьев, в свою очередь, может повлиять на будущие режимы нарушений, так как разные виды растений в зависимости от теневыносливости и стратегии возобновления по-разному реагируют на различия в размерах окон в пологе и интенсивности нарушений, имеют разную продолжительность жизни и устойчивость к различным факторам, вызывающим нарушения (например, сильным ветрам) (Liu, 1997; Bergeron et al., 1998; Drobyshev, 1999; Mori, Takeda, 2004). Понимание того, как структура и состав леса реагировали на нарушения, происходившие в прошлом, может дать представление об их будущей устойчивости к вызванным климатом изменениям режима нарушений древостоев (Kneeshaw et al., 2011; Tepley, Veblen, 2015; Kulakowski et al., 2017).

В последнее время в научном сообществе сложилось устойчивое опасение, что на режим естественных нарушений в древостоях, развивающихся без антропогенного воздействия, могут существенно повлиять изменения климата (Janda et al., 2017), поэтому существует необходимость определить степень воздействия климатических изменений на эти процессы.

Схема развития елово-пихтового леса, описывающая возрастные смены, характерные для елово-пихтовых лесов юга российского Дальнего Востока, включает в себя 6 стадий (Kozin, 1981). Длительность стадий составляет 20 лет, а весь цикл занимает 120 лет: от стадии распада древостоя через стадии усиления роли кедра корейского и лиственных видов, стадию массового входа в основной полог нового поколения ели и усыхания поколения пихты, а также ослабления роли лиственных пород, с постепенным набором запаса у ели и нового поколения пихты, перехода их в старовозрастное состояние и снова к распаду древостоя (Kozin, 1981). Важным отличием от бореальных елово-пихтовых лесов является непре-

рывное участие в древостое кедра корейского, а также нескольких лиственных видов деревьев (Ukhvatkina, Omelko, 2013), усложняющих взаимовлияние деревьев в процессе развития их древостоя. Несмотря на наличие большого числа пробных площадей в таких лесах на территории юга материковой части Дальнего Востока, детализация созданной схемы и её уточнение ранее не проводились.

Учитывая происходящие в регионе активные процессы климатических изменений (Altman et al., 2018; Ukhvatkina et al., 2018, 2021), важной задачей является необходимость отслеживания динамики ненарушенных лесов в меняющихся условиях и выявление тенденций в развитии древостоев.

Таким образом, в данном исследовании поставлены две задачи: 1) реконструировать историю естественных нарушений древостоя и проанализировать произошедшие изменения его структуры и видового состава для уточнения и дополнения схемы развития пихтово-еловых лесов Южного Сихотэ-Алиня; 2) выяснить, проявляются ли в росте отдельных деревьев или развитии древостоя признаки влияния происходящих в последние десятилетия климатических изменений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территория и объект исследования. Исследование проведено на территории Верхнеуссурийского стационара Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, расположенного в южной части горной системы Сихотэ-Алинь (рис. 1, а), занимающего площадь 4400 га. Рельеф стационара низкоротный, средний уклон составляет 20 – 25°. Минимальная и максимальная высота над уровнем моря составляет 460 и 1060 м. Климат территории исследования муссонный; среднегодовая сумма осадков составляет 830 мм (см. рис. 1, б). Среднегодовая температура составляет 0.9°C (Kozhevnikova, 2009). Средняя скорость ветров обычно составляет не более 3 м/с, а число дней с сильными ветрами (более 20 м/с) около 20.

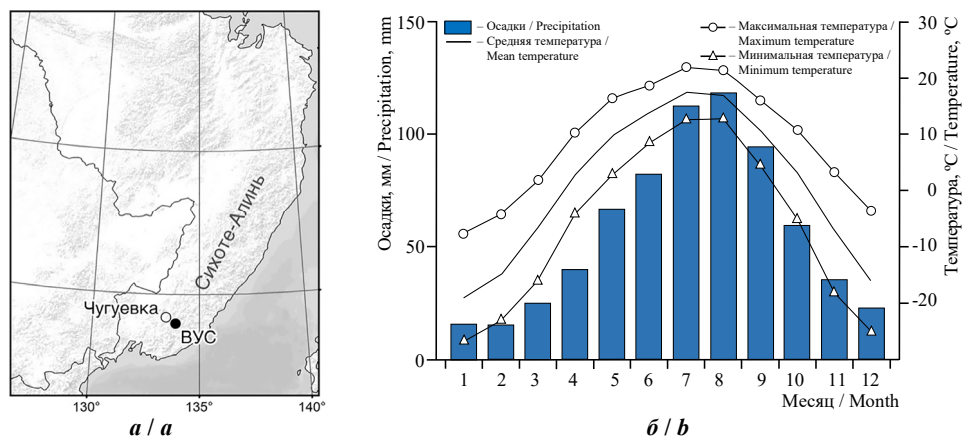


Рис. 1. Территория исследования (а) и климатограмма территории исследования (метеостанция Чугуевка) (б)

Fig. 1. Study area (a) and the climatogram of the Chuguevka meteorological station (b)

Постоянная пробная площадь № 50-2001 размером 0.25 га была заложена в 2001 г. в елово-пихтовом древостое, не подвергавшемся антропогенному воздействию, на высоте 530 м над ур. м. на выположенном участке в нижней части склона долины р. Правая Соколовка. Общая характеристика древостоя пробной площади приведена в табл. 1.

Древостой в пределах пробной площади образован деревьями следующих видов: *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim., *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey., *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc, *Tilia amurensis* Rupr., *Betula costata* (Trautv.) Regel., единично – *Padus maackii* (Rupr.) Kom., *Acer tegmentosum* Maxim. Et Rupr., *Taxus cuspidate* Siebold & Zucc.

Подлесок редкий, общая сомкнутость 0.3 – 0.4. В его составе 15 видов кустарников и лиан, но ни один из них не является доминирующим на данной стадии развития древостоя. Спорадически группами в пределах окон в пологе древостоя встречаются *Actinidia kolomikta* (Maxim.) Maxim., другие кустарники *Acer barbinerve* Maxim., *Spiraea betulifolia* Pall., *Spiraea ussuriensis* Pojark., *Corylus mandshurica* Maxim., *Ribes triste* Pall., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Rosa acicularis* Lindl., *Aralia elata* (Miq.) Seem., *Eleutherococcus senticosus* (Rupr.) Maxim., *Eounimus macroptera* Rupr., *Lonicera chrysantha* Turcz. ex Lebed., *Philadelphus tenuifolius* Rupr. & Maxim., *Sambucus sibirica* Nakai, *Schisandra chinensis* (Turcz.) Rupr. Высота большинства кустарников и лиан не превышает 1.5 м, лещина и клен бородачатый достигают 3.5 м.

Травяно-кустарничковый ярус хорошо развит, мозаичный, проективное покрытие достигает 90 – 100%. В его составе 5 массовых видов растений, он разделяется на два подъяруса. В первом подъярусе аспект создает *Dryopteris crassirhizoma* Nakai., единично встречается *Veratrum dahuricum* (Turcz.) O. Loes. Второй подъярус образован, главным образом, видами таежного мелкотравья: *Oxalis acetosella* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt и плауном *Lycopodium annotinum* L. Всего в составе травянистого яруса встречается 30 видов.

Сбор данных. При закладке пробной площади в 2001 г. учитывались все деревья, начиная с диаметра 1 см на высоте 1.3 м. У каждого дерева была измерена высота, диаметр на высоте 1.3 м. Далее все деревья были распределены по четырехсантиметровым ступеням толщины и разделены на крупный подрост (диаметр от 1 до 12 см на высоте 1.3 м) и деревья, формирующие полог древостоя (диаметр от 16 см на высоте 1.3 м). Методом сплошного учета описан мелкий и средний подрост (мелкий подрост – до 0.5 м высотой, средний – от 0.6 м высотой и до диаметра 1 см на высоте 1.3 м), а также подлесок и травяной ярус.

В мае 2023 г. проведен повторный учет деревьев, подлеска и подроста по методикам, примененным при закладке пробной площади для обеспечения сравнимости результатов. Дополнительно в пределах пробной площади в 2022 – 2023 гг. было проведено бурение для получения образцов древесины – кернов с ели аянской, пихты белокорой, кедра корейского, березы желтой и липы амурской. КERN брались на высоте 1.3 м перпендикулярно склону и/или наклону дерева для того, чтобы избежать получения кривой древесины (Stokes, Smiley, 1968). Всего было получено 89 кернов, из которых 68 шт. – ель аянская, 15 шт. – береза желтая, 4 шт. –

Таблица 1. Таксационные показатели древостоя в 2001 и в 2023 гг.
Table 1. Characteristics of the main tree species in 2001 and 2023

Вид / Species	Сумма площадей сечений, м²/га / Basal area, m²/ha				Запас, м³ / Volume, m³				Средний диаметр на высоте 1,3 м, см / DBH, cm				Средняя высота, м / Mean height, m		Подрост, шт./га / Undergrowth, pes./ ha		Возраст, лет *** / Age, ***
	Живые / Live 2001	Живые / Live 2023	Мертвые / Dead 2001	Мертвые / Dead 2023	Живые / Live 2001	Живые / Live 2023	Мертвые / Dead 2001	Мертвые / Dead 2023	2001*	2023*	2001*	2023*	2001*	2023*	2001	2023	
Еа / Pj	17.57	17.36	1.18	2.03	199.4	170.01	9.19	19.92	6.5 26.4	4.8 28.6	6.2 22.2	4.5 22.4	72	179	72	179	72–244
Пб / An	13.70	3.74	2.09	11.78	134.4	27.75	19.33	104.33	7.1 22.8	5.5 19.7	8.2 20.4	4.8 18.6	124	130	124	130	–
Кк / Pk	2.93	3.67	0.00	0.00	43.8	41.95	0.00	0.00	6.4 42.1	4.7 47.6	7.1 23.8	5.0 26.0	20	30	20	30	–
Бж / Bc	5.13	5.72	0.06	0.38	57.4	54.65	0.59	2.76	11.5 24.5	12 26.0	14.8 21	13.0 22.0	20	–	20	–	70–164
Ла / Ta	0.70	1.14	0.00	0.04	5.9	7.67	0.00	0.28	8.6 18.3	8.0 21.2	11.1 18.8	6.0 19.0	–	–	–	–	73–161
Клж / Au	0.12	0.15	0.51	0.00	0.5	0.61	0.12	0.00	5.8 –	4.5 –	5.1 –	4.0 –	16	–	16	–	–
Клз / At	0.00	0.08	0.00	0.00	0.0	0.28	0.00	0.00	–	4.6 –	–	5.0 –	88	–	88	–	–
Чм / Pm	0.00	0.02	0.41	0.08	0.6	0.07	3.00	0.00	–	8.0 –	–	8.5 –	–	–	–	–	–
То / Tc	0.00	<0.01	0.00	0.00	0.0	<0.01	0.00	0.00	–	–	–	1.7 –	–	–	–	–	–
Итого / Total	40.15	31.89	4.25	14.31	442.07	302.99	32.23	127.29	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Примечания. Еа – ель аянская, Пб – пихта белокорая, Кк – сосна корейская, Ла – липа амурская, Клж – клен желтый, Клз – клен зеленокорый, Чм – чермуха Маака, То – тис остроколючный; * – верхняя строка – средний диаметр / высота для полога древостоя (диаметр с 16 см); *** – число годичных колец (диаметр до 12 см), нижняя строка – средний диаметр / высота для полога древостоя (диаметр с 16 см); * – верхняя строка – средний диаметр / высота для крупного подроста (диаметр до 12 см), нижняя строка – средний диаметр / высота для полога древостоя (диаметр с 16 см); *** – число годичных колец дерева с момента его достижения высоты бурения (1.3 м) до момента взятия образца.

Note. Pj – *Picea jezoensis*, An – *Abies nephrolepis*, Pk – *Pinus koraiensis*, Ta – *Tilia amurensis*, Au – *Acer ukurunduense*, At – *Acer tegmentosum*, Pa – *Padus maackii*, Tc – *Taxus cuspidate*; DBH is the average diameter at 1.3 m; * : top line – DBH / H to large undergrowth (DBH < 12 cm), bottom line – DBH / H to large undergrowth (DBH > 16 cm); *** – the age by the height of DBH.

липа амурская, 2 шт. – кедр корейский. Для пихты белокорой не удалось получить ни одного образца в связи с тем, все деревья имели обширную сердцевинную гниль более $\frac{2}{3}$ радиуса ствола.

Первичная обработка и верификация образцов. Первичная обработка кернов в лаборатории проводилась в соответствии с общепринятыми дендрохронологическими процедурами (Cook, Kairiukstis, 1990). Все образцы были смонтированы на деревянные бруски, высушены, подрезаны и прошли процедуру повышения контрастности до тех пор, пока отдельные трахеиды не стали видны под бинокулярным микроскопом. Измерение радиального прироста деревьев проводилось с помощью полуавтоматической измерительной установки Velmex (Velmex INC., США) с точностью 0.01 мм. После измерения серии прошли перекрестное датирование с использованием ПО TSAP (Rinn, 1996). Оценка надежности перекрестного датирования и поиск пропущенных колец выполнены с использованием ПО COFECNA (Holmes, 1983).

Для повышения надежности перекрестного датирования полученных образцов были использованы образцы из базы данных авторов, собранные по каждому виду в период с 2009 по 2022 г. на территории исследования.

Анализ истории естественных нарушений древостоя. Восстановление истории естественных нарушений древостоя выполнено с помощью методики «boundary-line criterion» (Black, Abrams, 2003), которая основана на предположении о том, что резкое увеличение радиального прироста деревьев в фитоценозе чаще всего обусловлено улучшением условий среды, связанным с гибелью соседних деревьев (Lorimer, Frelich, 1989; Rubino, McCarthy, 2004). Такие моменты резкого увеличения прироста названы «релизами» (от английского «growth release», сокращенно GR). Подробно процесс выявления моментов релизов описан в работе Блэка и Абрамса (Black, Abrams, 2003). Выявление релизов проведено с помощью пакета TRADER (Altman et al., 2014) для ПО R (R Core Team, 2019).

Число полученных кернов было пропорционально числу деревьев каждого вида на пробной площади. В связи с этим восстановление истории древостоя проведено только по ели аянской, так как кернов, полученных с деревьев остальных видов, было недостаточно для анализа истории нарушений древостоя (Black et al., 2009). Образцы с кедра корейского, березы желтой и липы амурской были использованы для анализа изменений радиального прироста деревьев и возрастной структуры древостоя.

