

ISSN 1684-7318 (print)

ISSN 2541-8963 (online)

# ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

*Povolzhskiy Journal of Ecology*

Номер 3

2025

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

|                                                                                                                                                                                                                                       |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Баскевич М. И., Миронова Т. А., Богданов А. С.</b> Адаптивные стратегии видов-двойников кустарниковых полевок Кавказа ( <i>Rodentia</i> , <i>Arvicolinae</i> , <i>Microtus</i> ) в условиях симпатрии .....                        | 253 |
| <b>Гелашвили Д. Б., Романова Е. Б.</b> Род <i>Naja</i> (Elapidae, Serpentes) (настоящие кобры): актуальная систематика, токсинологическая характеристика и экологические группы .....                                                 | 268 |
| <b>Ермохин М. В., Табачишин В. В., Табачишин В. Г.</b> Трансформация фенологической нормы даты начала нерестовых миграций <i>Bombina bombina</i> и <i>Pelophylax ridibundus</i> (Amphibia, Anura) в среднем течении р. Медведица .... | 286 |
| <b>Кашин А. С., Епифанов В. С., Шилова И. В., Ефименко С. Ф., Муртазалиев Р. А., Кондратьева А. О.</b> Пространственная структура популяций <i>Colchicum</i> s. l. (Colchicaceae, Liliopsida) в Европейской России .....              | 300 |
| <b>Матросов А. Н., Кузнецов А. А.</b> Экологические аспекты в развитии взглядов на дератизацию и дезинсекцию в очагах инфекционных болезней ...                                                                                       | 318 |
| <b>Полявина О. В., Зяблова Ю. О.</b> Хроно-географическая изменчивость проявления окрасочного полиморфизма у сизого голубя – <i>Columba livia</i> (Columbidae, Aves) на территории Урала и Предуралья .....                           | 334 |
| <b>Сырчина Н. В., Филип Л. В., Ашихмина Т. Я.</b> Биоудобрения и агенты биологического контроля на основе ризосферных микроорганизмов .....                                                                                           | 344 |

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>El Caidi S., Taybi A. F., Mabrouki Y.</b> The invasive goldfish <i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758) (Cyprinidae, Actinopterygii) is spreading in freshwater ecosystems of Morocco through aquarium trade [ <b>Эль Кайди С., Тайби А. Ф., Мабруки Ю.</b> Инвазивная золотая рыбка <i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758) (Cyprinidae, Actinopterygii) распространяется в пресноводных экосистемах Марокко через торговлю аквариумными рыбами] ..... | 365 |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|

## ЮБИЛЕИ

|                                                                                                                  |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Трофимова Л. С., Яковлева Е. П.</b> Илья Александрович Трофимов (к семидесятипятилетию со дня рождения) ..... | 374 |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|



## CONTENTS

|                                                                                                                                                                                                                                                                              |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Baskevich M. I., Mironova T. A., Bogdanov A. S.</b> Adaptive strategies of sibling species of the Caucasian pine voles (Rodentia, Arvicolinae, <i>Microtus</i> ) under sympatry conditions .....                                                                          | 253 |
| <b>Gelashvili D. B., Romanova E. B.</b> Genus <i>Naja</i> (Elapidae, Serpentes) (True cobras): Current systematics, toxinological characteristics, and ecological groups ...                                                                                                 | 268 |
| <b>Yermokhin M. V., Tabachishin V. V., Tabachishin V. G.</b> Transformation of the phenological norm of the start date of spawning migrations of <i>Bombina bombina</i> and <i>Pelophylax ridibundus</i> (Amphibia, Anura) in the middle reach of the Medveditsa river ..... | 286 |
| <b>Kashin A. S., Epifanov V. S., Shilova I. V., Efimenko S. F., Murtagaliev R. A., Konratieva A. O.</b> Spatial structure of <i>Colchicum</i> s. l. (Colchicaceae, Liliopsida) populations in European Russia .....                                                          | 300 |
| <b>Matrosov A. N., Kuznetsov A. A.</b> Ecological aspects in the development of views at deratization and disinfection in foci of infectious diseases .....                                                                                                                  | 318 |
| <b>Polyavina O. V., Zyablova Yu. O.</b> Chrono-geographical variability of color polymorphism manifestation in the blue rock pigeon <i>Columba livia</i> (Columbidae, Aves) in the Ural and Pre-Ural region .....                                                            | 334 |
| <b>Syrchina N. V., Pilip L. V., Ashikhmina T. Ya.</b> Biofertilizers and biological control agents based on rhizosphere microorganisms .....                                                                                                                                 | 344 |

## SHORT COMMUNICATIONS

|                                                                                                                                                                                                                     |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>El Caidi S., Taybi A. F., Mabrouki Y.</b> Invasive goldfish <i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758) (Cyprinidae, Actinopterygii) is spreading in freshwater ecosystems of Morocco through aquarium trade ..... | 365 |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|

## JUBILEES

|                                                                                                    |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Trofimova L. S., Yakovleva E. P.</b> Ilya A. Trofimov (to his 75 <sup>th</sup> Anniversary) ... | 374 |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|

Оригинальная статья

УДК 576.316

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-253-267>

## АДАПТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ КУСТАРНИКОВЫХ ПОЛЕВОК КАВКАЗА (RODENTIA, ARVICOLINAE, *MICROTUS*) В УСЛОВИЯХ СИМПАТРИИ

М. И. Баскевич<sup>1✉</sup>, Т. А. Миронова<sup>1</sup>, А. С. Богданов<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

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

<sup>2</sup> Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН

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

Поступила в редакцию 06.12.2024 г., после доработки 17.01.2025 г., принята 20.01.2025 г., опубликована 15.10.2025 г.

**Аннотация.** Исследованы особенности экологии видов-двойников *M. (T.) majori* и *M. (T.) daghestanicus* в местах их контакта на Большом и Малом Кавказе. Осуществлен анализ симбиотопичных выборок видов-двойников из двух пунктов в Карачаево-Черкесии (правобережье р. Кизгич и окрестности пос. Верхний Архыз) и смешанной выборки из зоны симпатрии в окрестностях пос. Анкаван в Армении. Полученные приоритетные данные позволяют утверждать, что важным условием сосуществования видов-двойников *M. (T.) majori* и *M. (T.) daghestanicus* является их разделение по станциям пребывания, а также по ряду экологических особенностей. Показано, что различия в особенностях популяционной структуры (возрастной, половой состав), а также в стратегии размножения позволяют сосуществовать видам-двойникам кустарниковых полевков Кавказа в местах контакта даже в условиях симбиотопии. Обсуждаются известные ранее краниометрические признаки, подтверждающие различия между видами-двойниками кустарниковых полевков Кавказа в пищевых специализациях, которые также могут являться одним из факторов, обеспечивающих их сосуществование в местах контакта.

**Ключевые слова:** кустарниковые полевки (подрод *Terricola*), виды-двойники, распространение, симпатрия, адаптивные стратегии, Кавказ

**Финансирование.** Работа выполнена в рамках государственных заданий Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (проекты № FFER – 2021-0003, 2024/2028 (тема № 1022040700412-9-1.6.12)) и Института биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН (проект № 0088-2024-0011).

**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 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](mailto:mbaskevich@mail.ru); Миронова Татьяна Александровна: <https://orcid.org/0000-0002-4827-7530>, [talmir84@mail.ru](mailto:talmir84@mail.ru); Богданов Алексей Станиславович: <https://orcid.org/0000-0002-2106-3989>, [bogdalst@yahoo.com](mailto:bogdalst@yahoo.com).

Для цитирования. Баскевич М. И., Миронова Т. А., Богданов А. С. Адаптивные стратегии видов-двойников кустарниковых полевков Кавказа (Rodentia, Arvicolinae, *Microtus*) в условиях симпатрии // Поволжский экологический журнал. 2025. № 3. С. 253 – 267. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-253-267>

## ВВЕДЕНИЕ

Кустарниковые полевки, обитающие в горных и равнинных ландшафтах большей части Европы, Кавказа и Малой Азии, в настоящее время относятся к роду *Microtus* и подроду *Terricola*; последний в мировой фауне представлен 14 – 15 видами (Chaline et al., 1988; Pavlinov, 2003; Musser, Carleton, 2005; Kryštufek, Shenbrot, 2022), из которых на Кавказе обитает 2-3 (Khatukhov et al., 1978; Gromov, Yerbaeva, 1995). Не вдаваясь в противоречивую историю изучения проблем таксономии *Terricola* Кавказа (см. Ognev, 1950), отметим, что большой прогресс в построении естественной системы кустарниковых полевков Кавказа внесли хромосомные методы исследования. Обнаружение двух кариологически дискретных видов (видов-двойников) кустарниковых полевков (род *Microtus* подрод *Terricola*): *M. majori* Thomas, 1906, кустарниковая – со стабильным кариотипом ( $2n = 54$ ,  $NF = 60$ ) и *M. daghestanicus* Shidlovsky, 1919, дагестанская полевка, представленная 11 кариоморфами с различным числом хромосом ( $2n = 54, 53, 52, 46, 45, 44, 43, 42$  “А”,  $42$  “В”,  $40, 38$ ) при стабильном числе плеч хромосом ( $NF = 58$ ) (Ivanov, Tembotov, 1972; Khatukhov et al., 1978; Lyapunova et al., 1988; Akhverdyan et al., 1992), подтвердило результаты экспериментальной гибридизации и видовую обособленность *M. majori* и *M. daghestanicus* (Mambetov, 1989). Хотя формы с  $2n = 38$  и  $2n = 42$  “А” рассматриваются некоторыми исследователями в качестве самостоятельного вида *M. nasarovi* Shidlovsky, 1938 (Khatukhov et al., 1978). Использование хромосомных, а позднее и молекулярных маркеров позволило уточнить особенности распространения видов-двойников кустарниковых полевков Кавказа. Так, было установлено, что *M. majori* – обитатель лесного пояса Большого, Малого Кавказа и Восточного Понта (Tembotov et al., 1976; Tembotov, Khatukhov, 1979; Kryštufek, Shenbrot, 2022), как правило, не поднимающийся в горы выше 1550 м над ур. м., хотя известны редкие высокогорные находки (Baskevich et al., 1984; Kryštufek, Vohralik, 2005), тогда как *M. daghestanicus* – субальпийский вид, обитающий, преимущественно, в субальпийском, а также в альпийском поясах Большого, Малого Кавказа и Восточного Понта на высотах более 1550 м над ур. м. (Tembotov et al., 1976; Tembotov, Khatukhov, 1979; Baskevich et al., 1984; Akhverdyan et al., 1992; Kryštufek, Vohralik, 2005; Kryštufek, Shenbrot, 2022), хотя в литературе имеется упоминание о редкой колонии дагестанской полевки в низкогорье (Tembotov, Shhashamishv, 1984). Таким образом, накопленная информация свидетельствует об аллопатричном распространении видов-двойников кустарниковых полевков в горах Кавказа и их биотопической разобщенности. Несмотря на значительный прогресс в изучении особенностей распространения, а также таксономии и филогении подрода *Terricola* (Mezhzherin et al., 1995; Baskevich, 1997; Baskevich et al., 2015, 2016; Tougaard, 2017; Bogdanov et al., 2021), проблемы биологии многих

видов кустарниковых полевок остаются недостаточно освещенными, хотя по аллопатрическим популяциям видов-двойников кустарниковых полевок Кавказа такие исследования и проводились (Mambetov, 1989; Okulova et al., 2014; Dzuyev et al., 2020). Такие работы позволили, в первую очередь, оценить влияние абиотических факторов на формирование экологических особенностей конкретных аллопатрических популяций. По симпатрическим популяциям видов-двойников *Terricola* Кавказа, о редких случаях обнаружения которых в горах Кавказа сообщалось ранее (Khatukhov et al., 1978; Baskevich et al., 1984, 2015; Bogdanov et al., 2021), сведения, связанные с изучением особенностей их экологии и факторов их определяющих, отсутствовали. До сих пор такие исключительные случаи сосуществования видов-двойников кустарниковых полевок на Кавказе интересовали исследователей только в плане изучения цитогенетических механизмов, поддерживающих их репродуктивную изоляцию в местах контакта (Baskevich, 2010; Baskevich et al., 2016), тогда как их адаптивные стратегии оставались за пределами внимания зоологов.

В задачу настоящей статьи входит рассмотрение случаев симпатрии и симбиотопии видов-двойников подрода *Terricola* в Кавказском регионе в плане сопоставления их адаптивных стратегий в местах контакта.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Использованный в работе материал по кустарниковым полевым Кавказа, собиравшийся с 1979 г. по настоящее время, включал 40 кариологически датированных особей, добытых в конце июня – начале июля в период полевых сезонов 1979, 1980 и 1981 гг. в трех пунктах Кавказа: из них в двух точках на Большом Кавказе, в Карачаево-Черкесии: 1) на правом берегу р. Кизгич ( $n = 7$ ), где отловы проводили в средней части лесного пояса на разнотравно-злаковом лугу на высоте 1550 м над ур. м.; 2) в окрестностях пос. Верхний Архыз ( $n = 18$ ), где кустарниковых полевок добывали в парковом лесу на высоте 1550 м над ур. м.; и 3) в одном пункте С-З Армении – в высокогорье Малого Кавказа на Памбакском хребте ( $H = 2100$  м над ур. м.) в окрестностях пос. Анкаван ( $n = 15$ ), где сбор материала производился на границе субальпийского луга и высокоствольного леса.

**Хромосомный анализ.** Видовая принадлежность кустарниковых полевок осуществлялась с помощью хромосомного анализа. Хромосомные препараты, полученные из клеток костного мозга по стандартному методу воздушно-высушенных препаратов (Ford, Hamerton, 1956), окрашивали краской Gimza и исследовали с помощью микроскопа Amplival (Carl Zeiss Jena, Германия) при 1000-кратном увеличении.

**Популяционно-экологические исследования.** Видовой состав совокупных сборов определяли визуально, а для видов-двойников представителей подрода *Terricola* и рода *Sicista* – с использованием хромосомных маркеров (Ford, Hamerton, 1956). Идентификация представителей других мелких млекопитающих: роды *Sylvaemus*, *Sorex*, *Talpa* и др. ограничивалась определением до рода, а их общее количество в конкретном пункте учитывалось при подсчете доли каждого вида-двойника подрода *Terricola* в сообществе мелких млекопитающих в точке сбора материала. Долю каждого определенного вида-двойника кустарниковых полевок в

выборке из конкретного пункта, выраженную в % (индекс доминирования), принимали за *показатель обилия вида* в сообществе мелких млекопитающих в регионе исследования

**Численность.** Численность изъятых из природы кустарниковых полевок, добытых с помощью ловчих канавок с врытыми в них конусами, определяли по формуле: где в числителе число отловленных особей ( $N$ ), а в знаменателе произведение количества использованных конусов ( $нк$ ) на количество учетных суток ( $нс$ ); результат деления умноженный на 100, выраженный в экз./100 конусо-суток, отражает численность вида (Yudin et al., 1979; Sheftel, 2018). Всего в этих пунктах было отработано 1200 конусо-суток.

Для изучения *размножения* видов-двойников кустарниковых полевок Кавказа популяцию вида подразделяли на возрастные группы. В качестве *возрастных критериев* применялись размерные показатели:  $ad$  – взрослые,  $sad$  – полувзрослые,  $juv$  – ювенильные. Состояние половой системы исследовали у самцов (измеряли длину и ширину семенников), и самок (наличие эмбрионов, число темных пятен, состояние матки).

В изучении *характера питания* у изъятых из природы и кариологически идентифицированных видов-двойников кустарниковых полевок исследовали, используя собственные ранее опубликованные краниометрические данные, включающие сведения об абсолютных промерах 32 параметров черепа (таблица) по всему пулу идентифицированных (как симпатричных так и аллопатричных) находок *M. (T.) majori* из Кабардино-Балкарии (окрестности кордона Экипцоко,  $n = 17$ ), Карачаево-Черкесии (долина р. Кизгич  $n = 3$ ) и *M. (T.) daghestanicus* из Кабардино-Балкарии (ущелье Адыл-Су,  $n = 11$ ; верховья р. Дзегемчай  $n = 16$ ; окрестности ст. Азау,  $n = 2$ ), Северной Осетии (окрестности с. Нижний Цей,  $n = 2$ ; долина р. Цейдон,  $n = 1$ ) и Карачаево-Черкесии (долина р. Кизгич  $n = 1$ ) (Mironova et al., 2013), следующие относительные промеры черепа (=индексы), связанные со степенью семеноядности: ширина первого коренного зуба (отношение  $Bm^1/Lm^1$ ); отношение длины первого верхнего коренного зуба к длине верхнего зубного ряда  $Lm^1/Lm^{1-3}$ , отношение длины верхнего зубного ряда к длине нижней челюсти  $Lm^{1-3}/Lmd$ , а также сравнительную длину диастемы ( $D1$ ).

Абсолютные промеры черепа у *M. (T.) dagestanica* и *M. (T.) majori* (по данным Mironova et al., 2013)

**Table.** Absolute skull measurements in *M. (T.) dagestanica* and *M. (T.) majori* (according to Mironova et al., 2013)

| Признак / Measurement                                                                                            | <i>M. (T.) dagestanica</i> |              | <i>M. (T.) majori</i> |              |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------|--------------|-----------------------|--------------|
|                                                                                                                  | $n$                        | $M \pm m$    | $n$                   | $M \pm m$    |
| 1                                                                                                                | 2                          | 3            | 4                     | 5            |
| <i>Cbl</i> (кондило-базальная длина / condylobasal length)                                                       | 32                         | 20.966±0.147 | 16                    | 22.375±0.249 |
| <i>Br</i> (длина мозговой части черепа / neurocranium length)                                                    | 32                         | 8.994±0.067  | 16                    | 9.591±0.125  |
| <i>Fac</i> (длина лицевой части черепа / viscerocranium length)                                                  | 33                         | 11.950±0.110 | 17                    | 12.663±0.213 |
| <i>Zyg</i> (скуловая ширина / zygomatic width)                                                                   | 34                         | 12.160±0.107 | 16                    | 13.057±0.183 |
| <i>Iob</i> (межглазничное расстояние / interorbital width)                                                       | 34                         | 3.706±0.025  | 17                    | 3.868±0.033  |
| <i>Hmax</i> (высота верхней челюсти перед первым верхним коренным / maxilla height before the first upper molar) | 34                         | 5.684±0.046  | 17                    | 6.128±0.091  |

Окончание таблицы  
Table. Continuation

| 1                                                                                                                     | 2  | 3            | 4  | 5            |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|--------------|----|--------------|
| <i>Lna</i> (длина носовых костей / nasal bone length)                                                                 | 31 | 5.742±0.085  | 17 | 6.182±0.148  |
| <i>Bna</i> (ширина носовых костей / nasal bone width)                                                                 | 32 | 2.422±0.027  | 17 | 2.476±0.050  |
| <i>D1</i> (длина верхнечелюстной диастемы / maxillary diastema length)                                                | 34 | 6.388±0.080  | 17 | 6.700±0.115  |
| <i>LM<sup>1-3</sup></i> (длина верхнего зубного ряда / maxillary tooth-row length)                                    | 34 | 4.953±0.037  | 17 | 5.250±0.074  |
| <i>Lm<sup>1</sup></i> (длина первого верхнего коренного зуба / length of first upper molar)                           | 34 | 1.850±0.013  | 17 | 1.950±0.028  |
| <i>Bm<sup>1</sup></i> (ширина первого верхнего коренного зуба / width of first upper molar)                           | 34 | 1.000±0.009  | 17 | 1.079±0.015  |
| <i>Lm<sup>3</sup></i> (длина третьего верхнего коренного зуба / length of third upper molar)                          | 34 | 1.628±0.017  | 17 | 1.729±0.039  |
| <i>Bm<sup>3</sup></i> (ширина третьего верхнего коренного зуба / width of third upper molar)                          | 34 | 0.749±0.009  | 17 | 0.768±0.012  |
| <i>Lbull</i> (длина слухового барабана / length of auditory bulla)                                                    | 33 | 6.167±0.051  | 17 | 6.506±0.076  |
| <i>Bbull</i> (ширина слухового барабана / width of auditory bulla)                                                    | 33 | 3.924±0.044  | 17 | 4.347±0.048  |
| <i>Lfi</i> (длина резцового отверстия / incisive foramen length)                                                      | 34 | 3.678±0.053  | 17 | 3.871±0.065  |
| <i>Bfi</i> (ширина резцового отверстия / incisive foramen width)                                                      | 34 | 0.904±0.014  | 17 | 1.015±0.017  |
| <i>Bcra</i> (ширина черепа в области слуховых барабанов / skull width in the area of auditory bulla)                  | 32 | 10.249±0.083 | 16 | 11.173±0.106 |
| <i>Hcra</i> (высота черепа в области слуховых барабанов / skull height in the area of auditory bulla)                 | 31 | 7.794±0.041  | 15 | 8.368±0.106  |
| <i>M<sup>1-1</sup></i> (расстояние между первыми верхними коренными зубами / distance between the first upper molars) | 34 | 1.681±0.017  | 17 | 1.706±0.021  |
| <i>Lpal</i> (длина костного нёба / hard palate length)                                                                | 34 | 4.647±0.059  | 17 | 5.076±0.066  |
| <i>Pal</i> (длина нёбной кости / palatal length)                                                                      | 34 | 2.012±0.045  | 17 | 2.224±0.041  |
| <i>Lipar</i> (длина межтеменной кости / interparietal bone length)                                                    | 33 | 6.924±0.040  | 17 | 7.703±0.108  |
| <i>Fr</i> (расстояния между наружными краями лобных костей / distance between the outer edges of the frontal bones)   | 34 | 4.521±0.038  | 17 | 5.018±0.057  |
| <i>Post</i> (расстояние между заглазничными выступами / distance between the postorbital process)                     | 34 | 8.976±0.037  | 17 | 9.512±0.069  |
| <i>Cond</i> (расстояние между затылочными мыщелками / distance between the occipital condyles)                        | 32 | 3.139±0.030  | 16 | 3.347±0.029  |
| <i>Lmd</i> (длина нижней челюсти / mandible length)                                                                   | 34 | 12.866±0.132 | 17 | 13.422±0.157 |
| <i>D2</i> (длина нижней диастемы / mandibular diastema length)                                                        | 34 | 3.237±0.035  | 17 | 3.374±0.040  |
| <i>Hmd1</i> (высота нижней челюсти перед первым нижним коренным зубом / mandible height before the first lower molar) | 34 | 6.012±0.058  | 17 | 6.350±0.104  |
| <i>Hmd2</i> (максимальная высота нижней челюсти / maximum mandibular height)                                          | 34 | 3.746±0.036  | 17 | 3.812±0.059  |
| <i>Lm<sub>1-3</sub></i> (длина нижнего зубного ряда / mandibular tooth-row length)                                    | 34 | 4.969±0.038  | 17 | 5.185±0.077  |