На пробной площади получено 68 шт. кернов с ели аянской, что дало в совокупности 9379 измерений. Согласно методике Блэка с соавторами (Black et al., 2009) создание региональной кривой для восстановления истории нарушений древостоя требует не менее 50 тыс. измерений. При создании граничной функции («boundary-line function») использован накопленный материал с территории исследования, включающий в себя 66531 измерений 507 кернов ели аянской, полученных в период с 2009 по 2022 г. на территории исследования.

В англоязычной литературе при анализе истории нарушений древостоя используются термины «minor release» и «major release». В первом случае резкое увеличение прироста («release») за декаду выявляется не более чем у 40% деревь-

ев. Во втором случае – более 40% деревьев (Black et al., 2009). В данной работе, как и Е. К. Козин (Kozin, 1981), мы используем термины частичный и массовый распад. Частичным распадом (Ishikava et al., 1999; Ukhvatkina et al., 2011) считалась декада (10 лет), когда резкое увеличение прироста показали более 30%, но не более 60% проанализированных деревьев, резкое увеличение прироста у деревьев менее 30% от проанализированных образцов считалось признаком выпадения отдельных деревьев, массовый распад – увеличение прироста наблюдается более чем у 60% деревьев в декаде.

Особенности возрастного развития деревьев. Для анализа формирования возрастных групп ели аянской все керны были разделены в зависимости от года достижения высоты взятия керна (далее – возраст на высоте 1.3 м): первая группа – деревья достигли высоты 1.3 м до частичного распада древостоя в 1831 г., вторая группа – деревья достигли высоты 1.3 м в период после распада 1831 – 1840 гг., но до частичного распада в 1871 – 1880 гг., третья группа – деревья достигли высоты 1.3 м в период после частичного распада 1871 – 1880 гг., но до частичного распада 1921 – 1950 гг., четвертая группа – деревья, достигшие высоты 1.3 м после 1921 г. Для березы желтой, кедра корейского и липы амурской разделение на группы не проводилось в связи с тем, что число образцов было недостаточно.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структура древостоя. В состав древостоя на пробной площади в 2001 г. входило 7 видов, имеющих живые деревья диаметром более 1 см на высоте 1.3 м (см. табл. 1). Наибольший вклад в общий запас древостоя вносили деревья ели аянской, на втором месте – пихта белокорая, затем – береза желтая и кедр корейский. Формула состава древостоя на 2001 г. выглядит следующим образом: 5Еа3Пб1Кк1Бж + Ла, сомкнутость – 80%. При пересчете 2023 г. выявлено 10 видов деревьев – добавился крупный и средний подрост клена зеленокорого, черемуха Маака и тис остроконечный. Состав древостоя в 2023 г.: 6Еа2Бж1Кк1Пб + Ла, сомкнутость – 70%.

Анализ распределения числа деревьев по ступеням толщины при ревизии 2001 г. показал (рис. 2, а), что у ели аянской преобладают молодые деревья и крупный подрост как в живой, так и в мертвой части древостоя. В 2023 г. вид распределения не отличается, хотя число деревьев, относящихся к крупному подросту, возросло с 332 до 536 шт./га. В мертвой части древостоя характер распределения также не изменился с 2001 г., но заметно значительное уменьшение числа мертвых деревьев (в 4 раза) начиная с крупного подростка и до диаметра 12 см.

У пихты белокорой в 2001 г. наблюдалось накопление крупного подростка и деревьев диаметром 16 – 24 см (см. рис. 2, б). При учете в 2023 г. число деревьев, относящихся к крупному подросту, выросло в два раза, а общее число деревьев, начиная с диаметром 20 см, уменьшилось с 280 до 92 шт./га. В мертвой части древостоя у пихты белокорой произошло увеличение числа деревьев в два раза.

У кедра корейского в 2001 г. преобладал крупный подрост и присутствовали деревья с диаметром 24 – 28, 52 и 64 см (см. рис. 2, в). При пересчете 2023 г. число деревьев, относящихся к крупному подросту, увеличилось в 1.5 раза, остальные

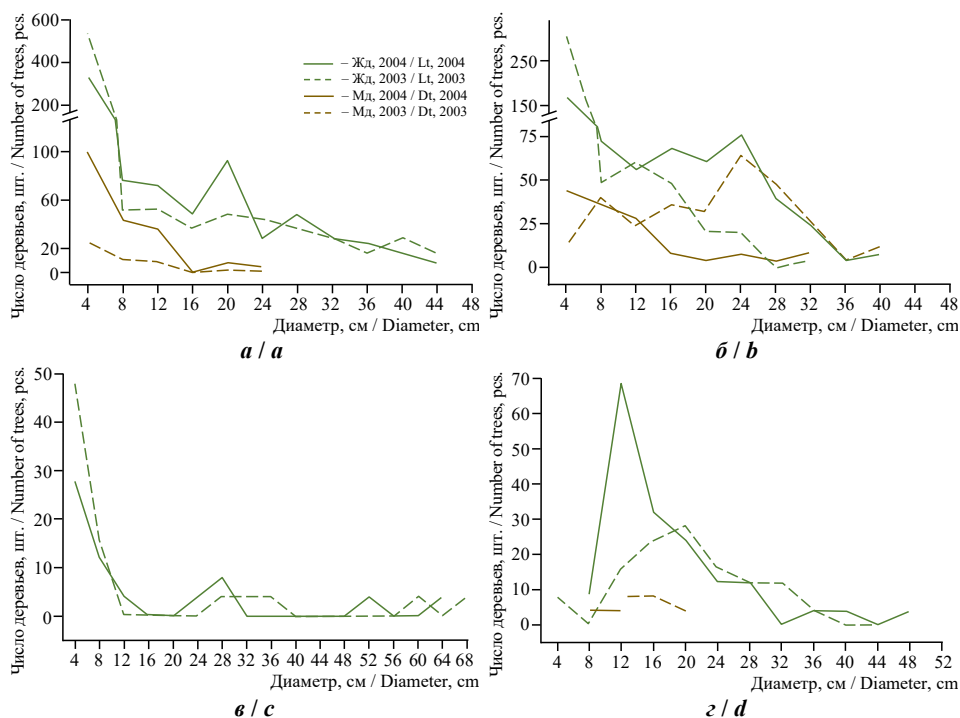


Рис. 2. Распределение числа деревьев по ступеням толщины в 2001 и в 2023 гг. для ели аянской (а), пихты белокорой (б), кедра корейского (в), березы желтой (г): Жд, 2004 – живые деревья, учет 2004 г.; Жд, 2003 – живые деревья, учет 2003 г.; Мд, 2004 – мертвые деревья, учет 2004 г.; Мд, 2003 – мертвые деревья, учет 2003 г.

Fig. 2. Distribution of the number of trees by thickness steps in 2001 and 2023: *Picea jezoensis* (a), *Abies nephrolepis* (b), *Pinus koraiensis* (c), *Betula costata* (d): Lt, 2004 – live trees, 2004; Lt, 2003 – live trees, 2003; Dt, 2004 – dead trees, 2004; Dt, 2003 – dead trees, 2003

деревья показали увеличение диаметра на 1-2 ступени толщины. Мертвых деревьев кедр корейского на пробной площади не было.

Береза желтая в 2001 г. не имела крупного подроста (см. рис. 2, г). Пик численности приходился на деревья, относящиеся к 12-см ступени толщины, максимальный диаметр – 48 см. При учете 2023 г. пик численности наблюдается на 20-см ступени толщины, общий характер распределения не изменился, хотя появилось небольшое число крупного подроста (8 шт./га). Анализ мертвой части древесной березы желтой показывает, что число мертвых деревьев не превышает 10 шт.

Что касается остальных видов (рис. 3, а, б), то у липы амурской и клена желтого в 2023 г. наблюдается увеличение общего числа деревьев (у липы в 1.5 раза, у клена желтого в 2 раза). Появились три вида деревьев, не отмеченных в 2001 г. – клен зеленокорый, черемуха Маака и тис остроконечный.

Средний и мелкий подрост на пробной площади редкий у всех видов при ревизии 2001 и 2023 гг. (табл. 2).

РЕЖИМ ЕСТЕСТВЕННЫХ НАРУШЕНИЙ И РАЗВИТИЕ ДРЕВОСТОЯ

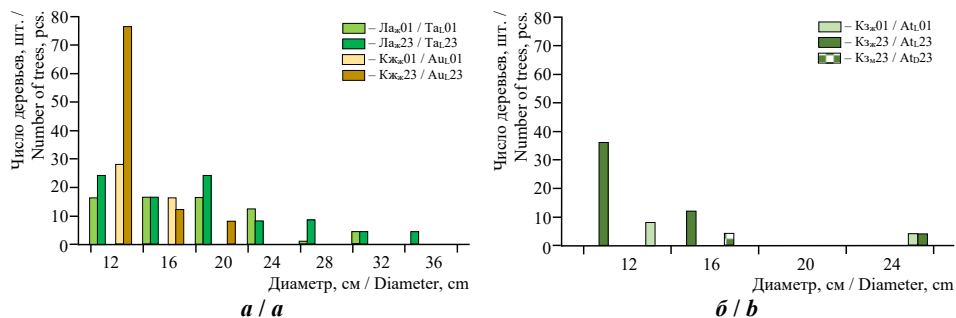


Рис. 3. Распределение числа деревьев по ступеням толщины: *а* – Ла_ж01(23) – число живых (Ж) деревьев липы амурской в 2001 и в 2023 гг., Кж_ж01(23) – число живых (Ж) деревьев клена желтого в 2001 и в 2023 гг.; *б* – Кз_{ж(м)}01(23) – число живых (Ж) или мертвых (М) деревьев клена зеленокорого в 2001 и в 2023 гг.

Fig. 3. Tree distribution by DBH (the diameter at 1.3 m) in 2001 and 2023: *a* – Та_Л01(23) is the number of live (L) trees of *Tilia amurensis* in 2001 and 2023, Ау_Л01(23) is the number of live (L) trees of *Acer ukurunduense* in 2001 and 2023; *b* – Ат_{Л(Д)}01(23) the number of live (L) or dead (D) trees of *Acer tegmentosum* in 2001 and 2023

История естественных нарушений древостоя. Общий период анализируемой истории естественных нарушений древостоя составил 240 лет – с 1771 по 2010 г. Первые 10 лет и последние 10 лет не могут быть проанализированы в соответствии с особенностями методики. Анализ выявленных релизов хорошо показывает наличие двух ярко выраженных периодов частичных распадов – с 1831 по 1850 г., также с 1931 по 1950 г., а также очень небольшой по численности, но все же фиксируемый всплеск радиального прироста деревьев в декаду 1871 – 1880 гг. (рис. 4). В период между выраженными частичными распадами доля деревьев, показывающих релиз, составляет не более 18%.

Возраст деревьев и особенности их развития в древостое. Для ели аянской все проанализированные образцы были разделены на четыре группы по времени дос-

Таблица 2. Численность подроста на пробной площади в 2001 и в 2023 гг.

Table 2. Numbers of undergrowth on the sample area in 2001 and 2023

Вид / Species	Средний подрост / Middle undergrowth				Мелкий подрост / Small undergrowth			
	2001 г.		2023 г.		2001 г.		2023 г.	
	шт. / pcs.	%	шт. / pcs.	%	шт. / pcs.	%	шт. / pcs.	%
<i>Picea jezoensis</i>	36	47.4	159	66.5	36	13.6	20	20.0
<i>Abies nephrolepis</i>	12	15.8	50	20.9	112	42.4	80	80.0
<i>Pinus koraiensis</i>	12	15.8	30	12.6	8	3.0	–	–
<i>Betula costata</i>	–	–	–	–	20	7.6	–	–
<i>Tilia amurensis</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Acer ukurunduense</i>	4	5.3	–	–	12	4.5	–	–
<i>Acer tegmentosum</i>	12	15.8	–	–	76	28.8	–	–
<i>Padus maackii</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Taxus cuspidata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
Итого / Total	76	100.0	239	100.0	264	100.0	100	100.0

Примечание. Прочерк – нет деревьев.

Note. Dash means no trees.

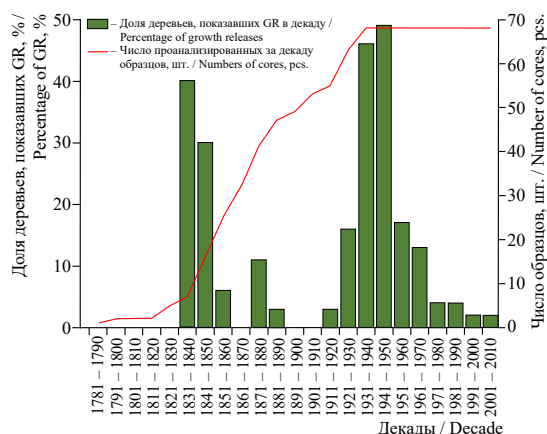


Рис. 4. Распределение моментов резкого увеличения прироста (GR) деревьев ели аянской по декадам, выраженное в процентах от общего числа образцов, участвовавших в каждой декаде

Fig. 4. Growth releases (GR) of *Picea jezoensis*, expressed as a percentage of the total number of samples participating in each decade

прироста в различных возрастных группах у ели аянской показывает, что реакция (увеличение радиального прироста) самых старых деревьев на последний частичный распад 1931 – 1950 гг. была наименьшей по сравнению с другими группами, в то время как наиболее активно реагировали увеличением прироста самые молодые деревья ели (см. рис. 5, *a – z*). Анализ изменения радиального прироста имеющих-ся кернов березы желтой (см. рис. 5, *e*) показывает его резкое увеличение в период с 1931 до 1950-х гг. Для кедра корейского удалось получить керны с двух деревьев, относящихся к ступеням толщины 36 и 68 см. Несмотря на то что керн с дерева 68 см в диаметре был с наличием гнили, он был включен в анализ, так как длина серии измерений с сохранившейся части составила 138 лет. Число колец на высоте 1.3 м у более молодого дерева составило 79 лет. У старого дерева отмечается кратковременное уменьшение прироста в период частичного распада 1931 – 1950 гг. и затем некоторое увеличение его со снижением к 2000 г. (см. рис. 5, *ж*). В последние 20 лет радиальный прирост дерева оставался на примерно одинаковом уровне (см. рис. 5, *ж*).

У более молодого дерева характер кривой радиального прироста очень близок к группе молодых деревьев ели аянской (см. рис. 5, *z*), когда после частичного распада 1931 – 1950 гг. происходит резкое увеличение прироста с постепенным его замедлением. В последние 20 лет прирост этого дерева кедра корейского заметно увеличился (см. рис. 5, *ж*).

Анализ радиального прироста деревьев липы амурской не выявил реакции на распад 1931 – 1950 гг., возможно, число образцов недостаточно для её выявления. В то же время за последние 20 лет у липы амурской наблюдается значительное увеличение радиального прироста (см. рис. 5, *з*).

тижения деревьями высоты 1.3 м. Как выяснилось, доля участия деревьев в разных возрастных группах имеет выраженные отличия. Первая группа – самые старые деревья, составляет всего 7% от их общего числа (возраст 195 – 244 лет, медиана – 200 лет) (рис. 5, *д*), вторая и третья группа отличаются незначительно – 37% (возраст 155 – 187 лет, медиана – 167 лет) и 31% (возраст 107 – 152 лет, медиана – 139 лет) соответственно, 24% от общего числа деревьев составляют самые молодые деревья, достигшие высоты 1.3 м после декады 1921 гг., но до частичного распада 1931 – 1950 гг. (возраст 71 – 102 лет, медиана – 85 лет) (см. рис. 5, *д*).

Сравнение радиального при-

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Динамика структуры и история нарушений древостоя. Видовой состав древостоя за 22 года, прошедшие со времени закладки пробной площади, изменился незначительно. Хорошо

заметно, что увеличилась доля участия по запасу ели аянской и березы желтой, при этом доля пихты белокорой в общем запасе древостоя уменьшилась с 30 до 10% (см. табл. 1). Увеличилось число деревьев светолюбивых лиственных видов и добавились новые виды в крупном и среднем подросте – клен зеленокорый, черемуха Маака и тис остроконечный (см. табл. 1).

Произошло увеличение численности крупного подроста ели аянской, пихты белокорой, кедра корейского, березы желтой, липы амурской (см. табл. 1, рис. 2), в то время как численность мелкого подроста (см. табл. 2) за последние 20 лет уменьшилась у всех видов. Снижение числа взрослых деревьев произошло у ели аянской и пихты белокорой (см. рис. 2, а, б). Если говорить о взрослых деревьях кедра корейского и березы желтой (см. рис. 2, в, г), то у них наблюдается закономерное увеличение диаметра деревьев в течение 22 лет вне зависимости от изменений в древостое.

Таким образом, резкие изменения в численности живых и мертвых деревьев наблюдаются только для

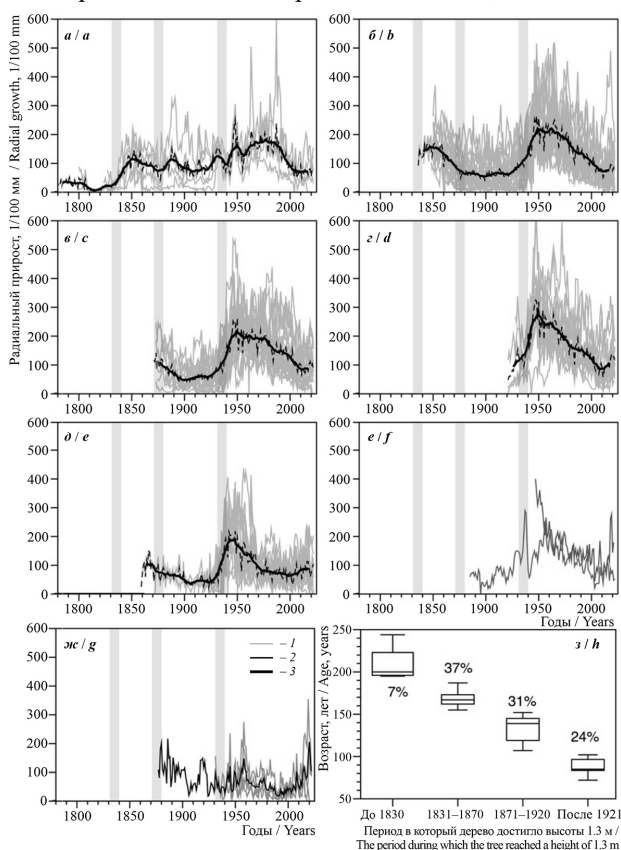


Рис. 5. Радиальный прирост ели аянской (а – деревья, достигшие высоты 1.3 м до частичного распада 1831–1840 гг., б – деревья, достигшие высоты 1.3 м с 1840 до 1871 гг., в – деревья, достигшие высоты 1.3 м с 1871 по 1921 г., г – деревья, достигшие высоты 1.3 м после 1921 г.), березы желтой (д), кедра корейского (е), липы амурской (ж), з – распределение числа деревьев ели аянской по времени достижения высоты 1.3 м

Fig. 5. Radial growth of *Picea jezoensis* (а – the trees reaching a height of 1.3 m before partial disturbance in 1831–1840, б – the trees reaching a height of 1.3 m from 1840 to 1871, в – the trees reaching a height of 1.3 m from 1871 to 1921, г – the trees reaching a height of 1.3 m after 1921), *Betula costata* (е), *Pinus koraiensis* (ф), *Tilia amurensis* (г), з – distribution of the *Picea jezoensis* trees by reaching a 1.3 m height

пихты белокорой, тогда как для остальных видов значительного колебания числа деревьев за 22 года не происходило.

Анализ истории нарушений древостоя и изменения радиального прироста. Анализ истории естественных нарушений древостоя показывает, что в период с 1781 по 2010 г. частичные распады происходили два раза – в 1831 – 1850 и 1931 – 1950 гг. (см. рис. 4). Хорошо заметно, что между этими распадами прошло ровно 100 лет, а также видно событие, связанное с выпадением отдельных деревьев в 1871 – 1880 гг. Интересно, что удалось зафиксировать влияние распадов не только на ель аянскую, но и активную реакцию деревьев березы желтой на распад 1931 – 1950 гг. (см. рис. 5, е). Возраст деревьев березы недостаточен для того, чтобы зафиксировать более ранний распад. При этом у липы амурской реакции на частичный распад 1931 – 1950 гг. не наблюдается (см. рис. 5, з). Для понимания этого явления требуются дальнейшие исследования.

Реакция деревьев ели аянской на распады с возрастом уменьшается. Это хорошо заметно, если сравнить реакцию на частичный распад 1931 – 1950 гг. у группы самых старых деревьев (см. рис. 5, а) и у группы самых молодых деревьев (см. рис. 5, з), при этом в период между распадами радиальный прирост деревьев очень заметно падает (см. рис. 5, б, в). Взрослые деревья березы желтой, показав заметное увеличение прироста после распада 1931 – 1950 гг., в дальнейшем показывают снижение приростов до уровня, предшествовавшего периоду распада (см. рис. 5, е).

Появление в древостое клена зеленокорого, увеличение числа деревьев клена желтого, увеличение радиального прироста липы амурской после выпадения основной части деревьев пихты белокорой, увеличение подроста всех видов говорит о том, что в древостое появились условия для развития более светолюбивых видов.

Наблюдаемый промежуток времени между предыдущими частичными распадами, составивший 100 лет, а также выпадение пихты белокорой и начало развития светолюбивых видов говорит о возможности начала нового частичного распада древостоя уже в текущую декаду – 2021 – 2030 гг. Также, если посмотреть на приросты деревьев ели аянской, то хорошо заметно значительное их снижение у самых старых из них не только за последние 20 лет (см. рис. 3, а), но и ранее, при этом распад 1931 – 1950 гг. у некоторых деревьев не привел к увеличению прироста. У самых старых деревьев ели, начавших активный рост после распада 1831 – 1850 гг. и после декады 1871 – 1880 гг., также наблюдается равномерный низкий прирост (см. рис. 3, б, в). Только у самых молодых деревьев ели аянской выпадение пихты белокорой в период с 2001 по 2023 г. привело к резкому увеличению радиального прироста (см. рис. 3, з). Судя по всему, в текущую декаду 2021 – 2030 гг. может произойти выпадение наиболее старых деревьев ели аянской, которое приведет к активному росту самой молодой части поколения взрослых деревьев.

Что касается таких видов, как кедр корейский и береза желтая, то анализ распределений числа стволов по диаметру за две ревизии показывает увеличение диаметра взрослых деревьев, не зависящее от событий, происходящих с деревьями ели аянской и пихты белокорой (см. рис. 5, е, ж). Хорошо заметно увеличение диаметра взрослых деревьев на одну – две ступени толщины за прошедшие 22 года (см. рис. 2, в). Выпадения взрослых деревьев этих видов не происходило (см. рис. 2, в).

Судя по всему, таким образом проявляются особенности жизненной стратегии этих видов (Ukhvatkina, Omelko, 2016; Zhmerenetsky et al., 2018), когда ко взрослому состоянию они приобретают черты С-стратегов и их развитие становится независимым от развития остальной части древостоя, а напротив, они сами могут активно влиять на процессы развития других видов деревьев.

Несмотря на значительное выпадение пихты белокорой (см. табл. 1, рис. 2, б), активного развития лиственных видов в древостое на момент последней ревизии не происходит. Общее число деревьев липы амурской выросло, число деревьев клена желтого увеличилось, но произошло это за счет крупного подроста. Черёмуха Маака и клен зеленокорый, а также тис остроконечный встречаются редко (см. табл. 1).

Развитие древостоя и климатические процессы. Таким образом, в развитии исследуемого древостоя наблюдаются отличия от описанной ранее схемы (Kozin, 1981). Общая продолжительность цикла составила не 120, а 100 лет. Исследование показало, в 1931 – 1950 гг. произошел крупный частичный распад древостоя. Вероятно, именно в этот момент сформировалось поколение пихты белокорой, которое наблюдалось в 2001 г. и к настоящему моменту находится на стадии активного выпадения из состава древостоя. Наиболее старые деревья (ель аянская и кедр корейский) на распад 1931 – 1950 гг. отреагировали резким уменьшением радиального прироста, а затем его незначительным увеличением (см. рис. 5, а, б, ж).

Состояние древостоя на момент ревизии в 2001 г. (через 50 – 70 лет после последнего частичного распада) можно соотнести с пятой стадией развития древостоя по Е. К. Козину (Kozin, 1981), когда запас и сомкнутость основного полога была максимальной. Хотя существует значительное отличие в том, что, согласно описанной схеме, на этой стадии должно было сформироваться возрастное поколение ели аянской, напоминающее одновозрастный древостой, но распределение числа деревьев по диаметру ревизии 2001 г. показывает наличие деревьев разных ступеней толщины без явного преобладания в какой-либо ступени.

На момент ревизии 2023 г., в соответствии с разработанной схемой (Kozin, 1981), древостой должен был бы находиться на шестой стадии развития, которая характеризуется распадом основного поколения ели и пихты. Здесь также наблюдаются отличия: за прошедшие 22 года произошло выпадение поколения пихты белокорой, но значительной гибели основной части деревьев ели аянской не наблюдается. Также мы видим снижение числа сухостойных деревьев ели аянской (отмеченные в 2001 г. упали, а усыхания новых не произошло) и активное развитие крупного подроста (см. рис. 2).

С одной стороны, есть вероятность того, что процесс усыхания ели аянской еще не начался и, может быть, значительно растянут во времени, т.к. деревья этого вида достаточно долго реагируют на изменения среды (Ukhvatkina et al., 2010; Petrenko et al., 2016). Признаки такого развития событий мы видим, анализируя прирост ели аянской в последние 20 лет (рис. 5, а – в), – на рисунке хорошо заметно, что в последние 20 лет у деревьев старших групп наблюдается или снижение радиального прироста или низкий радиальный прирост без динамики (только у самых молодых деревьев наблюдается увеличение в последние 20 лет – см. рис. 5, з). Дополнительно можно сказать, что, по-видимому, в первую стадию после частич-

ного распада 1931 – 1950 гг. происходило активное развитие молодых деревьев ели (и вероятно, выпавшего уже поколения пихты), но всё же мы наблюдаем, что не менее 44% деревьев ели аянской (первая и вторая возрастная группа, см. рис. 5, а, б) к моменту распада уже были сформировавшимися взрослыми деревьями и имели возраст на высоте 1.3 м от 160 до 244 лет. Таким образом, в древостое не наблюдается одновозрастности и однородности деревьев ели аянской и не наблюдается их массового выпадения. Тогда как, согласно описанной схеме (Kozin, 1981), эти деревья должны были погибнуть в течение первой – второй стадии после массового распада и остаться должны были так называемые единичные «деревья-волки». В отличие от этого заметно, что 44% деревьев пережили более двух распадов, т.е. продолжение роста взрослых деревьев после распада не является редким явлением.

С другой стороны, уход за 20 лет практически всего поколения пихты белокорой должен был отразиться на всех деревьях ели аянской увеличением их прироста (Black, Abrams, 2004; Black et al., 2009), а увеличение радиального прироста наблюдается только для четверти деревьев (см. рис. 5, в). Уменьшение прироста ели аянской в таком случае может быть связано не с динамическими процессами в древостое, а с изменением климатических условий. Как отмечалось в предыдущей работе (Ukhvatkina et al., 2023), у ели аянской наблюдается отрицательная реакция на повышение максимальных температур воздуха. Причём чем выше в горах расположено место произрастания ели аянской, тем меньше влияние максимальных температур на ее рост. Учитывая тот факт, что исследуемая пробная площадь расположена относительно низко (минимальная высота над уровнем моря на территории исследования, где встречается ель аянская, составляет 430 – 450 м над ур. м., а исследованная пробная площадь расположена на высоте 530 м над ур. м.), наблюдаемое влияние потепления климата на ель в древостое может вносить корректировки в развитие древостоя (Ukhvatkina et al., 2023) общим снижением прироста ели аянской. В исследуемом древостое у 75% деревьев ели аянской (см. рис. 5) наблюдается тренд на снижение приростов в последние 20 лет, а предыдущие наши исследования говорят о четкой связи радиального роста ели аянской с увеличением максимальных и средних температур на этой высоте (Ukhvatkina et al., 2023).

Остается непонятным вопрос об участии лиственных видов при распаде поколения ели аянской и пихты. Нам удалось зафиксировать увеличение прироста березы желтой после распада 1931 – 1950 гг., т.е. в первую стадию, но при этом у липы амурской такой реакции практически не выявляется. Напротив, после выпадения пихты белокорой за последние 20 лет реакцию показала липа амурская, а береза желтая практически не увеличила прирост, хотя размеры и возраст деревьев этих видов в среднем очень близки (см. табл. 1).

Вероятно, развитие древостоя после распада 1931 – 1950 гг. происходило без стадии массового отмирания лиственных видов (березы и липы), но для объяснения причин этого явления требуются дальнейшие исследования. Интересно, что для еловых лесов Европы исследователями отмечается устойчивая тенденция увеличения доли лиственных (клена и липы) и снижения участия ели (Jakubowska-Gabara, 1996; Mirin, Tikhodeeva, 2020; Pukinskaya, 2020; Thrippleton et al., 2020),

связываемое авторами с тенденцией потепления климата. В рамках этого исследования такого явления не зафиксировано.