Примечание. *n* – количество исследованных особей, *M±m* – среднее значение и ошибка среднего; жирным шрифтом выделены связанные со степенью семеноядности признаки, использованные в работе.

Note. *n* is the number of individuals studied, *M±m* – the mean value and standard deviation of the mean; characteristics related to the degree of seed eating used in the study are highlighted in bold.



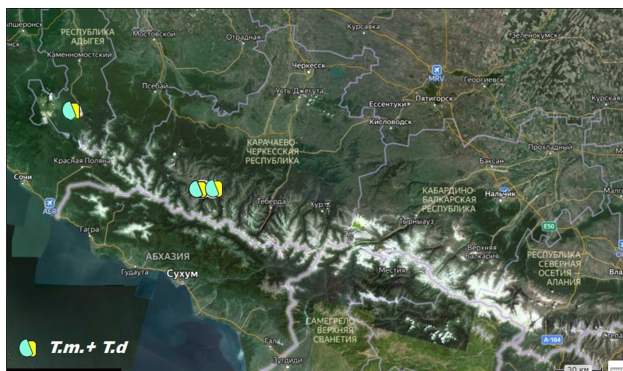
Статистическая обработка данных определения изученных видов проводилась стандартными методами. Показателем обилия идентифицированного вида (кариоморфы) служила доля зверьков, выраженная в %, присутствующих в выборке.

Анализ географического распространения использованных в исследовании находок видов-двойников *M. (T.) majori* и *M. (T.) daghestanicus*. Географические координаты пунктов отлова исследованных симпатричных и симбиотопичных находок определяли с помощью GPS-навигатора Etrex Garmin (Garmin Ltd., США) с точностью до одной минуты, или же использовали с той же точностью географические координаты пунктов отлова из собственных, ранее опубликованных источников (Baskevich et al., 2022). Нанесение точек на карту проводили с помощью компьютерных программ ArcGis (Esri, США).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Симпатрия определенных по кариотипу видов-двойников кустарниковых полевок Кавказа *M. majori* ( $2n = 54$ ,  $NF = 60$ ) и *M. daghestanicus* ( $2n = 54$ ,  $NF = 58$ ) была выявлена нами в ходе маршрутных экспедиций по Кавказу в окрестностях пос. Гузерибль в Адыгее ( $n = 3$ ), в двух пунктах Карачаево-Черкесии: на правом берегу р. Кизгич ( $n = 7$ ) и в окрестностях пос. Верхний Архыз ( $n = 18$ ) (рис. 1), а также в окрестностях пос. Анкаван ( $n = 15$ ) в Армении (Baskevich et al., 1984). Ввиду фрагментарности материала из первого пункта (Гузерибль –  $n = 3$ ) мы ограничимся сведениями по трем остальным пунктам.

На правом берегу р. Кизгич проводили отловы в средней части лесного пояса на разнотравно-злаковом лугу на высоте 1550 м над ур. м. В начале первой декады июля 1981 г. (3 – 4.07.1981 г.) в этом пункте было отработано 80 конусо-суток и добыто 12 особей мелких млекопитающих, среди которых были выявлены представители подрода *Terricola* ( $n = 7$ ) и рода *Sicista* ( $n = 5$ ). Использование хромосом-



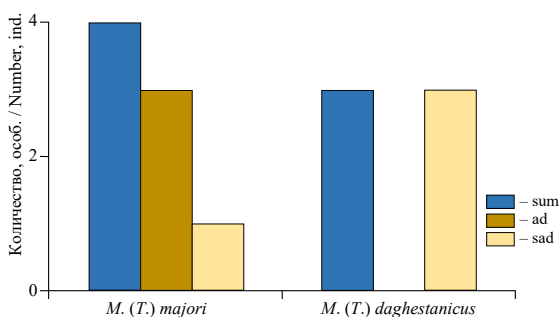
**Рис. 1.** Обнаруженные нами с помощью хромосомных маркеров места контакта видов-двойников кустарниковых полевок (*M. majori* и *M. daghestanicus*) на Северном Кавказе

**Fig. 1.** Contact places of the sibling species of pine voles (*M. majori* and *M. daghestanicus*) discovered by us in the North Caucasus by using chromosomal markers

ных маркеров позволило уточнить видовую принадлежность добытых зверьков, в том числе и кустарниковых полевок. Среди них были обнаружены 4 особи *M. majori* ( $2n = 54$ ,  $NF = 60$ ), что составило 33% от общего количества добытых зверьков (численность = 5.0 экз./100 конусо-суток), и 3 экз. *M. daghestanicus* ( $2n = 54$ ,  $NF = 58$ ) (доля в отлове – 25%; численность вида в выборке = 3.7 экз./ 100 конусо-суток). В выборке из популяции *M. majori* ( $n = 4$ ,

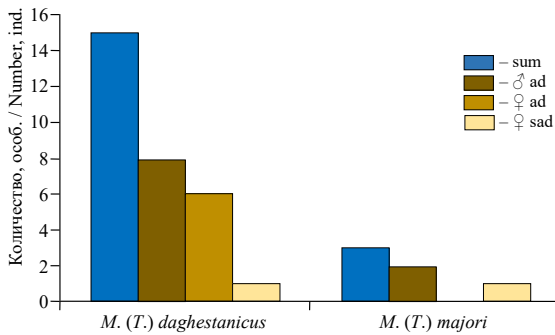
все самцы) преобладали взрослые особи ( $n = 3$ ), а у *M. daghestanicus* ( $n = 3$ ) – сеголетки (2 ♂ и 1 ♀): т.е. здесь у видов-двойников прослеживаются межвидовые отличия в возрастной структуре популяций (рис. 2), а также в уровнях численности. Выявленные на материале исследованной смешанной выборки видов-двойников кустарниковых полевов из правобережья р. Кизгич различия в их популяционных характеристиках являются основой для их сосуществования в местах контакта.

В окрестностях пос. Верхний Архыз Карачаево-Черкесии кустарниковых полевов добывали в парковом лесу на высоте 1550 м над ур. м. в период с 22.06 по 3.07.1979 г. Всего в этом пункте было отработано 720 конусо-суток и отловлено с помощью ловчих линий 68 особей мелких млекопитающих (представители подрода *Terricola*, роды *Sicista*, *Sorex*). Среди *Terricola* доминировали особи *M. daghestanicus* ( $n = 15$ ,  $2n = 54$ ,  $NF = 58$ ), что составило 22% от общего количества отловленных ловчими линиями зверьков (численность вида в выборке = 2.1 экз./100 конусо-суток), тогда как в это же время в этом же пункте удалось добыть только 3 экз. сосуществующего с дагестанской полевкой вида-двойника кустарниковых полевов, *M. majori* ( $2n = 54$ ,  $NF = 60$ ) (доля в отлове – 4.5%; численность вида в выборке = 0.4 экз./100 конусо-суток). Особи обоих видов были добыты на одних и тех же ловчих линиях в те же временные сроки. Поэтому возникает естественный вопрос, какие популяционные характеристики позволяют видам-двойникам сосуществовать в этом конкретном пункте? Выборка из 15 особей, определенных по кариотипу как *M. daghestanicus* ( $2n = 54$ ,  $NF = 58$ ), включала 8 взрослых самцов с крупными семенниками ( $t = 9.3 \times 6.2$ ), 6 взрослых самок, среди которых: три самки с 4 эмбрионами каждая, три самки, в матках каждой из которых найдены темные пятна (по 5, 5 и 3 соответственно) и 1 самка *sad*, с нитевидной маткой, тогда как ограниченная выборка ( $n = 3$ ) сосуществующего вида-двойника *M. majori* состояла из 2 готовых к размножению самцов ( $t = 9.5 \times 6.0$ ) и одной неполовозрелой самки *sad* (рис. 3). Очевидно, здесь в зоне контакта прослеживаются межвидовые различия как в уровнях численности, так и в стратегиях размножения: у доминирующей в сборах конца июня – начала июля 1979 г. *M. daghestanicus* наблюдается активная фаза размножения (в отличие от таковой у *T. majori*) (доля беременных самок составляет 41%, а самок с темными



**Рис. 2.** Возрастной состав выборки (03.07 – 04.07.1981 г.) из популяций видов-двойников кустарниковых полевов *M. (T.) daghestanicus* и *M. (T.) majori*, сосуществующих в правобережье р. Кизгич, Карачаево-Черкесия: sum – всего, ad – взрослые, sad – полувзрослые

**Fig. 2.** Sample age composition (03.07–04.07.1981) from the populations of the sibling species of pine voles *M. (T.) daghestanicus* and *M. (T.) majori*, coexisting on the right bank of the Kizgich river, Karachay-Cherkessia: sum – total, ad – adults, sad – half-adults



**Рис. 3.** Половой и возрастной состав выборки (22.06 – 03.07.1979 г.) из популяций видов-двойников кустарниковых полевков *M. (T.) daghestanicus* и *M. (T.) majori*, сосуществующих в окрестностях пос. Верхний Архыз, Карачаево-Черкесия. Условные обозначения см. рис. 2