Сравнивая полученные результаты с выводами других авторов (Janda et al., 2017; Pavlin et al., 2021), можно говорить, что процесс возобновления ненарушенного елово-пихтового леса на территории южного Сихотэ-Алиня больше напоминает возобновление древостоев кедрово-широколиственных лесов, которое осуществляется за счет частичных, а не массовых распадов древостоя (Ukhvatkina et al., 2015; Omelko et al., 2016). Важным моментом также является влияние климатических изменений на динамику древостоя, определяющееся активной сменой климатических процессов в регионе (Shumakov, 2022; Ukhvatkina et al., 2018, 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование выявило ряд существенных отличий в развитии исследуемого древостоя от разработанной ранее схемы развития древостоев елово-пихтовых лесов в южной части Сихотэ-Алиня (Kozin, 1981) и позволяет внести некоторые дополнения. Важным отличием стало то, что, по-видимому, процесс возрастных смен в елово-пихтовом ненарушенном лесу имеет более плавный характер, чем ожидалось ранее и больше похож на смены в кедрово-широколиственных лесах, когда обновление древостоя проходит не за счет массовых, а за счет частичных распадов древостоя.

Показано, что ель аянская не формирует разновозрастные поколения даже при её преобладании в древостое, а одновременно в основном пологе древостоя могут расти деревья, образовавшиеся как после последнего частичного распада, так и деревья, пережившие более двух распадов. Остаются не выясненными вопросы о роли крупных лиственных видов – березы желтой и липы амурской, их возрастных сменах и отражении в их росте динамических процессов, происходящих с елью и пихтой.

Полученные данные о тренде на уменьшение радиального прироста ели аянской могут свидетельствовать о влиянии климатических изменений (наблюдаемое повышение температуры воздуха) на развитие елово-пихтового леса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Abrams M. D., Copenheaver C. A., Terazawa K., Umeki K., Takiya M., Nobuhiro A. A 370-year dendroecological history of and old-growth Abies – Acer-Quercus forest in Hokkaido, Northern Japan. *Canadian Journal of Forest Research*, 1999, vol. 29, no. 12, pp. 1891–1899. <https://doi.org/10.1139/x99-174>
- Altman J., Fibich P., Dolezal J., Aakala T. TRADER: A package for tree ring analysis of disturbance events in R. *Dendrochronologia*, 2014, vol. 32, iss. 2, pp. 107–112. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2014.01.004>
- Altman J., Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Macek M., Plener T., Pejcha V., Cerny T., Petrik P., Srutek M., Song J.-S., Zhmerenetsky A. A., Vozmishcheva A. S., Krestov P. V., Petrenko T. Y., Treydte K., Dolezal J. Poleward migration of the destructive effects of tropical cyclones during the 20th century. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2018, vol. 115, pp. 11543 – 11548. <https://doi.org/10.1073/pnas.1808979115>

- Bergeron Y., Engelmark O., Harvey B., Morin H., Sirois L. Key issues in disturbance dynamics in boreal forests: Introduction. *Journal of Vegetation Science*, 1998, vol. 9, iss. 4, pp. 464–468. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.1998.tb00931.x>
- Black B. A., Abrams M. D. Use of boundary-line growth patterns as a basis for dendroecological release criteria. *Ecological Applications*, 2003, vol. 13, iss. 6, pp. 1733–1749. <https://doi.org/10.1890/02-5122>
- Black B. A., Abrams M. D. Development and application of boundary-line release criteria. *Dendrochronologia*, 2004, vol. 22, iss. 1, pp. 31–42. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2004.09.004>
- Black B. A., Abrams M. D., Rentsch J. S., Gould P. J. Properties of boundary-line releases criteria in North American tree species. *Annals of Forest Science*, 2009, vol. 66, article no. 205. <https://doi.org/10.1051/forest/2008087>
- Cook E. R., Kairiukstis L. A. Methods of dendrochronology. In: *Applications in the Environmental Science*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 1990, pp. 34.
- Drobyshev I. V. Regeneration of Norway spruce in canopy gaps in Sphagnum myrtillus old-growth forests. *Forest Ecological and Management*, 1999, vol. 115, iss. 1, pp. 71–83. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00437-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00437-X)
- Frelich L. E., Lorimer C. G. Natural disturbance regimes in hemlock-hardwood forests of the upper Great Lakes region. *Ecological Monography*, 1991, vol. 61, pp. 145–164. <https://doi.org/10.2307/1943005>
- Holmes R. L. Computer-assisted quality control in the tree-ring dating and measurement. *Tree Ring Bulletin*, 1983, vol. 43, pp. 69–75.
- Ilisson T., Metslaid M., Vodde F., Jogiste K., Kurm M. Storm disturbance in forest ecosystems in Estonia. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2005, vol. 20, pp. 88–93. <https://doi.org/10.1080/14004080510041020>
- Ishikawa Y., Krestov P. V., Namikawa K. Disturbance history and tree establishment in old-growth *Pinus koraiensis* – hardwood forests in the Russian Far East. *Journal of Vegetation Science*, 1999, vol. 10, iss. 4, pp. 439–448. <https://doi.org/10.2307/3237178>
- Jakubowska-Gabara J. Decline of potentillo albae-Quercetum Libb. 1933 phytocenoses in Poland. *Vegetatio*, 1996, vol. 124, no. 1, pp. 45–59.
- Janda P., Trotsiuk V., Mikoláš M., Bače R., Nagel T. A., Seidl R., Seedre M., Morrissey R. C., Kucbel S., Jaloviar P., Jasik M., Samonil P., Cada V., Mrharlova H., Labusova J., Novakova M., Rydval M., Mateju L., Svoboda M. The historical disturbance regime of mountain Norway spruce forests in the Western Carpathians and its influence on current forest structure and composition. *Forest Ecology and Management*, 2017, vol. 388, pp. 67–78. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.014>
- Kneeshaw D. D., Harvey B. D., Reyes G. P., Caron M.-N., Barlow S. Spruce budworm, windthrow and partial cutting: Do different partial disturbances produce different forest structures? *Forest Ecology and Management*, 2011, vol. 262, pp. 482–490. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.04.014>
- Kozhevnikova N. K. Dynamics of weather-climatic characteristics and ecological function of small river basin. *Contemporary Problems of Ecology*, 2009, vol. 2, no. 5, pp. 436–443 (in Russian).
- Kozin E. K. Scheme of development of a forest stand of the fir-spruce forest. *Lesnoe khozyaystvo*, 1981, no. 10, pp. 50–53 (in Russian).
- Kulakowski D., Seidl R., Holeksa J., Kuuluvainen T., Nagel T., Panayotov M., Svoboda M., Thorn S., Vacchiano G., Whitlock C., Wohlgemuth T., Bebi P. A walk on the wild side: Disturbance dynamics and the conservation and management of European mountain forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 2017, vol. 388, pp. 120–131. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.037>
- Liu Q. J. Structure and dynamics of the subalpine coniferous forest on Changbai mountain, China. *Plant Ecology*, 1997, vol. 132, iss. 1, pp. 97–105. <https://doi.org/10.1023/A:1009705319128>

Lorimer C. G., Frelich L. E. A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 1989, vol. 19, no. 5, pp. 651–663. <https://doi.org/10.1139/x89-102>

Margolis E. Q., Swetnam T. W., Allen C. D. A stand-replacing fire history in upper montane forests of the southern Rocky Mountains. *Canadian Journal of Forest Research*, 2007, vol. 37, no. 11, pp. 2227–2241. <https://doi.org/10.1139/X07-079>

Mirin D. M., Tikhodeeva M. Yu. Change of vegetation of reserved oak-wood “Les na Vorskle” during 60 years. *Botanicheskii zhurnal*, 2020, vol. 105, no. 7, pp. 672–686 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S0006813620070078>

Mori A., Takeda H. Effects of undisturbed canopy structure on population structure and species coexistence of an old-growth subalpine forest in central Japan. *Forest Ecology and Management*, 2004, vol. 200, pp. 89–100. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.06.036>

Omelko A., Ukhvatkina O., Zhmerenetsky A. Disturbance history and natural regeneration of an old-growth Korean pine-broadleaved forest in the Sikhote-Alin mountain range, Southeastern Russia. *Forest Ecology and Management*, 2016, vol. 360, pp. 221–234. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.036>

Paulin J., Nagel T. A., Svitok M., Pettit J. L., Begovic K., Mikac S., Dikku A., Toromani E., Panayotov M., Zlatanov T., Haruta O., Dorog S., Chaskovskyy O., Mikolas M., Janda P., Franco-vic M., Rodrigo R., Vostarek O., Synek M., Dusatko M., Knir T., Kozak D., Kameniar O., Bace R., Cada V., Troitsiuk V., Schurman J.S., Saulnier M., Buechling A., Svoboda M. Disturbance history is a key driver of tree life span in temperate primary forests. *Journal of Vegetation Science*, 2021, vol. 32, iss. 5, article no. e13069. <https://doi.org/10.1111/jvs.13069>

Petrenko T. Ya., Ukhvatkina O. N., Omel'ko A. M., Zhmerenetsky A. A. Virginale plants development of *Picea ajnensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex carr. in old-growth korean pine-broadleaf forest in the territory of the Southern Sikhote-Alin. *The Bulletin of Irkutsk State University. Series Biology. Ecology*, 2016, vol. 18, pp. 14 – 26 (in Russian).

Pukinskaya M. Yu. Tree change in nemoral spruce forests of the Central Forest Reserve. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2020, no. 4, pp. 459–476 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-459-476>

R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing, 2019. Available at: <http://www.R-project.org/> (accessed March 16, 2023).

Rinn F. *TSAP V3.5. Computer Program for Tree-ring Analysis and Presentation*. Heidelberg, Frank Rinn Distribution, 1996. 269 p.

Rubino D. L., McCarthy B. C. Comparative analysis of dendroecological methods used to assess disturbance events. *Dendrochronologia*, 2004, vol. 21, iss. 3, pp. 97–115. <https://doi.org/10.1078/1125.7865.00047>

Shumakov I. A., ed. *Third Assessment Report on Climate Change and Its Consequences on the Territory of the Russian Federation. General Summary*. Saint Petersburg, Naukoemkie tehnologii, 2022. 124 p. (in Russian).

Stokes M. A., Smiley T. L. *An Introduction to the Tree-ring Dating*. Chicago, University of Chicago Press, 1968. 110 p.

Tepley A. J., Veblen T. T. Spatiotemporal fire dynamics in mixed-conifer and aspen forests in the San Juan Mountains of southwestern Colorado, USA. *Ecology Monographs*, 2015, vol. 85, pp. 583–603. <https://dx.doi.org/10.1890/14-1496.1.sm>

Thrippleton T., Lüscher F., Bugmann H. Climate change impacts across a large forest enterprise in the Northern Pre-Alps: Dynamic forest modelling as a tool for decision support. *European Journal of Forest Research*, 2020, vol. 139, pp. 483–498. <https://doi.org/10.1007/s10342-020-01263-x>

Ukhvatkina O. N., Omelko A. M. Evaluation of the successional processes in conifer-broadleaved forests of the Russian Far East using a population-demographic approach. *Fundamental research*, 2013, no. 11, pp. 948–953 (in Russian).

Ukhvatkina O. N., Omelko A. M. Life strategy of the Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) in the old-growth Korean pine-broadleaved forest, Southern part of the Sikhote-Alin Mountain Range. *Tomsk State University Journal of Biology*, 2016, no. 4, pp. 164–179 (in Russian). <https://doi.org/10.17223/19988591/36/10>

Ukhvatkina O. N., Komarova T. A., Trofimova A. D. The features of ontogenesis *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. In the middle part of southern Sikhote-Alin mountains. *Forestry Bulletin*, 2010, no. 3, pp. 169–173 (in Russian).

Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Krestov P. V., Zmerenetsky A. A. Impact of partial releases in mixed Korean pine-broadleaved stands on the natural regeneration processes. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 2011, vol. 4, no. 4, pp. 416–431 (in Russian).

Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Zhmerenetsky A. A., Gusev V. S. Natural disturbances regime as a factor of Korean pine-broadleaved forest stand shaping in the south of the Russian Far East. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 2015, vol. 8, no. 4, pp. 441–458 (in Russian).

Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Zhmerenetsky A. A., Petrenko T. Y. Autumn-winter minimum temperature changes in the southern Sikhote-Alin mountain range of northeastern Asia since 1529 AD. *Climate of the Past*, 2018, vol. 14, iss. 1, pp. 57–71. <http://dx.doi.org/10.5194/cp-14-57-2018>

Ukhvatkina O., Omelko A., Kislov D., Zhmerenetsky A., Epifanova T., Altman J. Tree-ring-based spring precipitation reconstruction in the Sikhote-Alin' Mountain range. *Climate of the Past*, 2021, vol. 17, iss. 2, pp. 951–967. <http://dx.doi.org/10.5194/cp-17-951-2021>

Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Zmerenetsky A. A. Changes in the dendroclimatic response of the *Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) carriers along altitudinal gradient in the Southern Sikhote-Alin. *Contemporary Problems of Ecology*, 2023, vol. 16, no. 6, pp. 745–757. <https://doi.org/10.1134/S1995425523060215>

Zhmerenetsky A. A., Omelko A. M., Ukhvatkina O. N., Petrenko T. Ya., Sibirina L. A. Ontogenetic and spatial distribution of *Betula costata* (Betulaceae) coenotic population in undisturbed Korean pine-broadleaved forest at the south of the Russian Far East. *Rastitelnye Resursy*, 2018, vol. 54, no. 2, pp. 260–279 (in Russian).

Natural disturbance history regime and the development of the dark coniferous forest in the Southern Sikhote-Alin

O. N. Ukhvatkina , A. M. Omelko, L. A. Sibirina,
G. A. Gladkova, A. A. Zhmerenetsky

*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity,
Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences
159 100 Let Vladivostoku Avenue, Vladivostok 690022, Russia*

Received: September 1, 2023 / revised: November 24, 2023 / accepted: December 9, 2023 / published: September 30, 2024

Abstract. Age shifts in fir–spruce forests and the potential influence of ongoing climate changes upon them are pressing issues. The study focuses on a stand of undisturbed fir–spruce forest located in the southern Sikhote-Alin at an altitude of 530 m a.s.l. A permanent sample plot was established there in 2001, and a revision was conducted in 2022–2023 with wood samples (cores) obtained. The research has revealed significant deviations in the stand development from the previously described pattern of age shifts in virgin fir–spruce forests. Firstly, it was established that there have been no major stand disturbances over the last 242 years, and only minor ones occurring in 1831–1850 and 1931–1950 were identified. About 50% of Jezo spruce trees survived at least 2 minor disturbances during their development. Secondly, it is shown that Jezo spruce does not form a single-age generation within the studied stand. It was also found that at the time of revision, the stand was in a situation preceding a new stand disturbance. An important result obtained is that a stable trend of decreasing growth has been observed in 75% of Jezo spruce trees since 2001. This trend might not be associated with age shifts within the stand but could be attributed to the spruce’s response to global climate changes. Such a trend could significantly impact the age shifts in fir–spruce forest stands.

Keywords: Jezo spruce, Sikhote-Alin, disturbance history, dendroecology

Funding. The work was carried out within the framework of realization of the most important innovative project of state importance “Development of the system of ground and remote monitoring of carbon pools and greenhouse gas fluxes on the territory of the Russian Federation, ensuring the creation of a system of accounting data on the fluxes of climatically active substances and carbon budget in forests and other terrestrial ecological systems” (reg. № 123030300031-6), as well as with the financial support of the Russian Science Foundation (project № 22-24-20100, <https://rscf.ru/project/22-24-20100/>).

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: Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Sibirina L. A., Gladkova G. A., Zhmerenetsky A. A. Natural disturbance history regime and the development of the dark coniferous forest in the Southern Sikhote-Alin. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 3, pp. 345–363 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-345-363>

 *Corresponding author.* Laboratory of Forest Ecosystems of Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Olga N. Ukhvatkina: <https://orcid.org/0000-0002-4379-1864>, ukhvatkina@gmail.com; Alexander M. Omelko: <https://orcid.org/0000-0002-5703-6851>, alexomelko@gmail.com; Lidia A. Sibirina: <https://orcid.org/0000-0001-5217-6866>, sibirina@biosoil.ru; Galina A. Gladkova: <https://orcid.org/0000-0001-6283-3348>, gladkova@biosoil.ru; Alexander A. Zhmerenetsky: zhmerenetsky@mail.ru.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Краткое сообщение

УДК 591.525:599.323.5

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-364-371>

ОБЫКНОВЕННЫЙ ХОМЯК (*CRICETUS CRICETUS*, CRICETIDAE, RODENTIA) В СИМФЕРОПОЛЕ: ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ПЕРСПЕКТИВЫ СОХРАНЕНИЯ

Е. А. Зайцева¹, А. Ю. Целлариус^{2✉}, П. Л. Богомолов²,
А. В. Купцов², А. В. Суров²

¹ Центр гигиены и эпидемиологии в Республике Крым
Россия, 295034, г. Симферополь, ул. Набережная, д. 67

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

Поступила в редакцию 28.06.2024 г., после доработки 26.07.2024 г., принята 05.08.2024 г., опубликована 30.09.2024 г.

Аннотация. Численность обыкновенного хомяка в Симферополе начала расти в 1970-х гг., достигла максимума в 1990-х и держалась на высоком уровне до 2014 – 2015 гг., после чего началось ее снижение. К настоящему времени постоянные поселения хомяка в жилых кварталах центральной части города практически исчезли, а в крупных зеленых массивах численность снизилась на порядок и дальнейшее существование городской популяции вызывает серьезное беспокойство. Одним из факторов снижения численности возможно является вырубку густых зарослей кустарников и живых изгородей, начавшаяся в 2016 – 2017 гг. Однако, численность резко снизилась и там, где упомянутые мероприятия не проводились. Очевидно, мы имеем дело с многофакторным процессом, требующим специального изучения, без которого оценка жизнеспособности популяции и разработка мер по ее сохранению невозможны.

Ключевые слова: городская популяция, биотопы, снижение численности

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 24-14-00025).

Соблюдение этических норм. Протоколы с использованием животных были одобрены Комиссией по биоэтике Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (протокол № 226 от 04.03.2024 г.).

✉ Для корреспонденции. Лаборатория сравнительной этологии и биокommunikации Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

ORCID и e-mail адреса: Зайцева Елена Александровна: <https://orcid.org/0000-0002-1974-4988>, zaycevaolena@gmail.com; Целлариус Алексей Юрьевич: ale5386@yandex.ru; Богомолов Павел Леонидович: bogomolov.pl@gmail.com; Купцов Александр Викторович: <https://orcid.org/0000-0002-0732-9656>, kouptsov@yandex.ru; Суров Алексей Васильевич: <https://orcid.org/0000-0003-2030-8910>, surov@sevin.ru.

ОБЫКНОВЕННЫЙ ХОМЯК (*CRICETUS CRICETUS*, CRICETIDAE, RODENTIA)

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Зайцева Е. А., Целлариус А. Ю., Богомолов П. Л., Купцов А. В., Суров А. В. Обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*, Cricetidae, Rodentia) в Симферополе: динамика численности и перспективы сохранения // Поволжский экологический журнал. 2024. № 3. С. 364 – 371. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-364-371>

Введение. Обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus* Linnaeus, 1758), который еще сравнительно недавно был широко распространенным и многочисленным видом, сейчас находится под угрозой исчезновения и внесен в Красную книгу МСОП (Международный союз охраны природы) в категории *critically endangered* (Banaszek et al., 2020). Падение численности и фрагментация ареала хомяка начались около 50 лет назад, и ныне, по крайней мере в европейской части ареала, его наиболее жизнеспособные популяции сохранились преимущественно в черте крупных городов (Feoktistova et al., 2013; Surov et al., 2016). В восточной части ареала численность снизилась в восьми из двенадцати обследованных регионов (Feoktistova et al., 2023). В таких обстоятельствах крайне актуальна организация многолетнего мониторинга состояния городских популяций этого вида, без чего невозможны ни оценка перспектив его выживания, ни разработка мер по его охране. Однако до сих пор все исследования экологии обыкновенного хомяка в городах велись непродолжительное время; нам не известно ни одной работы, содержащей материалы многолетних наблюдений за численностью этого вида в городских условиях. Настоящее сообщение, посвященное динамике численности и пространственного размещения городской популяции обыкновенного хомяка в Симферополе, основано как на литературных данных, так и на собственных материалах, и призвано хотя бы отчасти заполнить этот пробел.

Первая зарегистрированная встреча обыкновенного хомяка на территории Симферополя датируется 1901 г. (коллекция Зоологического музея Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова, № S-482448). Иными словами, хомяк в Симферополе был обнаружен сразу же, как только в Крыму начались регулярные полевые зоологические исследования и, очевидно, обитал в городе как минимум со второй половины XIX века. В эти же годы обыкновенный хомяк упоминается как обычный представитель крымской фауны, при этом его численность в Крыму была выше, чем в материковых степях южной Украины (Brauner, 1923).

Более или менее подробные литературные данные о численности симферопольской популяции охватывают период с 70-х гг. XX в. по первое десятилетие XXI века. Согласно этим данным, численность хомяка в городе постепенно росла с середины 70-х гг. и достигла максимума в конце 90-х гг. XX в. (Tovpinets, Alekseyev, 1992; Tovpinets et al., 2006; Evstafiev, 2016). На пике численности, в 1990-х – начале 2000-х гг., в центральной части Симферополя хомяк был обычным видом. В целом распространение вида было мозаичным, густо заселенные участки чередовались со слабо заселенными или незаселенными, заселенные участки располагались как в районах жилой застройки, так и в зеленых зонах (парки, скверы, бульвары). Размер заселенных участков варьировал в пределах 1 – 27 га (Tovpinets,

Alekseyev, 1992; Tovpinets et al., 2006). Медианное значение плотности заселения этих участков в районах многоэтажной застройки составляло 7 нор/га, ($max = 16$ нор/га, $n = 27$; по данным Tovpinets, Alekseyev, 1992). На отдельных участках зеленых насаждений плотность могла достигать 60 нор/га (Tovpinets et al., 2006). В этот период симферопольская популяция была, по-видимому, самой крупной городской популяцией обыкновенного хомяка в Европе (Tovpinets et al., 2006; Feoktistova et al., 2013). С начала 2000-х гг. до 2014 г. численность хомяка в городе оставалась на высоком уровне, а если и снижалась, то незначительно. Зоологи, работавшие в этот период в черте города, не сообщали о снижении численности, хотя и прогнозировали ее спад в ближайшие годы (Evstafiev, 2016). В 2013 – 2015 гг. в центральной части Симферополя хомяк по-прежнему был обычен, в том числе в зонах сплошной многоэтажной застройки (Surov et al., 2015).

Материал и методы. Наши исследования были начаты в 2016 г. и продолжаются по настоящее время. В центральной части города были заложены три пробные площади (далее – полигоны): 1) в парке им. Ю. А. Гагарина (рис. 1, участок № 6), площадь полигона 3.2 га, регулярные наблюдения начаты в 2016 г.; 2) на территории Центра гигиены и эпидемиологии в Республике Крым (далее СЭС) (см. рис. 1, участок № 4), площадь 1.5 га; наблюдения начаты в 2018 г.; 3) в северной части территории Ботанического сада Крымского федерального университета им. Н. В. Богрова (см. рис. 1, участок № 12), 4.7 га, начало наблюдений в 2021 г. Территория полигонов 1 и 3 – парковые насаждения английского типа. Полигон 2 – это бывшая территория Крымского института эпидемиологии и бактериологии, существовавшего с конца 1920-х гг., которая представляет собой зеленый огороженный двор с газонами, клумбами, плодовыми деревьями и каменными одноэтажными домами постройки 20-х годов.

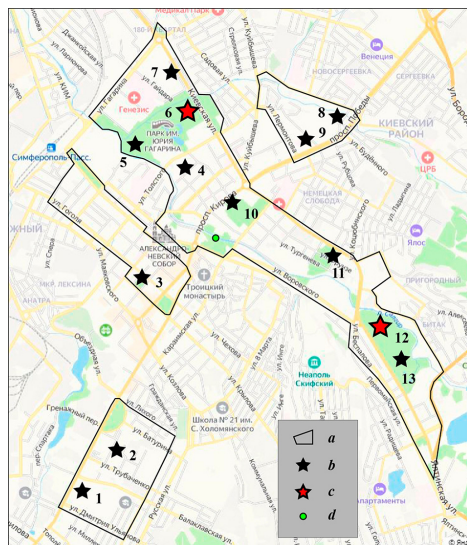


Рис. 1. Поселения обыкновенного хомяка в центральных районах Симферополя: *a* – границы территории, обследованной в 2021 – 2024 гг.; *b* – участки, заселенные хомяком в 2013 – 2014 гг. (по Surov et al., 2015); *c* – участки, где поселения сохранились до 2024 г.; *d* – новая локация (6 нор), обнаруженная в 2022 г., но исчезнувшая к 2024 г.

Fig. 1. Common hamster settlements in central Simferopol city: *a* – boundaries of the territory surveyed in 2021–2024; *b* – hamster-populated plots in 2013–2014 (Surov et al., 2015); *c* – the plots where hamster settlements remained in 2024; *d* – new plot (6 burrows) discovered in 2022, which was gone by 2024

На полигоне 1 ежегодно, с 2016 по 2020 гг., производились отловы хомяков живоловушками (с последующим выпуском в месте отлова), всего 656 ловушко/ночей, 356 поимок. На полигонах 1 и 3 в апреле – мае периодически производили сплошной учет нор, на полигоне 1 в 2017, 2021, 2022 и 2024 гг., на полигоне 3 в 2021 – 2024 гг. На территории полигона 2 зимой 2018 – 2019 гг. в ночное время устанавливались фотоловушки, общий объем записей более 100 Гб.

В 2017 – 2018 и в 2021 – 2024 гг. производился поиск нор на участках, где в 2013 – 2014 гг. (Surov et al., 2015) были зарегистрированы поселения хомяка. В 2021, 2022 и 2024 гг. проводился поиск хомяков в ходе ночных экскурсий в кварталах жилой застройки в районах, оконтуренных на рис. 1. Общая продолжительность экскурсий составила около 30 часов. Также в 2022 – 2024 гг. производились опросы местных жителей на предмет встреч хомяков за пределами полигонов. Опрашивались сотрудники СЭС и хозяева собак, выгуливавшие их в вечернее время. Всего опрошено более 30 человек.

Результаты и их обсуждение. Снижение численности обыкновенного хомяка в центральной части города началось, очевидно, в 2015 – 2016 гг., причем во многих районах жилой застройки это снижение происходило довольно быстро. Так, например, на участке № 7 (см. рис. 1), заселенном в 2013 – 2014 гг. (Surov et al., 2015), в 2017 г. найдено только три заброшенных норы, жилых нор не обнаружено. На участках №№ 1, 2 и 5 в 2018 г. следов нор не обнаружено вообще. На участках жилой застройки позже всего хомяк, по-видимому, исчез с территории СЭС (участок № 4, см. рис. 1). Здесь его регистрировали как минимум с 1980 г. (Товпинетс et al., 2006). В зиму 2018 – 2019 гг. по данным наших фотоловушек на этой территории обитало около 10 – 15 половозрелых особей. К 2021 г. хомяк отсюда исчез полностью, хотя обстановка здесь не изменилась и никаких мероприятий по его истреблению не проводилось. К 2024 г. из 13 участков, заселенных хомяком в 2013 – 2014 гг., заселенными оставались только два (15,4%) – полигоны в парке им. Ю. А. Гагарина и в Ботаническом саду (см. рис. 1). На остальных участках в 2021 – 2024 гг. каких-либо следов нор не найдено (см. рис. 1). При этом и на указанных полигонах наблюдался существенный спад численности (рис. 2).

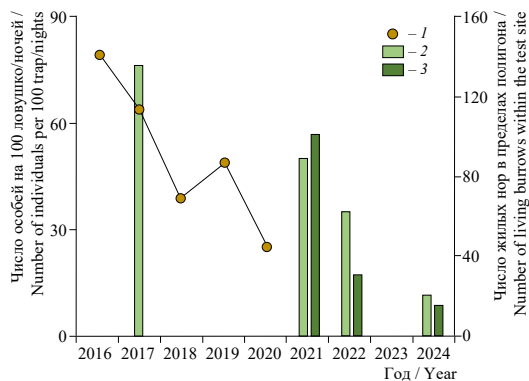


Рис. 2. Изменения численности обыкновенного хомяка на пробных площадях в Симферополе: 1 – динамическая плотность хомяка в парке Гагарина (особей на 100 ловушко/ночей); 2 – число нор хомяка в парке Гагарина; 3 – то же в Ботаническом саду

Fig. 2. Changes in the Common hamster abundance on test sites in the Simferopol city. 1 – the numbers of captured individuals per 100 trap/nights in City Park (plot no. 6, see Fig. 1); 2 – the numbers of hamster burrows in City Park; 3 – the same in Botanical Garden (plot no. 12)

Следует отметить, что хотя нор хомяка на участках жилой застройки в 2021 – 2024 гг. не найдено, но отдельные особи в этот период здесь регистрировались. На ночных экскурсиях в жилых кварталах в 2021 – 2024 гг. авторами статьи встречены два хомяка; еще около десятка более или менее достоверных сообщений о ночных встречах хомяков в жилых кварталах получено в ходе опросов. Кроме того, в 2022 г. была обнаружена одна новая, ранее не зарегистрированная локация на набережной р. Салгир (см. рис. 1). Поселение состояло из шести нор, но к 2024 г. оно исчезло. Иными словами, хотя численность в районах жилой застройки резко упала, но хомяк здесь не исчез полностью.