**Fig. 3.** Sex and age composition of the sample (22.06 – 03.07.1979) from the populations of the sibling species of pine voles *M. (T.) daghestanicus* and *M. (T.) majori*, coexisting in the vicinity of the village of Verkhni Arkhyz, Karachay-Cherkessia. See Fig. 2 for designations

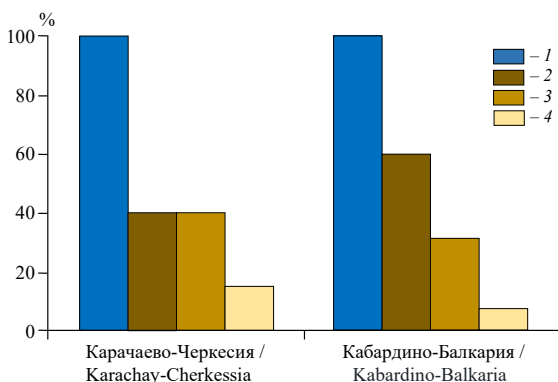
двойникам кустарниковых полевков по всему Кавказу (отловы 1979 – 1985 гг.), для аллопатричных популяций *M. daghestanicus* из Кабардино-Балкарии (сборы конца июня – начала июля) характерны более высокая доля беременных самок (60%) и более низкий процент самок с плацентарными (темными) пятнами (32%) (см. рис. 4). Средний размер помета у *M. daghestanicus* в месте контакта с видом-двойником *M. majori* в окрестностях пос. Верхний Архыз в конце июня – начале июля 1979 г. составил 4.2 детенышей на одну размножающуюся самку (подсчитано по 6 самкам вида), тогда как по литературным сведениям этот показатель для аллопатричных популяций *M. daghestanicus* в аналогичный сезон года был меньше, составляя 3.1 детенышей на одну размножающуюся самку (Mambetov, 1989). Различия в стратегиях размножения между аллопатричными и симпатричными (симбиотическими) популяциями дагестанской полевки могут быть связаны с взаимным влиянием видов-двойников кустарниковых полевков в местах контакта. Напомним, что подобный феномен известен и для других видов грызунов, например, для видов-двойников лесных мышей *Sylvaeus ponticus* и *S. uralensis* из низкогорий Северо-Западного Кавказа, когда в отдельные годы в результате взаимного влияния под действием высокой численности вида-доминанта (*S. ponticus*) сосуществующий вид-двойник (*S. uralensis*) перестает размножаться (Okulova et al., 2014).

В окрестностях пос. Анкаван на северо-западе Армении кустарниковых полевков добывали на границе высокоствольного леса и субальпийского луга на высоте 2100 м над ур. м. в период с 21.06 по 30.06.1980 г. Всего в этом пункте было отработано 400 конусо-суток и отловлено с помощью ловчих линий 31 экз. мелких млекопитающих (представители подрода *Terricola*, роды *Sorex*, *Talpa*, *Dryomys*).

пятнами (т.п.) – также 41% (рис. 4), тогда как у симбиотического вида-двойника *T. majori* каких-либо признаков размножения на полученном фрагментарном материале ( $n = 3$ ) не просматривается. Интересно сопоставить представленные для конкретного сезона (конец июня – начало июля) данные по особенностям размножения в популяции *M. daghestanicus* из зоны симпатрии видов-двойников кустарниковых полевков (Верхний Архыз) с таковыми относительно близкой популяции вида вне зоны их контакта (случай аллопатрии). По сведениям А. Х. Мамбетова (Mambetov, 1989), собиравшего и исследовавшего материал по видам-

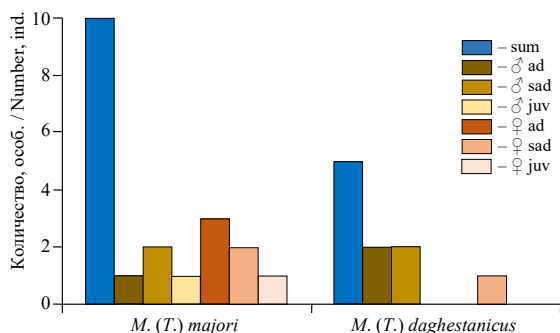
Среди *Terricola* доминировали особи *M. majori* ( $n = 10$ ,  $2n = 54$ ,  $NF = 60$ ), что составило 32% от общего количества отловленных ловчими линиями зверьков (численность вида в выборке = 2.5 экз./100 конусо-суток), тогда как в это же время в этом же пункте удалось добыть только 5 экз. сосуществующего с собственно кустарниковой полевкой вида-двойника кустарниковых полевек, *M. daghestanicus* ( $2n = 54$ ,  $NF = 58$ ) (доля в отлове – 16%; численность вида в выборке = 1.25 экз./100 конусо-суток). Выборка из 10 особей, определенных по кариотипу как *M. majori* ( $2n = 54$ ,  $NF = 60$ ), состояла из 4 самцов и 6 самок. Идентифицированная выборка самцов включала одного взрослого с крупными семенниками ( $t = 9.1 \times 5.8$ ), двух неполовозрелых со средним размером семенников ( $t = 5.5 \times 3.9$ ) и одного ювенильного (juv) самца с очень мелкими семенниками ( $t = 3.0 \times 2.0$ ). Выборка из самок включала трех взрослых особей, из которых 2 были беременными с 4 и 3 эмбрионами соответственно, а в матке третьей были

обнаружены темные пятна (3+1 т.п.), двух самок sad с нитевидной маткой и одной ювенильной (juv), весящей менее 12 г с зачаточной маткой особи (см. рис. 4). Собранный там же и тогда же выборка из 5 особей, определенных по кариотипу как *M. daghestanicus* ( $2n = 54$ ,  $NF = 58$ ), состояла из двух с крупными семенниками (средний размер  $t = 10.2 \times 5.7$ ) взрослых самцов, двух самцов sad ( $t = 5.6 \times 4.1$ ) и одной самки sad с нитевидной маткой; ювенильные особи в выборке из популяции этого вида в данном пункте отсутствовали (рис. 5). Следует отметить, что смешанная выборка кустарниковых полевек, добытая в окрестностях пос. Анкаван в горных районах Малого Кавказа в северо-западной Армении, включала симпатричные популяции видов-двойников, разделенные по станциям пребывания: для *M. majori* характерны более влажные участки над верхней границей леса (у ручья),



**Рис. 4.** Состояние половой системы самок *M. (T.) daghestanicus* в выборке из популяции, симпатричной с таковой вида-двойника *M. (T.) majori*, добытых в окрестностях пос. Верхний Архыз (Карачаево-Черкесия) в период с 22 июня по 3 июля 1979 г. – случай симпатрии – по нашим данным, сравниваемый с литературными сведениями, полученными в аналогичный период времени для аллопатричной популяции вида из соседнего региона, Кабардино-Балкария (Mambetov, 1989): 1 – всего, 2 – беременные, 3 – с темными пятнами, 4 – с нитевидной маткой

**Fig. 4.** Sexual system condition of *M. (T.) daghestanicus* females in a sample from the population, sympatric with that of the sibling species *M. (T.) majori*, obtained in the vicinity of the village Verkhniy Arkhyz (Karachay-Cherkessia) in the period from June 22 to July 3, 1979 – a case of sympatry – according to our data, compared with the published information obtained during the same period for an allopatric population of the species from the neighboring region, Kabardino-Balkaria (Mambetov, 1989): 1 – total, 2 – pregnant, 3 – with dark spots, 4 – with a thread-like uterus



**Рис. 5.** Половой и возрастной состав выборки (3-я декада июня 1980 г.) из популяций видов-двойников кустарниковых полевков *M. (T.) daghestanicus* и *M. (T.) majori*, симпатричных в окрестностях пос. Анкаван (С-З Армения). Условные обозначения см. рис. 2

**Fig. 5.** Sex and age composition of the sample (3<sup>rd</sup> decade of June 1980) from the populations of the sibling species of pine voles *M. (T.) daghestanicus* and *M. (T.) majori*, sympatric in the vicinity of Ankavan town (North-Western Armenia). See Fig. 2 for designations

а для *M. daghestanicus* – соседние высокотравные участки субальпийского луга. Очевидно, что здесь в зоне симпатрии видов-двойников кустарниковых полевков Кавказа из окрестностей пос. Анкаван в северо-западной Армении прослеживаются межвидовые различия в станциях пребывания, уровнях численности, возрастном составе и стратегиях размножения. Так, в выборке из популяции *M. daghestanicus* какие-либо признаки размножения, включая наличие ювенильных особей, отсутствуют, тогда как у доминирующей в сборах конца июня 1980 г. *M. majori* наблюдается активная фаза размножения и роста: доля беременных самок составляет 20%, а

самок с темными пятнами (т.п.) – 10%, также в выборке из популяции вида из этого пункта обнаружена значительная доля ювенильных особей (20%). Интересно, что в отсутствие симпатрии видов-двойников кустарниковых полевков Кавказа для аллопатричных популяций *M. majori* из Кабардино-Балкарии доля ювенильных особей в третьей декаде июня может достигать 60% (Mambetov, 1989). Средний размер помета у *M. majori* в месте контакта с видом-двойником *M. daghestanicus* в окрестностях пос. Анкаван в 3-й декаде июня 1980 г. составил 4.0 детенышей на одну размножающуюся самку (подсчитано по 3 самкам вида), тогда как по литературным сведениям этот показатель для аллопатричных популяций *M. majori* из Кабардино-Балкарии в аналогичный сезон года составлял 4.2 детенышей на одну размножающуюся самку (Mambetov, 1989), или 3.08 – по средним показателям за сезон размножения в низкогорьях Большого Сочи (Okulova et al., 2014). Различия между полученными нами и известными из литературы (Mambetov, 1989; Okulova et al., 2014) данными по выявленным экологическим показателям могут быть связаны как с взаимным влиянием видов-двойников в условиях симпатрии, так и с рядом абиотических факторов (факторы среды: географический, климатический, высотный), поскольку пункт отлова изученной нами смешанной популяции видов-двойников кустарниковых полевков Кавказа из северо-западной Армении в значительной степени отличается по географическим координатам, высотным показателям, климату от сравниваемых точек аллопатрии *M. majori* в горных районах Кабардино-Балкарии (Mambetov, 1989) и низкогорьях Краснодарского края (Okulova et al., 2014).