Таким образом, в Симферополе с 70-х гг. XX в. шел медленный рост численности обыкновенного хомяка, длившийся не менее 20 лет (Tovpinets, Alekseyev, 1992; Tovpinets et al., 2006; Evstafiev, 2016). Численность достигла максимума в конце 1990-х гг., начала снижаться с 2016 г. и это снижение продолжается по настоящее время. Скорость падения численности различалась в разных фациях городского ландшафта, в кварталах жилой застройки и в расположенных в этих кварталах сравнительно небольших зеленых зонах (озелененные дворы, скверы, бульвары) численность упала значительно, чем в относительно крупных массивах зеленых насаждений (полигоны 1 и 3), где небольшие популяции сохраняются до сих пор.

Многолетние осцилляции численности характерны для многих, по-видимому для большинства, видов грызунов (Krebs, Myers, 1974; Sadykov, Benenson, 1992). Обыкновенный хомяк не составляет исключения, хотя данные по динамике численности этого вида довольно скудные, в единую непротиворечивую картину не складываются. В Словакии в 2005 – 2013 гг. период осцилляции (от максимума до максимума) составлял 3 – 5 лет, продолжительность периода максимальной численности – один сезон, при этом периоде максимальной численности предшествовал резкий подъем (более чем вдвое за год), за которым следовал столь же резкий спад (Petrova et al., 2018). По другим опубликованным многолетним данным из Центральной Европы (1899 – 1972 гг.) периоды высокой численности продолжались от одного до четырех лет, чередуясь с периодами низкой численности продолжительностью от одного года до девяти лет (Nechay et al., 1977).

Как следует из наших и литературных данных, в пределах Симферополя продолжительность наблюдавшегося цикла численности (от минимума до минимума) составила около 50 лет. Продолжительность цикла (если это именно эндогенный цикл) необыкновенно велика, совершенно нетипична не только для обыкновенного хомяка (Nechay et al., 1977; Petrova et al., 2018), но и вообще для млекопитающих, в том числе крупных (Krebs, Myers, 1974; Sadykov, Benenson, 1992; Lobkov, 2016). Нехарактерна и сама динамика – длительный период относительно стабильной высокой численности, продолжавшийся около 20 лет. Очевидно, мы имеем дело не с регулярными эндогенными осцилляциями, во всяком случае не с эндогенным циклом в чистом виде, а с неким тотальным процессом, вызванным в первую очередь изменениями внешних условий. Какие конкретно условия влияют на численность обыкновенного хомяка на настоящий момент не ясно (Surov, Feoktistova, 2023). Мы можем только предположить, что в Симферополе основным

или одним из основных факторов явилось благоустройство городских территорий, начавшееся как раз в 2016 – 2017 гг. В частности, в ходе благоустройства выруба-лись густые заросли кустарников, в том числе живые изгороди из бирючины (*Ligustrum vulgare*) и самшита (*Buxus colchica*). В результате ухудшились защит-ные условия, с которыми тесно связана плотность населения обыкновенного хомя-ка (Ulbrich, Kayser, 2004; La Haye et al., 2014; Zaytseva et al., 2024). С этим предпо-ложением не согласуется исчезновение хомяка с территорий, где никаких рекон-струкций не производилось. Это, в частности, территория СЭС (участок № 4) и южная часть Ботанического сада (участок № 13). Не производилась реконструкция и в северной части Ботанического сада (участок № 12), где, тем не менее, также зарегистрировано существенное снижение численности (см. рис. 2). Очевидно, мы имеем дело с многофакторным процессом, требующим специального изучения (Erdakov, 2018; Surov, Feoktistova, 2023).

Закключение. Таким образом, на протяжении последних 9 лет в Симферополе имеет место устойчивое снижение численности популяции обыкновенного хомяка, особенно интенсивное в районах городской застройки и более медленное в зеле-ных зонах. Перспективы дальнейшего существования симферопольской популя-ции вызывают серьезное беспокойство; если не изменится тренд численности, хо-мяк в Симферополе может исчезнуть в ближайшие годы. Необходимо продолже-ние мониторинга и проведение дополнительных исследований, которые позволили бы разработать меры сохранения этого вида и восстановления его численности в будущем.

Благодарности. Авторы глубоко признательны А. М. Богдановой, Н. Н. Тов-пинцу, Н. Н. Спасской, А. И. Репецкой и Н. Ю. Феоктистовой за консультации и помощь в проведении полевых работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., La Haye M., Monecke S., Reiner T. E., Rusin M., Surov A., Weinhold U., Ziomek J. *Cricetus cricetus*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2020, 2020, article number e.T5529A111875852. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T5529A111875852.en>
- Brauner A. A. *Agricultural Zoology*. Odessa, Ukrainian State Publishing House, 1923. 436 p. (in Russian).
- Erdakov L. N. Biological rhythms in population regulation (to discussion). *Uspekhi sovremennoy biologii*, 2018, vol. 138, no. 2, pp. 1–9 (in Russian).
- Evstafiev I. L. Results of a 30-years-long investigation of small mammals in Crimea. Part 2. Ecology of species. *Proceedings of the Theriological School*, 2016, vol. 14, pp. 103–120 (in Russian). <https://doi.org/10.15407/ptt2016.14.103>
- Feoktistova N. Yu., Surov A. V., Tovpinetz N. N., Kropotkina M. V., Bogomolov P. L., Siutov C., Haberl W., Hoffmann I. E., The common hamster as a synurbist: A history of settlement in European cities. *Zoologica Poloniae*, 2013, vol. 58, no. 3–4, pp. 113–126.
- Feoktistova N. Yu., Meschersky I. G., Katsman E. A., Meschersky S. I., Gureeva A. V., Kupriyanov V. P., Bogomolov P. L., Kropotkina M. V., Davydov I. D., Leonov A. G., Surov A. V. Genetic differentiation within two large phylogroups of the common hamster (*Cricetus cricetus*) (Cricetidae, Rodentia), the boundary between them, and the population abundance. *Povolzhskiy*

Journal of Ecology, 2023, № 4, pp. 481–497 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-4-481-497>

Krebs Ch. J., Myers J. H. Population Cycles in Small Mammals. *Advances in Ecological Research*, 1974, vol. 8, pp. 267–399.

La Haye M., Swinnen K. R. R., Kuiters A. T., Leirs H., Siepel H. Modelling population dynamics of the Common Hamster (*Cricetus cricetus*): Timing of harvest as a critical aspect in the conservation of a highly endangered rodent. *Biological Conservation*, 2014, vol. 180, pp. 53–61.

Lobkov V. A. *Intrapopulation regulation in mammals*. Odessa, I. I. Mechnikov Odessa National University Publ., 2016. 237 p. (in Russian).

Nechay G., Hamar M., Grulich I. The Common Hamster (*Cricetus cricetus* L.): A Review. *EPPO Bulletin*, 1977, vol. 7, no. 2, pp. 255–276.

Petrová I., Petriláková M., Losík J., Gouveia A., Damugi I. E. D., Tkadlec E. Density-related pattern of variation in body growth, body size and annual productivity in the common hamster. *Mammalian Biology*, 2018, vol. 91, pp. 34–40. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.03.006>

Sadykov O. F., Benenson I. E. *Population Dynamics of Small Mammals: Concepts, Hypotheses, Models*. Moscow, Nauka, 1992, 191 p. (in Russian).

Surov A. V., Poplavskaya N. S., Bogomolov P. L., Kropotkina M. V., Tovpinetz N. N., Katzman E. A., Feoktistova N. Yu. Sinurbanization of Common Hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758). *Russian Journal of Biological Invasions*, 2015, no. 4, pp. 105–117 (in Russian).

Surov A., Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., Monecke S. Dramatic global decrease in the range and reproduction rate of the European hamster *Cricetus cricetus*. *Endangered Species Research*, 2016, vol. 31, pp. 119–145. <https://doi.org/10.3354/esr00749>

Surov A. V., Feoktistova N. Yu. *The Common Hamster Cricetus cricetus (Linnaeus, 1758)*. Moscow, RAS, 2023. 315 p. (in Russian).

Tovpinets N. N., Alekseyev A. F. Distribution and ecological features of Common hamster in Crimea. In: Sokolov V. E., Karaseva E. V., eds. *Synanthropy of Rodents and Their Population Limitation*. Moscow, RAS, 1992, pp. 393–428 (in Russian).

Tovpinets M., Evstafiev I., Karaseva E. Inclination to synanthropy of the common hamster (*Cricetus cricetus*) based on investigations in the Crimea. *Proceedings of Theriological School*, 2006, vol. 8, pp. 136–145 (in Russian).

Ulbrich K., Kayser A. A risk analysis for the common hamster (*Cricetus cricetus*). *Biological Conservation*, 2004, vol. 117, pp. 263–270.

Zaytseva E. A., Tselarius A. Y., Kuptsov A. V., Cellarius Th. A., Surov A. V. Some traits of ecology and demography in settlements of the Common hamster (*Cricetus cricetus*, Cricetidae, Rodentia) under different levels of environmental comfort in a Simferopol city park. *Zoologicheskiy zhurnal*, 2024, vol. 103, no. 2, pp. 63–76 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S0044513424020079>

**Common hamster (*Cricetus cricetus*, Cricetidae, Rodentia)
in the Simferopol city: Population dynamics and survival outlook**

**E. A. Zaytseva¹, A. Yu. Tsellarius^{2✉}, P. L. Bogomolov²,
A. V. Kuptsov², A. V. Surov²**

¹ Centre of Hygiene and Epidemiology in Crimea
67 Naberezhnaya St., Simferopol 295000, Russia

² A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Pros., Moscow 119071, Russia

Received: June 28, 2024 / revised: July 26, 2024 / accepted: August 5, 2024 / published: September 30, 2024

Abstract. In the Simferopol city, the numbers of Common hamsters began to grow since the early 1970s and reached a peak in the mid-1990s. The abundance was kept at a high level until 2014–2015 and then began to decline. In multi-storey residential development areas, steady settlements of hamsters have now virtually disappeared, and even in large green areas (the City Park and Botanical Garden), the numbers dropped almost tenfold. One of the possible causes for this decline was cutting down shrubs and hedges, which began since 2016–2017. However, the population has also severe declined in areas with no such activities. Thus, the fate of the Simferopol hamster population is worrisome. Obviously, we are dealing with a multi-factor process which requires special studying, without which no estimating of population viability or developing of conservation measures are possible.

Keywords: urban population, habitats, abundance decline

Funding. This work was financially supported by the Russian Science Foundation (project No. 24-14-00025).

Ethics approval and consent to participate. Animal protocols were approved by the Bioethics Commission of the A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences (protocol No. 22b dated March 4, 2024).

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

For citation: Zaytseva E. A., Tsellarius A. Yu., Bogomolov P. L., Kuptsov A. V., Surov A. V. Common hamster (*Cricetus cricetus*, Cricetidae, Rodentia) in the Simferopol city: Population dynamics and survival outlook. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 3, pp. 364–371 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-364-371>

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Comparative Ethology and Biocommunication, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Elena A. Zaytseva: <https://orcid.org/0000-0002-1974-4988>, zaycevaolena@gmail.com; Alexey Yu. Tsellarius: ale5386@yandex.ru; Pavel L. Bogomolov: bogomolov.pl@gmail.com; Alexandr V. Kuptsov: <https://orcid.org/0000-0002-0732-9656>, kouptsov@yandex.ru; Alexey V. Surov: <https://orcid.org/0000-0003-2030-8910>, surov@sevin.ru.

Краткое сообщение

УДК 573.6(063)+504:59(063)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-372-382>

КАРТЫ АГРОЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ ПРИРОДНЫХ И ПРИРОДНО-СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЭКОСИСТЕМ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

И. А. Трофимов , Л. С. Трофимова, Е. П. Яковлева

*Федеральный научный центр кормопроизводства и агроэкологии имени В. Р. Вильямса
Россия, 141055, г. Лобня, Научный городок, д. 1*

Поступила в редакцию 14.03.2024 г., после доработки 03.04.2024 г., принята 12.04.2024 г., опубликована 30.09.2024 г.

Аннотация. Сельское хозяйство обладает большой широтой охвата территорий и оказывает наибольшую нагрузку на земельные, почвенные, водные и биологические ресурсы во многих странах мира. Сельскохозяйственные земли занимают огромные площади в мире (4.8 млрд га, или 37% суши) и в России (221.9 млн га, или 13% площади России). Сельское хозяйство, которое наилучшим образом приспособлено к местным условиям, является наивыгоднейшим для человека и природы. Главным направлением адаптации сельского хозяйства является агроландшафтно-экологическое районирование. С целью информационного обеспечения регионально-, ландшафтно- и экологически дифференцированного сельского хозяйства и рационального природопользования впервые разработано агроландшафтно-экологическое районирование природных и природно-сельскохозяйственных экосистем для всех 11 природно-экономических районов России – Северного, Северо-Западного, Волго-Вятского, Центрального, Центрально-Черноземного, Поволжского, Северо-Кавказского, Уральского, Западно-Сибирского, Восточно-Сибирского и Дальневосточного. Районирование выполнено с использованием сравнительно-географического и агроландшафтно-экологического методов, эколого-ландшафтного и агроэкологического подходов. Контурной и информационной основой районирования является карта Почвенно-экологического районирования Российской Федерации факультета почвоведения Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова. Используются также карты других видов районирования, многочисленные карты и атласы, статистические данные, доступные литературные и фондовые источники, наземные и дистанционные данные. Комплекты материалов районирования включают: карту, легенду карты, 3 базы данных (земельные угодья, кормовые угодья, негативные процессы), 2 классификации (кормовых угодий, оленьих пастбищ, если они имеются), статьи, монографии, рекомендации, предложения производству. Карты составлены в масштабе 1:2 500 000 на современной высокоинформативной топографической картографической основе карты России. На картах показаны 6 видов границ, в том числе 4 вида агроландшафтно-экологических (взятых с карты Почвенно-экологического районирования): 1) зон, 2) горных территорий, 3) провинций, 4) округов и 2 вида административных (имеющихся на

 *Для корреспонденции.* Лаборатория геоботаники и агроэкологии Федерального научного центра кормопроизводства и агроэкологии имени В. Р. Вильямса.

ORCID и e-mail адреса: Трофимов Илья Александрович: <https://orcid.org/0000-0001-9938-4080>, viktrofi@mail.ru; Трофимова Людмила Сергеевна: <https://orcid.org/0000-0001-8722-9315>, Istrofi@mail.ru; Яковлева Елена Петровна: <https://orcid.org/0000-0003-3038-6808>, belokur0705@yandex.ru.

КАРТЫ АГРОЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ

картографической основе): 1) субъектов Российской Федерации, 2) природно-экономических районов.

Ключевые слова: природные и природно-сельскохозяйственные экосистемы, базы данных, земельные угодья, кормовые угодья, негативные процессы, природоподобные технологии

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Федерального научного центра кормопроизводства и агроэкологии имени В. Р. Вильямса (проект № 075-01191-22-00).

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

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Трофимов И. А., Трофимова Л. С., Яковлева Е. П. Карты агроландшафтно-экологического районирования природных и природно-сельскохозяйственных экосистем Российской Федерации // Поволжский экологический журнал. 2024. № 3. С. 372 – 382. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-372-382>

Введение. Сельское хозяйство обладает большой широтой охвата территорий и оказывает наибольшую нагрузку на земельные, почвенные, водные и биологические ресурсы во многих странах мира. На территориях с наиболее благоприятными природными условиями развивается наиболее интенсивное сельское хозяйство (земледелие, растениеводство и животноводство). Там, где условия менее благоприятны, развивается экстенсивное животноводство, круглогодично использующее природные кормовые угодья аридных зон (на юге) и тундровые олени пастбища (на севере и верхних поясах гор). Земледелие и растениеводство здесь носят локальный характер.

Сельскохозяйственные земли занимают огромные площади в мире (4.8 млрд га, или 37% суши) и России (221.9 млн га, или 13% площади России) (FAOSTAT, 2021). В результате широкомасштабной сельскохозяйственной деятельности мы, не задумываясь о последствиях, разрушаем нашу планету, её экосистемы, земли, плодородие почв – саму основу нашей экономики, продовольственной и экологической безопасности, здоровья и качества жизни населения. Влияние сельского хозяйства распространяется не только на сельскохозяйственные, но и на другие земли и приводит к деградации земель и загрязнению поверхностных и подземных вод.

Доклад Межправительственной научно-политической платформы по биологическому разнообразию и экосистемным услугам (IPBES), подготовленный 455 учёными из 50 стран, свидетельствует о том, что разрушение окружающей среды по всему миру идет беспрецедентными темпами, и вся жизнь планеты находится под угрозой (IPBES..., 2019). Изменения, произошедшие с экологией планеты за последние 50 лет, делают неизбежными серьезные последствия для человечества. Более 1/3 поверхности суши и почти 3/4 запасов пресной воды используется в сельском хозяйстве. 3/4 наземной среды и примерно 2/3 морской было существенно изменено действиями человека. Деградация почв уменьшила производительность 23% площади суши. Под растущей угрозой наводнений и ураганов из-за

утраты прибрежных экосистем, предоставлявших защиту от них, находятся 100 – 300 миллионов человек.

Важным выводом доклада (IPBES..., 2019) является утверждение о том, что для людей и природы нужны не просто очередные поверхностные реформы, а коренная трансформация всей экономики, общества и уклада жизни.

Сводный доклад ФАО «Состояние мировых земельных и водных ресурсов для производства продовольствия и ведения сельского хозяйства» содержит информацию о состоянии земельных, почвенных и водных ресурсов планеты и показывает, что ситуация стала существенно хуже, чем она была десять лет назад (FAO, 2021).

Сохранение земельных, почвенных и водных ресурсов во многом будет зависеть от того, насколько хорошо мы будем разрабатывать природоподобные технологии и сможем управлять рисками, угрожающими сохранению наших земель, наземных и водных экосистем, а главное – насколько эффективно мы будем осваивать усовершенствованные системы управления земельными и водными ресурсами в сельском хозяйстве.

Сельское хозяйство во всём мире ведётся без учёта восстановительных возможностей природы, качества получаемой продукции, среды обитания и здоровья человека. Главным недостатком этой современной тенденции является его недостаточная адаптивность, отсутствие гармонизации во взаимоотношениях с природой. В результате сельское хозяйство становится более затратным, менее ресурсоэкономным и природосберегающим. Для сельского хозяйства России также характерно истощительное природо- и землепользование.

В России около 13% площади занимают сельскохозяйственные угодья, а вместе с оленьими пастбищами – 33% (Agriculture in Russia..., 2023).

Сельское хозяйство в России имеет огромный потенциал. Оно в значительной степени обеспечивает продовольственную безопасность страны и регулярно экспортирует в другие страны экономически рентабельные культуры (пшеницу, подсолнечник), востребованные на рынке. Понятно, что у выращивания таких больших количеств сельскохозяйственной продукции есть и обратная сторона истощительного землепользования. Сельское хозяйство является одновременно и основным созидателем продовольствия и разрушителем агроэкосистем на огромных территориях.

На огромной и разнообразной по своим условиям территории России важнейшей научной и практической проблемой являются региональная, ландшафтная и экологическая дифференциация ее природных, земельных и климатических ресурсов с целью создания высокопродуктивного, устойчивого и экологически чистого сельского хозяйства, адаптированного к условиям каждой природной зоны, провинции и округа. Основные направления сельского хозяйства должны создаваться как строго зональные, до мелочей приспособленные к природным и экономическим особенностям данной зоны (Dokuchaev, 1953). Главным направлением адаптации (приспособленности к местным условиям) сельского хозяйства является агроландшафтно-экологическое районирование (Zhuchenko, 2009). Нарушение принципа адаптации, использование слабо приспособленных к местным условиям культур, сортов, технологий и систем ведения сельского хозяйства является глав-

ной причиной снижения продуктивности, устойчивости и рентабельности сельскохозяйственного производства.

Разнообразных сочетаний типов почв, климата, погоды, культур и сортов на территории России великое множество. Поэтому основная задача при разработке адаптивных агротехнических приемов и систем земледелия и растениеводства состоит в выявлении пространственных и временных закономерностей сложных взаимодействий разнообразных факторов, влияющих на величину и качество урожая. Тесная взаимосвязь дифференцированного использования природных и других ресурсов с рентабельностью сельскохозяйственного производства издавна считалась незыблемым правилом в отечественной агрономии и экономике земледелия (Zhuchenko, 2009).

С целью информационного обеспечения регионально-, ландшафтно- и экологически дифференцированного сельского хозяйства, рационального природопользования, сохранения плодородия почв, повышения продуктивности и устойчивости агроэкосистем и агроландшафтов разработано агроландшафтно-экологическое районирование природных и природно-сельскохозяйственных экосистем для всех 11 природно-экономических (экономических) районов страны – Северного, Северо-Западного, Волго-Вятского, Центрального, Центрально-Черноземного, Поволжского, Северо-Кавказского, Уральского, Западно-Сибирского, Восточно-Сибирского и Дальневосточного.

Сохраняя преемственность с проведёнными ранее аналогичными районированиями страны (1932 – 1935 гг. и 1971 – 1980 гг.), оно осуществляется на новом современном уровне научных знаний, более высоком уровне междисциплинарности и характеризуется более высокой информативностью и топографической точностью (Savchenko et al., 1985; Trofimov et al., 2020, 2022a, b).

Материал и методы. Объекты исследований – агроландшафты, ландшафты и агроэкосистемы (природно-сельскохозяйственные экосистемы), в которых наибольшее внимание уделено кормовым экосистемам природных кормовых угодий (ПКУ), которые используются или потенциально пригодны для выпаса животных или скашивания на корм.

Методологические основы агроландшафтно-экологического районирования опираются на концепцию сохранения и воспроизводства используемых в сельскохозяйственном производстве земельных и других природных ресурсов, плодородия почв, продуктивного долголетия агроэкосистем и агроландшафтов ВНИИ кормов имени В. Р. Вильямса; концепции экологического каркаса агроландшафтов и эколого-хозяйственного баланса Географического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова и Института географии РАН (Nikolaev, 1992; Kochurov, 1997).

Агроландшафтно-экологическое районирование выполнено с использованием сравнительно-географического и агроландшафтно-экологического методов, эколого-ландшафтного и агроэкологического подходов (Dokuchaev, 1953; Agrolandscape-Ecological Zoning..., 2005; Kosolapov et al., 2010, 2015). В качестве контурной и информационной основы агроландшафтно-экологического районирования использованы материалы Почвенно-экологического районирования Российской

Федерации факультета почвоведения МГУ имени М. В. Ломоносова. Оно представляет собой разделение территории на регионы, однотипные по структуре почвенного покрова и наиболее полно отвечающие запросам сельскохозяйственного производства. Его рекомендуется использовать в качестве научной основы для разработки различных специальных видов районирования, в том числе и агроландшафтно-экологической дифференциации страны, направленной на рациональное использование и сохранение плодородия почв (Dobrovolsky, Urusevskaya, 1997; National Atlas of Soils..., 2011; Urusevskaya et al., 2013).

В качестве информационной основы использовались также природно-сельскохозяйственное, экологическое районирование территории, эколого-географические, геоботанические карты, данные государственного земельного учета, фондовые, наземные и дистанционные данные (Kashtanov, 1983; Natural Forage Lands..., 2001; Ecological Map..., 1999; National Atlas of Soils..., 2011 и др.).

При проведении исследований все источники информации изучались, сопоставлялись и критически анализировались. Базы данных пополнялись новой информацией и показателями, характеризующими состояние агроландшафтов, сельскохозяйственных земель, растительности, природных кормовых угодий, что является существенным вкладом в инвентаризацию кормовых ресурсов, рациональное природопользование и охрану агроэкосистем и агроландшафтов.

Результаты и их обсуждение. Впервые агроландшафтно-экологическое районирование природных и природно-сельскохозяйственных экосистем разработано по всем 11 природно-экономическим районам Российской Федерации – Северного, Северо-Западного, Волго-Вятского, Центрального, Центрально-Черноземного, Поволжского, Северо-Кавказского, Уральского, Западно-Сибирского, Восточно-Сибирского и Дальневосточного.

Комплект документов агроландшафтно-экологического районирования по каждому природно-экономическому району России включает следующие материалы: карту М 1:2 500 000, легенду карты, базу данных по земельным угодьям, базу данных по кормовым угодьям, базу данных по негативным процессам, классификацию кормовых угодий, классификацию оленьих пастбищ (если они имеются), статьи, монографии, рекомендации, предложения производству по развитию высокопродуктивного, экологически чистого и устойчивого сельского хозяйства. Базы данных карт почвенно-экологического районирования дополнены новой информацией и показателями, характеризующими состояние агроландшафтов, сельскохозяйственных земель, растительности, природных кормовых угодий, что является существенным вкладом в инвентаризацию кормовых угодий, рациональное природопользование и охрану агроэкосистем и агроландшафтов (Agrolandscape Ecological Zoning..., 2005; Kosolapov et al., 2010, 2015).

В перспективе целесообразно объединение карт и баз данных почвенно-экологического районирования Российской Федерации и агроландшафтно-экологического районирования разных регионов Российской Федерации, созданных на единой основе, для оценки и мониторинга состояния агроландшафтов, почв, кормовых угодий и принятия управленческих решений по рациональному природопользованию в сельском хозяйстве.

КАРТЫ АГРОЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ

Карты агроландшафтно-экологического районирования природных и природно-сельскохозяйственных экосистем всех природно-экономических районов России составлены в масштабе 1:2500000 на современной высокоинформативной топографической картографической основе общегеографической карты (Adodina et al., 1999).

Общегеографическая карта «Россия и сопредельные государства» масштаба 1:2500000 создана Федеральной службой геодезии и картографии России при участии картографо-геодезических служб Белоруссии и Украины. В качестве картографических источников составления карты были использованы топографические карты масштабов 1:1000000 и 1:500000, гидрографические и батиметрические карты, а также зарубежные карты и атласы последних лет издания, материалы космических фотосъемок, дежурные картографические и справочные материалы Центрального картографо-геодезического фонда Федеральной службы геодезии и картографии России.

На картографической основе показаны рельеф, гидрографическая сеть, дороги, населенные пункты, что позволяет анализировать эти показатели и использовать их для ориентирования и привязки разных источников информации.

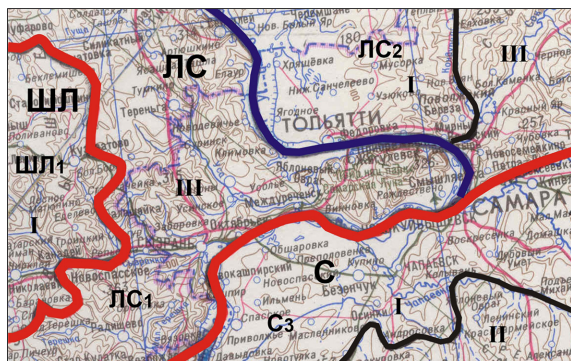
Карта почвенно-экологического районирования масштаба 1:2500000 и легенда к ней содержат обширную и разностороннюю информацию о составе и структуре почвенного покрова и его зонально-региональных особенностях, характере растительности, рельефа, почвообразующих пород, параметрах атмосферного и почвенного климата, а также о качестве и современном использовании почв.

На карте агроландшафтно-экологического районирования ПКУ всех природно-экономических районов России показаны 6 видов границ, в том числе 4 вида агроландшафтно-экологических (взятых с карты Почвенно-экологического районирования): 1) зон, 2) горных территорий, 3) провинций, 4) округов и 2 вида административных (имеющихся на картографической основе): 1) субъектов Российской Федерации, 2) природно-экономического района. Карты позволяют проводить увязку границ природных выделов (зон, горных территорий, провинций, округов) с административными границами субъектов России.

В контурах на карте проставлены соответствующие индексы единиц районирования: крупных (зон, горных территорий), средних (провинций) и мелких (округов). Индексы и названия зон и провинций совпадают с данными Карты почвенно-экологического районирования Российской Федерации. Индексы округов идут по порядку в границах природно-экономического района. В качестве примера представлен фрагмент карты Поволжского природно-экономического района (рисунок).

Карта и легенда к ней предназначены для использования в практических целях для сельского хозяйства и управления почвенно-земельными ресурсами. В легенде дана агроклиматическая, агроландшафтно-экологическая и хозяйственная характеристика всех выделенных единиц агроландшафтно-экологического районирования, представлены состав и структура земельных угодий, ПКУ и оленьих пастбищ, экологическое состояние ландшафтов.