Можно высказать предположение, что помимо вышеупомянутых экологических особенностей сосуществование видов-двойников кустарниковых полевок Кавказа в местах их контакта может обеспечиваться за счет их различий в пищевых специализациях. Известно, что *M. majori*, демонстрируя тесную связь с комплексом видов растений, произрастающих в лесном поясе, наряду с растительными зелеными кормами в большом количестве поедает желуди и буковые орешки, проявляя черты семеноядности; тогда как *M. daghestanicus*, как правило, обитает в высокогорье субальпийского и альпийского поясов, где среди растительности преобладают длительно вегетирующие кустарниковые формы, что, по-видимому, способствовало возникновению зеленоядности у этого вида (Mambetov, 1989). Анализ полученных нами ранее краниометрических результатов, включающих сведения об абсолютных промерах 32 параметров черепа (см. таблицу), по всему пулу идентифицированных (как симпатричных так и аллопатричных) находок *M. (T.) majori* и *M. (T.) daghestanicus* из ряда пунктов Большого Кавказа (Mironova et al., 2013), позволяет, сделав несложные расчеты, выявить ряд индексов (=относительных промеров черепа), связанных с семеноядностью у *M. (T.) majori* (*T. m*). Так, например, у *M. (T.) majori* по сравнению с таковым у *M. (T.) daghestanicus* (*T. d*) был обнаружен: более широкий первый коренной зуб (отношение  $Bm^1/Lm^1 = 0.553$  у *T. m* больше чем этот индекс = 0.541 у *T. d*) и менее длинный по отношению к длине верхнего зубного ряда  $Lm^1/Lm^{1-3}$  (0.371 у *T. m* против 0.374 у *T. d*), также для этого вида показан более длинный верхний зубной ряд по отношению к длине нижней челюсти:  $Lm^{1-3}/Lmd$  (0.391 у *T. m* против 0.385 у *T. d*) и менее короткая диастема ( $D1$ ) по сравнению с таковой у вида-двойника *M. (T.) daghestanicus* ( $D1 = 6.700$  у *T. m* против  $D1 = 6.388$  у *T. d*). Все вышеперечисленные немногочисленные признаки черепа (индексы и показатели), указывающие на большую семеноядность у *M. (T.) majori* по сравнению с таковой у *M. (T.) daghestanicus*, могут рассматриваться как отражение на морфологическом уровне адаптивной стратегии видов-двойников кустарниковых полевок Кавказа в характере их питания. Следует полагать, что пищевые специализации видов-двойников кустарниковых полевок Кавказа формировались в условиях аллопатрии, а в ходе длительной эволюции подрода *Terricola* в горах Кавказа (Tougard, 2017) они, или какие-то мутации, сопровождавшие этот процесс, могли закрепиться отбором. И в таком случае различия в пищевых специализациях между видами-двойниками кустарниковых полевок Кавказа также могут являться одним из факторов, обеспечивающих сосуществование *M. (T.) majori* в *M. (T.) daghestanicus* в местах их контакта.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные указывают, что важным условием сосуществования видов-двойников *M. (T.) majori* и *M. (T.) daghestanicus* является их разделение по стадиям пребывания

Кроме того, представленные результаты свидетельствуют о том, что различия в особенностях популяционной структуры (возрастной, половой состав), а также в стратегии размножения позволяют сосуществовать видам-двойникам кустарниковых полевок Кавказа в местах контакта даже в условиях симбиотопии.

Известные по литературным данным, в том числе выявленные с помощью крианиметрических подходов, признаки, подтверждающие различия между видами-двойниками кустарниковых полевков Кавказа (в пищевых специализациях *M. (T.) majori* более семенной вид, чем *M. (T.) daghestanicus*), также могут являться одним из факторов, обеспечивающих их сосуществование в местах контакта.

Выражаем сердечную благодарность старшему научному сотруднику Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН Людмиле Айзиковне Хляп за помощь в нанесении на карту с помощью GIS-технологий мест контакта видов-двойников кустарниковых полевков, обнаруженных авторами статьи на Северном Кавказе.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Akhverdyan M. R., Lyapunova E. A., Vorontsov N. N. Kariology and systematics of pine voles of the Caucasus and Transcaucasia (*Terricola*, Arvicolinae, Rodentia). *Zoologicheskii Zhurnal*, 1992, vol. 71, no. 3, pp. 96–110 (in Russian).

Baskevich M. I. Comparison of specific spermatozoa and karyotypes in three species of pine voles: *Terricola majori*, *T. daghestanicus*, and *T. subterraneus* (Rodentia, Cricetidae) in the former Soviet Union countries. *Zoologicheskii Zhurnal*, 1997, vol. 76, no. 5, pp. 597–607 (in Russian).

Baskevich M. I. Chromosomal studies of sibling species of pine voles (Rodentia, Arvicolinae, *Microtus*) in the Caucasus region. In: *The First International Becker Readings: A Collection of Scientific Papers Based on the Conference Materials*. Volgograd, Volgograd State University Publ., 2010, pt. 1, pp. 290–292 (in Russian).

Baskevich M. I., Lukyanova I. V., Kovalskaya Yu. M. Distribution of two forms of the pine voles (*P. majori* Thom. and *P. daghestanicus* Shidl.) in the Caucasus. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*, 1984, vol. 89, no. 1, pp. 29–33 (in Russian).

Baskevich M. I., Potapov S. G., Khlyap L. A., Okulova N. M., Ashibokov U. M., Grigoriev M. P., Dzagurova T. K. Chromosomal and molecular investigations of cryptic species of the subgenus *Terricola* (Rodentia, Arvicolinae, *Microtus*) in the Caucasian region: Analysis of new records. *Zoologicheskii Zhurnal*, 2015, vol. 94, no. 8, pp. 963–971 (in Russian). <https://doi.org/10.7868/S0044513415060045>

Baskevich M. I., Potapov S. G., Mironova T. A. Cryptic species of rodents as models in research on the problems of species and speciation. *Biology Bulletin Review*, 2016, vol. 6, iss. 3, pp. 245–259. <https://doi.org/10.1134/S2079086416030026>

Baskevich M. I., Bogdanov A. S., Khlyap L. A., Litvinova E. M. The role of chromosomal mutations in speciation and adaptive strategy of pine voles (subgenus *Terricola*, genus *Microtus*) of the fauna of Russia. *Mammals in a Changing World: Current Problems of Theriology (XI Congress of the Theriological Society at the Russian Academy of Sciences). Materials of the conference with international participation*. Moscow, KMK Scientific Press, 2022, pp. 30 (in Russian).

Bogdanov A. S., Khlyap L. A., Kefelioğlu H., Selçuk A. Y., Stakheev V. V., Baskevich M. I. High molecular variability in three pine vole species of the subgenus *Terricola* (*Microtus*, Arvicolinae) and plausible source of polymorphism. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 2021, vol. 59, pp. 2519–2538. <https://doi.org/10.1111/jzs.12539>

Chaline J., Brunet-Lecomte P., Graf J. D. Validation of *Terricola* Fatio, 1867 pour les campagnols souterrains (Arvicolidae, Rodentia) paléarctiques actuels et fossils. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences. Série 3: Sciences de la vie*, 1988, vol 306, no. 15, pp. 475–478.

Dzuyev R. I., Algajola A. A., Dzuyev A. R., Zhilyaeva F. H., Masukawa K. A., Sharipova A. H. Adaptive features of the biology of reproduction Dagestan and Asia minor voles. In: *Biological*



*Diversity of the Caucasus and Southern Russia: Materials of the XXII International scientific conference*. Makhachkala, ALEF, 2020, pp. 281–285 (in Russian).

Ford C. E., Hamerton J. L. A colchicine hypotonic citrate, squash sequence for mammalian chromosomes. *Stain Technology*, 1956, vol. 31, iss. 6, pp. 247–251. <https://doi.org/10.3109/10520295609113814>

Gromov I. M., Yerbaeva M. A. *The Mammals of Russia and Adjacent Territories. Lagomorphs and Rodents*. Saint Petersburg, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences Publ., 1995. 520 p. (in Russian).

Ivanov V. G., Tembotov A. K. Chromosome sets and taxonomic status of Caucasian pine voles. In: *Fauna, ekologiya i okhrana zhivotnykh Severnogo Kavkaza* [Fauna, Ecology and Conservation of Animals of the North Caucasus]. Nalchik, Kabardino-Balkarian State University Publ., 1972, iss. 1, pp. 45–71 (in Russian).

Khatukhov A. M., Dzuev R. I., Tembotov A. K. New karyotypic forms of pine voles (*Pitymys*) of the Caucasus. *Zoologicheskii Zhurnal*, 1978, vol. 57, no. 10, pp. 1566–1570 (in Russian).

Kryštufek B., Shenbrot G. I. *Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic Region*. Maribor, University of Maribor Press, 2022. 449 p.

Kryštufek B., Vohralik V. *Mammals of Turkey and Cyprus. Rodentia I: Sciuridae, Dipodidae, Gliridae, Arvicolinae*. Koper, Zgodovinsko drustvo za južno Primorsko, 2005. 292 p.

Lyapunova E. A., Akhverdyan M. R., Vorontsov N. N., Robertsonian fan in subalpine voles of Caucasus (*Pitymys*, Microtinae, Rodentia). *Doklady Akademii nauk SSSR*, 1988, vol. 273, no. 5, pp. 1204–1208 (in Russian).

Mambetov A. H. *Comparative Studying of Features of Biology of Pitymys majori Tomas and P. daghestanicus Schidl. in the Caucasus*: Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Sverdlovsk, 1989. 16 p. (in Russian).

Mezhzhherin S. V., Morozov-Leonov Yu. S., Kuznetsova I. A. Biochemical variation and genetic divergence in palearctic voles (Arvicolidae): Subgenus *Terricola*, true lemmings *Lemmus* Link 1775, pied lemmings *Dicrostonyx* Gloger 1841, steppe lemmings *Lagurus* Gloger 1842, mole voles *Ellobius* Fischer von Waldheim 1814. *Genetika*, 1995, vol. 31, no. 6, pp. 788–797 (in Russian).

Mironova T. A., Sapelnikov S. F., Khlyap L. A., Okulova N. M., Baskevich M. I. Comparative craniological studies of pine voles of the subgenus *Terricola* (Microtus, Arvicolinae) from Russian. *Zoologicheskii Zhurnal*, 2013, vol. 92, no. 1, pp. 87–98 (in Russian). <https://doi.org/10.7868/S004451341301008X>

Musser G. G., Carleton M. D. Family Muridae. In: Wilson D. E., Reeder D. M., eds. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. 3rd ed. Washington, Smithsonian Institution Press, 2005, pp. 956–1038.

Ognev S. I. *The Mammals of USSR and Adjacent Countries (The Mammals of Eastern Europe and Northern Asia)*. Moscow, Leningrad, Academy of Science of the USSR, 1950, vol. 7. 706 p. (in Russian).

Okulova N. M., Vasilenko L. E., Mironova T. A., Baskevich M. I. Reproduction and population composition of voles of the genus *Terricola* in the Northwest Caucasus. *Mountain Ecosystems and Their Components: Proceedings of the V All-Russian Conference with International Participation*. Nalchik, Institute of Ecology of Mountainous Territories of the Kabardino-Balkarian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences Publ., 2014, pp. 47–48 (in Russian).