Легенда карты агроландшафтно-экологического районирования кормовых угодий составлена в форме таблицы, где приведены следующие показатели:



Фрагмент карты агроландшафтно-экологического районирования Поволжского природно-экономического района: — границы зон, — границы провинций, — границы округов. ШЛ — Широколиственная лесная зона: ШЛ₁ — Среднерусская провинция; ЛС — Лесостепная зона: ЛС₁ — Среднерусская провинция, ЛС₂ — Заволжская провинция; С — Степная зона: С₃ — Заволжская провинция. I — III номера округов

Figure. A fragment of the map of agrolandscape-ecological zoning of the Volga natural-economic region: — boundaries of zones, — boundaries of provinces, — boundaries of districts. ШЛ — Broad-leaved forest zone: ШЛ₁ — Srednerusskaya province; ЛС — Forest-steppe zone: ЛС₁ — Srednerusskaya province, ЛС₂ — Zavolzhskaya province; С — Steppe zone: С₃ — Zavolzhskaya province. I–III numbers of districts

и расчетов авторов (State (National) Report..., 2022; Agriculture in Russia..., 2023).

Оценка экологического состояния агроландшафтов, земельных угодий (пашни, природных кормовых угодий, лесов) и радиоактивного загрязнения территории по зонам, провинциям и округам приведена по данным экологической и эколого-географической карт, Почвенно-экологического районирования Российской Федерации, Национального атласа почв (National Atlas of Soils..., 2011) и других источников (Kashtanov, 1983; Natural and Agricultural Zoning..., 1984; Ecological and Geographical Map..., 1996; Dobrovolsky, Urusevskaya, 1997; Ecological Map of Russia..., 1999; Urusevskaya et al., 2013).

Карты агроландшафтно-экологического районирования природных и природно-сельскохозяйственных экосистем фактически являются природоподобными пространственными моделями территории России. Они необходимы для разработки и освоения регионально-, ландшафтно- и экологически дифференцированных культур и сортов сельскохозяйственных растений, природоподобных технологий и систем ведения сельского хозяйства России.

Заключение. 1. В лаборатории геоботаники и агроэкологии ФНЦ ВИК им. В. Р. Вильямса разработано агроландшафтно-экологическое районирование

1) индексы (те же, что и на карте), 2) название, 3) краткая характеристика единиц районирования (зон, горных территорий, провинций и округов), 4) структура земельных угодий (пашня, сенокосы, пастбища, леса, кустарники, болота и др.), 5) структура природных кормовых угодий (с указанием классов и индексов основных типов и модификаций угодий по прилагаемой классификации), 6) экологическое состояние ландшафтов (в т. ч. пашни, ПКУ, лесов, радиационное загрязнение территории) для каждой зоны, провинции и округа. Оценки состава и структуры земельных угодий, типологического состава и структуры ПКУ приведены с использованием опубликованных и фондовых материалов, статистической информации, данных дистанционных и наземных наблюдений, описаний, измерений

природных и природно-сельскохозяйственных экосистем в границах 11 природно-экономических (экономических) районов страны – Северного, Северо-Западного, Волго-Вятского, Центрального, Центрально-Черноземного, Поволжского, Северо-Кавказского, Уральского, Западно-Сибирского, Восточно-Сибирского, Дальневосточного с целью информационного обеспечения регионально-, ландшафтно- и экологически дифференцированного сельского хозяйства, рационального природопользования, сохранения плодородия почв, повышения продуктивности и устойчивости агроэкосистем и агроландшафтов.

2. Комплект документов агроландшафтно-экологического районирования по каждому природно-экономическому району России включает следующие материалы: карта М 1:2500000, легенда, база данных по земельным угодьям, база данных по кормовым угодьям, база данных по негативным процессам, классификация кормовых угодий, классификация оленьих пастбищ (если они имеются), статьи, монографии, рекомендации, предложения производству по развитию высокопродуктивного, экологически чистого и устойчивого сельского хозяйства.

3. Агроландшафтно-экологическое районирование природных и природно-сельскохозяйственных экосистем разработано на базе Карты почвенно-экологического районирования РФ М 1:2500000 факультета почвоведения МГУ имени М. В. Ломоносова, которая использована как контурная и информационная основа. Использовались также многочисленные картографические и статистические данные, доступные литературные и фондовые источники, сравнительно-географические и агроландшафтно-экологические методы. Карты позволяют проводить увязку границ природных выделов (зон, горных территорий, провинций, округов) с административными границами субъектов России.

4. Карты агроландшафтно-экологического районирования природных и природно-сельскохозяйственных экосистем фактически представляют собой природоподобные пространственные модели территории России. Они являются необходимой основой для разработки и освоения регионально-, ландшафтно- и экологически дифференцированных культур и сортов сельскохозяйственных растений, природоподобных технологий и систем ведения сельского хозяйства России.

5. На основе агроландшафтно-экологического районирования ПКУ развитие земледелия и растениеводства обретает зональную, региональную, ландшафтную и экологическую адаптацию и специализацию, что позволяет с наибольшей эффективностью использовать местные природные ресурсы, свести к минимуму негативные последствия применения техногенных факторов интенсификации, обеспечить биологизацию и экологизацию сельского хозяйства. Это является существенным вкладом в инвентаризацию земельных и кормовых угодий, рациональное природопользование и охрану агроэкосистем и агроландшафтов.

6. В перспективе целесообразно создать Единый государственный цифровой реестр кормовых угодий и ресурсов России на основе карт агроландшафтно-экологического районирования России (природоподобных пространственных моделей); сформировать цифровую платформу устойчивого рационального управления кормовыми и сельскохозяйственными угодьями и ресурсами России.

7. Необходимо также установить связь между платформами устойчивого рационального управления кормовыми, сельскохозяйственными и почвенными ре-

сурсами России; объединить материалы и базы данных почвенно-экологического районирования РФ и агроландшафтно-экологического районирования разных регионов Российской Федерации, созданных на единой основе, для осуществления мониторинга состояния агроландшафтов, почв, кормовых угодий и принятия управленческих решений по рациональному природопользованию в сельском хозяйстве России; создать Государственную земельную службу России для обеспечения оценки и мониторинга освоения природоподобных технологий и рационального землепользования в стране.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Adodina N. M., Matveeva Z. E., Polikarpova G. K., eds. *Russia and Neighboring States (Maps): General Geographic Map, scale 1:2,500,000*. Moscow, Roskartografia, 1999. 16 sh. (in Russian).

Agriculture in Russia. 2023: Statistical Collection. Moscow, Federal State Statistics Service Publ., 2023. 103 p. (in Russian).

Agrolandscape-Ecological Zoning and Adaptive Intensification of Fodder Production in the Central Economic Region of the Russian Federation. Moscow, Rosinformagroteh Publ., 2005. 396 p. (in Russian).

Dobrovolsky G. V., Urusevskaya I. S., eds. *Map of Soil-Ecological Zoning of the East European Plain, scale 1:2,500,000*. Moscow, EKOR Publ., 1997. 4 sh. (in Russian).

Dokuchaev V. V. *Our Steppe Before and Now*. Moscow, Selkhozgiz, 1953. 152 p. (in Russian).

Ecological and Geographical Map of the Russian Federation, scale 1:4,000,000. Moscow, Federal Service of Geodesy and Cartography Publ., 1996. 4 sh. (in Russian).

Ecological Map of Russia: State of the Natural Environment, scale 1:8,000,000. Moscow, Kartografiya, 1999. 1 sh. (in Russian).

FAO. 2021. *The State of the World's Land and Water Resources for Food and Agriculture. Systems at the Limit. Synthesis report 2021*. Rome, Food and Agriculture Organization Publ., 2021. 99 p. (in Russian). <https://doi.org/10.4060/cb7654ru>

FAOSTAT. *Land Use. Food and Agriculture Organization of the United Nations*. Rome, 2021. Available at: <https://www.fao.org/faostat/ru/#data/RL> (accessed March 12, 2024) (in Russian).

IPBES: *The Planet's Life Network at Risk*. 2019. Available at: https://www.pf.team/articles/ipbes%253a-set%2527-zhizni-planety-pod-ugrozoi_bXEmZdRm (accessed November 15, 2023).

Kashtanov A. N., ed. *Natural-Agricultural Zoning and use of the Land Fund of the USSR*. Moscow, Kolos, 1983. 336 p. (in Russian).

Kochurov B. I. *Geography of Ecological Situations (Ecodiagnosics of Territories)*. Moscow, Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences Publ., 1997. 132 p. (in Russian).

Kosolapov V. M., Trofimov I. A., Trofimova L. S., Yakovleva E. P. *Agricultural Landscapes of the Volga Region. Zoning and Management*. Moscow, Kirov, VYaTKA, 2010. 335 p. (in Russian).

Kosolapov V. M., Trofimov I. A., Trofimova L. S., Yakovleva E. P. *Agrolandscapes of the Central Chernozem Region. Zoning and Management*. Moscow, Nauka, 2015. 198 p. (in Russian).

National Atlas of Soils of the Russian Federation. Moscow, Astrel', AST Publ., 2011. 632 p. (in Russian).

Natural and Agricultural Zoning of the Land fund of the USSR. Map scale 1:8,000,000. Moscow, Main Directorate of Geodesy and Cartography Publ., 1984, 1 sh. (in Russian).

Natural Forage Lands of the Russian Federation and Neighboring States (map scale 1:4,000,000). Moscow, Federal Service of Geodesy and Cartography Publ., 2001, 4 sh. (in Russian).

КАРТЫ АГРОЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ

Nikolaev V. A. Fundamentals of the doctrine of agricultural landscapes. In: *Agricultural Landscape Research. Methodology, Methodology, Regional Problems*. Moscow, Moscow State University Press, 1992, pp. 4–57 (in Russian).

Savchenko I. V., Dmitrieva S. I., Cherkesov A. M. *Rayonization of Natural Fodder Lands*. Moscow, Agropromizdat, 1985. 6 p. (in Russian).

State (National) Report on the State and Use of Lands in the Russian Federation in 2021. Moscow, Rosreestr Publ., 2022. 206 p. (in Russian).

Trofimov I. A., Trofimova L. S., Yakovleva E. P. Comprehensive geobotanical research of steppe pastures and hayfields in Russia: Historical overview of the All-Russian Williams Fodder Research Institute Operations. *Steppe Science*, 2020, no. 1, pp. 30–36 (in Russian). <https://doi.org/10.24411/9999-006A-2020-10004>

Trofimov I. A., Trofimova L. S., Yakovleva E. P. Natural forage lands of Russia. *Use and Protection of Natural Resources of Russia*, 2022a, no. 2 (170), pp. 76–89 (in Russian).

Trofimov I. A., Trofimova L. S., Yakovleva E. P. Agricultural natural resource use in the Baikal mountain province of Eastern Siberia. *Izvestiya Rossiiskoi Akademii Nauk. Seriya Geograficheskaya*, 2022b, vol. 86, no. 5, pp. 779–787 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S2587556622050120>

Urusevskaya I. S., Alyabina I. O., Vinyukova V. P., Vostokova L. B., Dorofeeva E. I., Shoba S. A., Shchipikhina L. S. *Map of Soil-Ecological Zoning of the Russian Federation, scale 1:2500000*. Moscow, Talka+, 2013. 16 sh. (in Russian).

Zhuchenko A. A. *Adaptive Plant Production (Ecological & Genetic Backgrounds). Theory and Practice. Vol. III. Peculiarities of Adaptive Intensification Strategy of Plant Production in Russia*. Moscow, Publ. House Agrorus Ltd., 2009. 960 p. (in Russian).

Maps of agrolandscape and ecological zoning of natural and natural-agricultural ecosystems of the Russian Federation

I. A. Trofimov ✉, L. S. Trofimova, E. P. Yakovleva

*Federal Williams Research Center of Forage Production & Agroecology
1 Nauchnyi gorodok, Lobnya 141055, Russia*

Received: March 14, 2024 / revised: April 3, 2024 / accepted: April 12, 2024 / published: September 30, 2024

Abstract. Agriculture has a large area of coverage and places the greatest burden on land, soil, water and biological resources in many countries of the world. Agricultural lands occupy huge areas in the world (4.8 billion hectares, or 37% of the land) and in Russia (221.9 million hectares, or 13% of the Russian Federation area). The agriculture best adapted to local conditions is the most beneficial one for people and nature. The main direction of agricultural adaptation is agrolandscape-ecological zoning. In order to provide information support for regionally, landscape- and ecologically differentiated agriculture and rational environmental management, an agrolandscape-ecological zoning of natural and natural-agricultural ecosystems was developed for the first time for all 11 natural-economic regions of Russia, namely, Northern, North-Western, Volga-Vyatka, Central, Central Black Earth, Volga, North Caucasus, Ural, West Siberian, East Siberian, and Far Eastern. The zoning was carried out using comparative geographical and agrolandscape-ecological methods, ecological-landscape and agroecological approaches. The contour and information basis for zoning is the map of Soil-Ecological zoning of the Russian Federation from the Faculty of Soil Science of Lomonosov Moscow State University. Maps of other types of zoning, numerous maps and atlases, statistical data, available literary and stock sources, ground-based and remote data were also used. Our sets of zoning materials included: a map, a map legend, 3 databases (land, forage lands, and negative processes), 2 classifications (forage lands, reindeer pastures, if any), articles, monographs, recommendations, and proposals for production. The maps have been compiled on a 1:2,500,000 scale on a modern, highly informative topographic cartographic basis for the map of Russian Federation. The maps show 6 types of boundaries, including 4 types of agrolandscape-ecological ones (taken from the Soil-Ecological Zoning map): 1) zones, 2) mountainous territories, 3) provinces, 4) districts and 2 types of administrative ones (available on the cartographic basis) of: 1) constituent entities of the Russian Federation, and 2) natural-economic regions.

Keywords: natural and natural-agricultural ecosystems, databases, land, forage lands, negative processes, nature-like technologies

Funding. This work was performed within the framework of the state assignment of the Federal Williams Research Center of Forage Production & Agroecology (project no. 075-01191-22-00).

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: Trofimov I. A., Trofimova L. S., Yakovleva E. P. Maps of agrolandscape and ecological zoning of natural and natural-agricultural ecosystems of the Russian Federation. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 3, pp. 372–382 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-372-382>

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Geobotany and Agroecology of Federal Williams Research Center of Forage Production & Agroecology, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Ilya A. Trofimov: <https://orcid.org/0000-0001-9938-4080>, viktrofi@mail.ru; Lyudmila S. Trofimova: <https://orcid.org/0000-0001-8722-9315>, Istrofi@mail.ru; Elena P. Yakovleva: <https://orcid.org/0000-0003-3038-6808>, belokur0705@yandex.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 27.09.2024. Подписано в свет 30.09.2024.
Формат 70х100/16. Объем 8 печ.л. Бум. мелов. Тираж 50 экз. Цена свободная

ISSN 1684-7318



9 771684 731009 >

Индекс 9729г (каталог «Пресса России»)

ISSN 1684-7318 ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2024 №3



ТОВАРИЩЕСТВО
НАУЧНЫХ
ИЗДАНИЙ КМК