Pavlinov I. Ya. *Systematics of Recent Mammals*. Moscow, Moscow University Press, 2003. 293 p. (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).

Tembotov A. K., Khatukhov A. M. On landscape occurrence and evolution of karyotypic forms of Eurasian *Pitymys*. In: *Fauna, ekologiya i okhrana zhivotnykh Severnogo Kavkaza* [Fauna,



Ecology and Conservation of Animals of the North Caucasus]. Nalchik, Kabardino-Balkarian State University Publ., 1979, iss. 4, pp. 40–83 (in Russian).

Tembotov A. K., Shhashamishev H. H. *Zhivotnyy mir Kabardino-Balkarii* [Fauna of Kabardino-Balkaria]. Nalchik, Elbrus 1984.192 p. (in Russian).

Tembotov A. K., Khatukhov A. M., Ivanov V. G., Grigoriev G. I. Ecological and geographical aspects of the evolution of Caucasian pine voles. In: *Fauna, ekologiya i okhrana zhivotnykh Severnogo Kavkaza* [Fauna, Ecology and Conservation of Animals of the North Caucasus]. Nalchik, Kabardino-Balkarian State University Publ., 1976, iss. 3, pp. 3–35 (in Russian).

Tougard C. Did the quaternary climatic fluctuations really influence the tempo and mode diversification in European rodents? *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 2017, vol. 55, iss. 1, pp. 46–56. <https://doi.org/10.1111/jzs.12152>

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

## Adaptive strategies of sibling species of the Caucasian pine voles (Rodentia, Arvicolinae, *Microtus*) under sympatry conditions

M. I. Baskevich <sup>1✉</sup>, T. A. Mironova <sup>1</sup>, A. S. Bogdanov <sup>2</sup>

<sup>1</sup> A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences  
33 Leninsky Prospekt, Moscow 119071, Russia

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

Received: December 6, 2024 / revised: January 17, 2025 / accepted: January 20, 2025 / published: October 15, 2025

**Abstract:** Features of the ecology of the sibling species *M. (T.) majori* and *M. (T.) daghestanicus* in some places of their contact on the Greater and Lesser Caucasus were studied. An analysis of symbiotopic samples of the sibling species from two localities in the Karachay-Cherkessia (the right bank of the Kizgich River and the vicinity of the village of Verkhny Arkhyz) and a mixed sample from the sympatry zone in the vicinity of the village Ankavan in Armenia was made. The obtained priority data make it possible to assert that an important condition for the coexistence of the sibling species *M. (T.) majori* and *M. (T.) daghestanicus* is their separation by residence stations, as well as by a number of environmental features. It has been shown that differences in the peculiarities of the population structure (age and sex composition), as well as in the reproduction strategy, allow the sibling species of the Caucasian pine voles to coexist in places of their contact, even under symbiotopy conditions. The previously known craniometric features, confirming differences between the sibling species of the Caucasian pine voles in food specializations, which may also be one of the factors ensuring their coexistence at the places of contact, are discussed.

**Keywords:** pine voles (subgenus *Terricola*), sibling species, distribution, sympatry, adaptive strategies, Caucasus

**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 (Projects no. FFER-2021-0003 and 2024/2028 (No. 1022040700412-9-1.6.12)) and Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences (project No. 0088-2024-0011).

**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., Mironova T. A., Bogdanov A. S. Adaptive strategies of sibling species of the Caucasian pine voles (Rodentia, Arvicolinae, *Microtus*) under sympatry conditions. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 3, pp. 253–267 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-253-267>

---

✉ **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](mailto:mbaskevich@mail.ru); Tatyana A. Mironova: <https://orcid.org/0000-0002-4827-7530>, [talimir84@mail.ru](mailto:talimir84@mail.ru); Alexey S. Bogdanov: <https://orcid.org/0000-0002-2106-3989>, [bogdalst@yahoo.com](mailto:bogdalst@yahoo.com).

Обзорная статья

УДК 576.316

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-268-285>

## РОД *NAJA* (ELAPIDAE, SERPENTES) (НАСТОЯЩИЕ КОБРЫ): АКТУАЛЬНАЯ СИСТЕМАТИКА, ТОКСИНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ

Д. Б. Гелашвили ✉, Е. Б. Романова

*Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет*

*им. Н. И. Лобачевского*

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

Поступила в редакцию 27.12.2024 г., после доработки 24.01.2025 г., принята 28.01.2025 г., опубликована 15.10.2025 г.

**Аннотация.** В обзоре мировой литературы представлена актуальная систематика, зоогеография, токсинология наиболее опасных и ядовитых змей рода *Naja* (настоящие кобры), включая вопросы происхождения, распространения и механизма реализации токсического эффекта у экологической группы «плюющих кобр» (spitting cobras). Кобры являются одними из самых известных змей в мире, тем не менее, вплоть до конца XX в. систематика кобр оставалась на удивление слабо изученной. Применение молекулярно-филогенетических методов исследования привело к «афро-азиатской гонке разнообразия»: увеличению числа признанных африканских и азиатских видов кобр, что потребовало поистине «революционного» для герпетологии введения ранга подрода, сохраняя при этом номенклатурную стабильность группы знаковых видов. Вопросы систематики кобр имеют не только важный теоретический, но и сугубо прикладные – медицинский и зоотоксикологический аспекты. Неполное (или спорное) понимание систематического положения вида может привести к драматическим ошибкам при лечении отравлений змеиным ядом, а наиболее часто – к некорректному применению моновалентных противозмеиных сывороток, поскольку также часто близкородственные и очень близкие и похожие виды змей могут иметь разные по составу, а значит и по механизму действия, яды. Кобры относятся к первично-ядовитым вооруженным активно-ядовитым животным, что способствует пластичному приспособлению к среде. Поэтому рассмотрение современного состояния исследований уникального набора полипептидных токсинов яда кобр, служащих химическими факторами (алломонами) межвидовых (аллелохимических) взаимодействий, имеет важное теоретическое и практическое значение. Подобные примеры можно найти среди животных многих систематических групп, но у кобр удивительным образом сбалансированы различные способы охоты и защиты с помощью ядовитого аппарата – парентеральное введение яда при укусе и выбрасывание («выплёвывание») при дистанционном контакте.

**Ключевые слова:** *Naja* (настоящие кобры), «плюющие» кобры, алломоны, полипептидные токсины

✉ Для корреспонденции. Кафедра экологии Института биологии и биомедицины Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского.

ORCID и e-mail адреса: Гелашвили Давид Бежанович: <https://orcid.org/0009-0008-3664-8112>, [gelashvili.david@gmail.com](mailto:gelashvili.david@gmail.com); Романова Елена Борисовна: <https://orcid.org/0000-0002-1925-7864>, [romanova@ibbm.unn.ru](mailto:romanova@ibbm.unn.ru).

## РОД *Naja* (ELAPIDAE, SERPENTES) (НАСТОЯЩИЕ КОБРЫ)

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. Гелаишвили Д. Б., Романова Е. Б. Род *Naja* (Elapidae, Serpentes) (настоящие кобры): актуальная систематика, токсинологическая характеристика и экологические группы // Поволжский экологический журнал. 2025. № 3. С. 268 – 285. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-268-285>

### ВВЕДЕНИЕ

Кобра<sup>1</sup> – традиционное название некоторых ядовитых змей из семейства аспидов (Elapidae), в современной научной классификации не образующих единой таксономической группы. Способны в случае опасности раздвигать грудные рёбра, образуя подобие капюшона. В основном кобрами называют представителей рода *Naja* (Настоящие кобры). Однако это название сохраняется и для некоторых других родов того же семейства: *Aspidelaps* (Щитковые кобры), *Boulengerina* (Водяные кобры), *Hemachatus* (Ошейниковые кобры), *Ophiophagus* (Королевские кобры), *Pseudohaje* (Лесные кобры), *Walterinnesia* (Пустынные кобры).

С точки зрения популярности, кобры являются одними из самых известных змей в мире. Их характерная оборонительная поза и ядовитая природа на протяжении тысячелетий захватывали человеческое воображение и сделали их культурными иконами и объектами почитания во многих частях света. Способность некоторых видов «плевать» ядом в противника еще больше увеличило известность кобр. Несмотря на высокую популярность этих змей, их систематика оставалась на удивление слабо изученной до недавнего времени. Ситуация резко изменилась в конце XX в. в связи с применением молекулярно-филогенетических методов исследований и получила название «афро-азиатской гонки разнообразия», поскольку число признанных африканских видов *Naja* с 1968 г. увеличилось с 4 до 8 (Broadley, 1995; Spawls, Branch, 1995), а число азиатских видов – с 1 до 11 (Wüster, 1996; Slowinski, Wüster, 2000). В данном случае, касающегося одной из наиболее опасных и ядовитых змей в мире, вопросы систематики имеют не только важный теоретический, но и сугубо прикладной – медицинский и зоотоксикологический<sup>2</sup> аспект. Неполное (или спорное) понимание систематического положения вида может привести к драматическим ошибкам при лечении отравлений змеиным ядом, а наиболее часто – к некорректному применению моновалентных противозмеиных сывороток, поскольку также часто близкородственные и очень близкие и похожие виды змей могут иметь разные по составу, а значит и по механизму действия, яды.

---

<sup>1</sup> Cobra (порт.) – змея.

<sup>2</sup> Зоотоксикология – составная часть токсикологии – науки, изучающей природные яды (животного, растительного и микробного происхождения) (Gelashvili et al., 2015).

Предлагаемый обзор мировой литературы позволит отечественным специалистам познакомиться с новыми фундаментальными фактами и идеями в активно развивающейся области изучения змей рода *Naja* – систематике, зоогеографии, токсинологии, включая вопросы происхождения, распространения и механизма реализации токсического эффекта у экологической группы «плюющих кобр» (spitting cobras).

### Актуальная систематика рода *Naja* Laurenti, 1768

До недавнего времени все азиатские популяции кобр считались принадлежащими к одному единственному виду *N. naja* (индийская кобра). Равным образом, среди африканских *Naja* до 1968 г. все популяции этой группы рассматривались как часть одного вида, *N. nigricollis* (черношейная плюющаяся кобра). Многие проблемы систематики кобр связаны с тем, что эти змеи часто чрезвычайно изменчивы даже внутри популяций, особенно в их окраске и рисунке. Эта изменчивость часто делала идентификацию отдельных экземпляров чрезвычайно сложной, поскольку экземпляры из одной популяции могут отличаться друг от друга больше, чем от представителя популяции, расположенной за тысячи километров. В 2009 г. V. Wallach с соавторами (Wallach et al., 2009) предложили для рода *Naja* ввести ранг подрода, учитывая размер и неоднородность рода, значительное разнообразие входящих в него видов, а также многочисленные, хорошо определенные клады, отличающиеся по анатомии, распространению и экологии. По мнению авторов, ранг подрода<sup>3</sup> идеально подходит для того, чтобы подчеркнуть новое понимание филогении группы, сохраняя при этом номенклатурную стабильность группы знаковых видов. Предлагая подроды внутри рода *Naja*, отражающие его филогенетическую структуру, V. Wallach с соавторами (Wallach et al., 2009) остановились на следующих четырех:

- подрод *Naja* Laurenti, 1768;
- подрод *Uraeus* Wagler, 1830;
- подрод *Boulengerina* Dollo, 1886 и
- подрод *Afronaja* subgen. nov.

Название *Naja*, по одной из версий, происходит от санскритского «nāga» (с твердой буквой «g»), означающего «змея», по другой – от сингальского «Naya», кобра. Подрод *Naja* Laurenti, 1768 включает 11 видов азиатских кобр, в том числе плюющихся (например, *N. samarensis* Peters, 1861, или самарская кобра) и не плюющихся (например, *N. naja* (Linnaeus, 1758), или индийская кобра), которые распространены в Южной и Юго-Восточной Азии и Ост-Индии, от Закаспия до Филиппин и Малых Зондских островов.

Название *Uraeus* происходит от египетского «Урей», или «Орей» – символа богини Ваджет в форме кобры с распростертым капюшоном, который был частью головных уборов египетских божеств и царей в Древнем Египте. Подрод *Uraeus* Wagler, 1830 охватывает 6 видов не плюющихся кобр, обитающих в саваннах и открытых формациях большей части Африки и юге Аравии.

---

<sup>3</sup> Отметим, что ранг подрода сравнительно мало используется в герпетологической таксономии последнего времени, особенно среди змей, в отличие от XIX в.

Название *Boulengerina* дано в честь Д. А. Буленже, известного бельгийского герпетолога и куратора отдела рептилий в Британском музее естественной истории<sup>4</sup> в Лондоне с 1881 по 1920 гг. Подрод *Boulengerina* Dollo, 1886 включает 4 вида не плюющихся африканских кобр, в том числе наземные, водные и полуплывающие формы.

Название подрода *Afronaja* – производное от «Africa», где распространены виды подрода и сингальского «Naya», змея или кобра. Подрод *Afronaja* subgen. nov. выделен для семи видов африканских плюющихся кобр.

Таким образом, всего версия V. Wallach с соавторами (Wallach et al., 2009) объединяет в рамках рода *Naja* 28 видов настоящих кобр. Надо принять во внимание, что за истекший с 2009 г. период было описано еще несколько новых видов кобр<sup>5</sup>. Так, например, описаны африканские виды *N. peroescobari* (*Boulengerina*) (кобра эскобара) Ceriaco, Marques, Schmitz & Bauer, 2017 (Центральная Африка); *N. (Boulengerina) guineensis* sp. (черная лесная кобра) Broadley, Trape, Chirio, Ineich & Wüster 2018 (леса Верхней Гвинеи) и *N. (Boulengerina) savannula* sp. (западно-африканская лесная кобра) Broadley, Trape, Chirio & Wüster 2018 (саванны Западной Африки). В озере Май-Ндомбе на северо-западе Демократической Республики Конго обнаружена и описана *N. nana* (карликовая водяная кобра) Collet & Trape, 2020. Эндемиком Египта является не плюющаяся кобра *N. obscura* Saleh & Trape, 2023. На юго-западе Китая, северо-востоке Мьянмы, севере Лаоса, севере Таиланда и северо-западе Вьетнама обитает новый вид *N. fuxi* (коричнево-полосатая кобра) Shi, Vogel, Chen & Ding, 2022.

W. Wüster с соавторами (Wüster et al., 2007) показали, что кобры рода *Naja* образуют три отдельные эволюционные линии, одна из которых имеет две основные подлинии: 1) азиатская линия, представленная *N. kaouthia* (моноклевая кобра), *N. naja* (индийская кобра), *N. siamensis* (сиамская кобра) и *N. sputatrix* (яванская плюющаяся кобра); 2) африканская линия не плюющихся кобр, состоящая из двух родственных линий, одна из которых включает *N. annulifera* (кольчатая курносая кобра), *N. haje* (египетская кобра) и *N. nivea* (капская кобра), другая – *N. melanoleuca* (черно-белая кобра), *Boulengerina annulata* и *Paranaja multifasciata*; 3) африканская линия плюющихся кобр, состоящая из *N. ashei* (коричневая плюющаяся кобра), *N. katiensis* (малийская кобра), *N. mossambica* (мозамбикская плюющаяся кобра), *N. nigricincta* (западная плюющаяся кобра), *N. nigricollis* (черношейная плюющаяся кобра), *N. nubiae* (нубийская плюющаяся кобра) и *N. pallida* (красная плюющаяся кобра) (рис. 1).

Попытка V. Wallach с соавторами (Wallach et al., 2014), а затем L. Ceriaco с соавторами (Ceriaco et al., 2016) поднять новые подроды до полного родового уровня встретила резкое противодействие W. Wüster с соавторами (Wüster et al., 2018), которые заявили, во-первых, об отсутствии обоснования сделанного предложения, а во-вторых, о фактическом подрыве номенклатурной стабильности давно сложившегося рода, что приводит к потере уровня филогенетической информации, передаваемой использованием комбинации род – подрод, и поэтому не рекомендовали поднимать подроды до уровня рода.

<sup>4</sup> В настоящее время – Музей естественной истории в Лондоне.

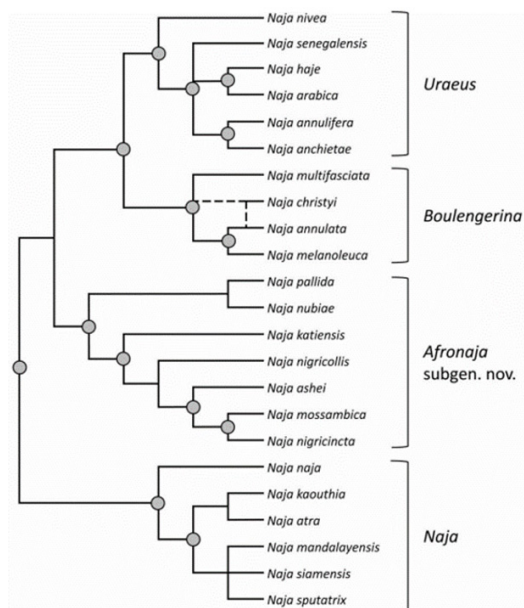
<sup>5</sup> По данным «The reptile database» (версия от 6 января 2025 г.) род *Naja* включает 35 видов.

### Токсикологическая характеристика рода *Naja*

В настоящее время благодаря успехам протеомики в яде кобр обнаружено и уточнено большое количество ингредиентов, включая ферменты (фосфолипаза А<sub>2</sub>, ацетилхолинэстераза, гиалуронидаза и др.), различные по строению и механизму действия токсические полипептиды и белки, в том числе постсинаптические α-нейротоксины, цитотоксины (кардиотоксины), так называемые «слабые» токсины (weak toxins, WTX), а также высокомолекулярные белки CRISP-типа, ваприны, фактор роста нервов, антикомплементарные факторы и др. (Fry et al., 2003; Torres et al., 2003; Liu et al., 2017; Adamude et al., 2021; Tan et al., 2022 и др.). Общее представление о токсичности яда кобр дает табл. 1.

Наиболее грозным симптомом отравления ядом кобр является вялый паралич скелетной и дыхательной мускулатуры (курареподобное действие), приводящий к прогрессивному ослаблению дыхания вплоть до полной остановки. Однако сокращения сердца наблюдаются еще в течение нескольких минут. Местные явления при укусах кобр выражены незначительно; напротив, укусы австралийских элапид (тигровой змеи, тайпана и др.) сопровождаются миотоксическими эффектами (отеками с последующей дегенерацией мышечных волокон), что в определенной степени сближает австралийских змей с гадюковыми. Нарушение функций внешнего

дыхания при отравлении ядом элапид носит преимущественно периферический характер, однако полностью исключить действие яда на центральную нервную систему (ЦНС) нельзя. На это указывают не только экспериментальные факты, но и особенности течения клинической картины отравления. У человека, укушенного коброй, после начальной кратковременной фазы возбуждения наблюдается прогрессирующее угнетение функций ЦНС, развивающееся на фоне ослабления дыхания. Больной становится вялым, апатичным, рефлексы затормаживаются, наступает патологический сон, во время которого резко ослабевает тактильная и болевая чувствительность. Смерть наступает от остановки дыхания. Нарушения со стороны сердечно-сосудистой системы затрагивают в основном уровень артериального давления – наблюдается прогрессирующая гипотензия, особенно выраженная при попа-



**Рис. 1.** Схематическое изображение филогении рода *Naja* с указанием признанных подродов (Wallach et al., 2009)

**Fig. 1.** Schematic representation of the phylogeny of the genus *Naja*, indicating the subgenera recognized (Wallach et al., 2009)

дании больших доз яда в общий кровоток (укус вблизи крупных сосудов). Шокогенное действие яда кобры обусловлено не только его токсическими компонентами, но и развитием процессов аутоинтоксикации вследствие усиленного высвобождения в организме физиологически активных веществ: гистамина, простагландинов, эндогенных опиатов и др. Патогенез отравления ядом кобры носит весьма сложный характер, обусловленный, в первую очередь, многокомпонентным составом самого яда. С другой стороны, сам организм представляет для яда своеобразную «мозаичную мишень», в которой отдельные токсические

компоненты имеют свои точки приложения: нейротоксины вызывают двигательный паралич, цитотоксины синергично с ферментами модифицируют клеточные мембраны, наконец, развиваются процессы аутоинтоксикации. Наиболее эффективным средством лечения змеиных укусов вообще и кобр в частности является серотерапия. Выпуск противозмеиных сывороток налажен во многих странах мира. Кроме специфической (сывороточной) терапии, важное значение приобретают вопросы неспецифической терапии отравлений ядом кобр. Развивающаяся при отравлении ядом кобры асфиксия представляет собой наиболее важный патологический процесс, на устранение которого должно быть направлено основное внимание. Своевременное и, что важно, продолжительное применение искусственного дыхания на фоне действия симптоматических средств обычно спасает больного.

Своеобразие отравлений ядом кобр заключается еще и в уже упоминавшейся способности некоторых из них, например *N. nigricollis* (черношейная плюющаяся кобра), выплевывать яд на расстояние нескольких метров, при этом капли яда могут попасть в глаз и вызвать как местные (кератиты, иридиоциклиты, конъюнктивиты), так и общие симптомы отравления. Случаи такие отнюдь не редкость, например, в Нигерии из 115 случаев поражений ядом плюющей кобры *N. nigricollis* в 81 случае наблюдались укусы конечностей, а в 34 – попадание в глаз. При своевременном лечении острота зрения может сохраниться.

Далее целесообразно рассмотреть полипептидные токсины кобр в функциональном аспекте.

**Постсинаптические  $\alpha$ -нейротоксины.** Основным токсическим компонентом яда кобр являются  $\alpha$ -нейротоксины – высокоспецифичные блокаторы никотинового ацетилхолинового рецептора (nAChR) (Vasilyeva et al., 2017; Kini, Daley, 2010;

**Таблица 1.** Острая токсичность ( $DL_{50}$ ) яда кобр при внутривенном введении мышам (<https://snakedb.org/pages/ld50.php>)

**Table.1.**  $DL_{50}$  of cobra venom when administered intravenously to mice (<https://snakedb.org/pages/ld50.php>)

| Подрод / Subgenera  | Вид / Species         | $DL_{50}$ |
|---------------------|-----------------------|-----------|
| <i>Naja</i>         | <i>N. atra</i>        | 0.26      |
|                     | <i>N. sumatrana</i>   | 0.40      |
|                     | <i>N. oxiana</i>      | 0.27      |
| <i>Uraeus</i>       | <i>N. haje</i>        | 0.29      |
|                     | <i>N. nivea</i>       | 0.37      |
|                     | <i>N. annulifera</i>  | 1.98      |
| <i>Boulengerina</i> | <i>N. melanoleuca</i> | 0.09      |
|                     | <i>N. annulata</i>    | 0.17      |
|                     | <i>N. christyi</i>    | 0.12*     |
| <i>Afronaja</i>     | <i>N. nigricollis</i> | 0.03      |
|                     | <i>N. pallida</i>     | 0.49      |
|                     | <i>N. mossambica</i>  | 1.16      |

Примечание. \* – внутрибрюшинное введение.

Note. \* – Intraperitoneal administration.



Osipov, Utkin, 2017). Эти токсины привлекают большое внимание, поскольку могут быть использованы как инструменты для изучения свойств нАХР и быть прообразами лекарственных препаратов, направленных на лечение ряда болезней нервной системы.  $\alpha$ -Нейротоксины принято делить на две группы – короткие и длинные. Короткие  $\alpha$ -нейротоксины содержат 60 – 62 аминокислотных остатков (а.о.) и 4 дисульфидные связи, Мг  $6 \div 7$  кДа, а длинные – 66–75 а.о. и 5 дисульфидных связей, Мг  $7 \div 9$  кДа. В качестве примера на рис. 2 приведены первичные структуры короткого и длинного нейротоксинов из яда среднеазиатской кобры *N. oxiana*.

Длинные и короткие  $\alpha$ -нейротоксины имеют ключевой остаток цистеина (Cys) в положении 3 (C3), необходимый для образования дисульфидной связи, поддерживающей третичную/четвертичную структуры этих нейротоксинов (см. рис. 2). Четыре из этих связей у длинных нейротоксинов находятся в тех же или аналогичных положениях, что и в короткоцепочечных нейротоксинах, а 5-я дисульфидная связь расположена в центральной петле (рис. 3).

Короткие  $\alpha$ -нейротоксины блокируют нАХР мышечного типа, тогда как длинные нейротоксины взаимодействуют с мышечными нАХР рецепторами и гомопентамерным  $\alpha 7$  подтипом нейрональных нАХР. Следует подчеркнуть, что  $\alpha$ -нейротоксины структурно относятся к семейству «трехпальцевых токсинов, three-finger toxins, TFxs», или «трехпетельных» за удивительное сходство пространственной структуры с тремя пальцами или петлями. Такая укладка (фолдинг) характерна для белков, выполняющих самые разнообразные функции.

Кроме того,  $\alpha$ -нейротоксины могут присутствовать в моно- и димерной форме. В настоящее время установлена первичная структура большого числа индивидуальных нейротоксинов змеиных ядов, аминокислотная последовательность которых показывает высокую степень гомологии. Их число постоянно увеличивается благодаря успехам геномики и транскриптомики. Несмотря на это, короткие и длинные нейротоксины различаются по антигенным свойствам (гомологичные ан-

---

#### Neurotoxin I

ITCYKTRPI TSETCAPGQN LCYKTKWCD A WCGSRGKVI E LGCAATCPTV ESYQDIKCCS  
TDDCNPRPKQ KRP

Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 3–22; 15–43; 28–32; 47–58; 59–64.

---

#### Neurotoxin II

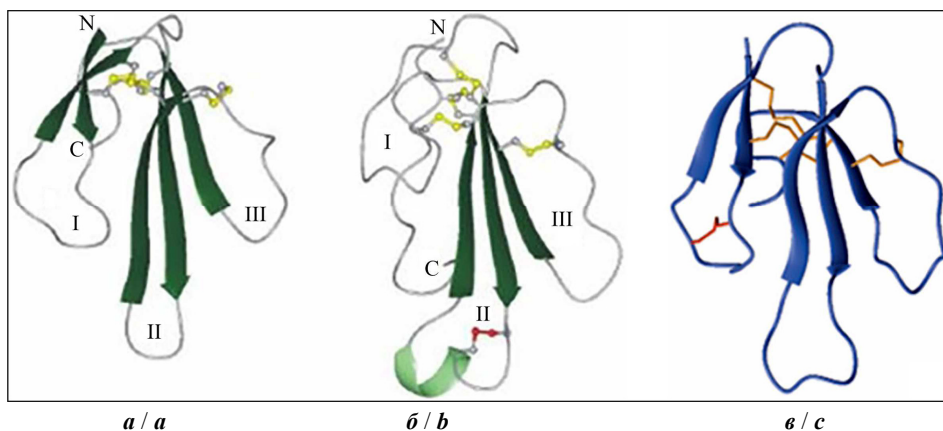
LECHNQSSQ PPTTKTCSGE TNCYKKWWS D HRGTIERGC GCPKVKPGVN LNCRTDRCN N

Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 3–23; 17–40; 42–53; 54–59.

---

**Рис. 2.** Первичная структура нейротоксинов из яда среднеазиатской кобры *N. oxiana*: neurotoxin I (длинный нейротоксин, UniProt P01382; Grishin et al., 1974); neurotoxin II (короткий нейротоксин, UniProt P01427; Grishin et al., 1973). Жирным шрифтом с подчеркиванием выделен функционально важный остаток C3. UniProt (URL: <http://www.uniprot.org/UniProt>) – база данных аминокислотных последовательностей белков, охватывающая различные аспекты анализа белковых последовательностей

**Fig. 2.** Primary structure of the neurotoxins isolated from the *Naja oxiana* venom: Neurotoxin I (long neurotoxin, UniProt P01382; Grishin et al., 1974) and neurotoxin II (short neurotoxin, UniProt P01427; Grishin et al., 1973). The functionally important residue C3 is shown in bold with underlining. UniProt (URL: <http://www.uniprot.org/UniProt>) is the protein amino acid sequence database covering various aspects of protein sequence analysis



**Рис. 3.** Ленточное представление структуры коротких, длинных и «слабых»  $\alpha$ -нейротоксинов: *a* – короткий нейротоксин II из яда среднеазиатской кобры *N. oxiana*; *б* – длинный  $\alpha$ -кобротоксин из яда сямской кобры *N. siamensis* (римскими цифрами обозначены петли, образованные  $\beta$ -листами; желто-серыми линиями показаны консервативные дисульфидные связи; красно-серыми линиями – дополнительная дисульфидная связь длинных нейротоксинов (Shulepko, 2009)); *в* – ленточное представление структуры WTX из яда моноклевого кобры *N. kaouthia* (оранжевым цветом показаны консервативные дисульфидные связи, красным – дополнительная дисульфидная связь (Vasilyeva et al., 2017))

**Fig. 3.** Ribbon diagram of the structure of the short, long and “weak”  $\alpha$ -neurotoxins: *a* – short neurotoxin II from the venom of *N. oxiana*; *b* – long  $\alpha$ -cobratoxin from the venom of *N. siamensis* (roman numerals indicate loops formed by  $\beta$ -sheets; the yellow-grey lines show conservative disulfide bonds; the red-grey lines show an additional disulfide bond in the long neurotoxins (Shulepko, 2009)); *c* – ribbon diagram of the structure of WTX from the venom of *N. kaouthia* (conservative disulfide bonds are shown in orange, and additional disulfide bonds are shown in red (Vasilyeva et al., 2017))

тисыворотки не нейтрализуют нейротоксины другого типа), по ряду физико-химических характеристик, а также по количественным параметрам блокирования холинорецепторов.

**Слабые постсинаптические нейротоксины.** Другая группа трехпальцевых нейротоксинов известна как «слабые» (weak toxins, WTX), или «необычные» нейротоксины, состоящие из 62 – 68 а.о. и 5 дисульфидных мостиков (Nirthanan et al., 2003). Примеры первичной структуры «слабых» токсинов из ядов среднеазиатской кобры *N. oxiana* и моноклевого кобры *N. kaouthia* приведены на рис. 4.

Мишенями действия «слабых» токсинов с пятой дисульфидной связью, локализованной в N-концевой части петли I (см. рис. 3), выступают как мышечные нАХР, так и нейрональные нАХР, а также мускариновые ацетилхолиновые рецепторы (мАХР), относящиеся к семейству G-белок сопряженных рецепторов.

Свое название они получили из-за низкой токсичности:  $DL_{50}$  слабых токсинов варьирует от 5 до 82 мг/кг, тогда как для  $\alpha$ -нейротоксинов  $DL_{50}$  составляет около 0.1 мг/кг. «Слабый» токсин WTX из яда *N. kaouthia* (моноклевая кобра) ( $LD_{50} > 2$  мг/кг) совмещает свойства  $\alpha$ -нейротоксинов и мускариновых токсинов. Подобно  $\alpha$ -нейротоксинам действие WTX необратимо, хотя и с низкой аффинностью ( $IC_{50} \sim 10$  мкМ),

**Oxiana weak toxin**

LTCLICPEKY CNKVHTCRNG EKICFKKFDQ RLLGKRYIR GCAATCPEAK PREIVECCST DKCNH

Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 3–24; 6–11; 17–42; 46–57; 58–63.

**Weak toxin NWT**

LTCLICPEKY CNKVHTCLNG EKIYDQRKYI RGCADTCPVR KPREIVECCS TDK

Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 6–11; 17–33; 37–48.

**Рис. 4.** Первичная структура «oxiana weak toxin» («слабого токсина» UniProt P85520; Starkov et al., 2009) из яда среднеазиатской кобры *N. oxiana* и «weak toxin NWT» («слабого токсина NWT» UniProt P0DSM9) из яда моноклевого кобры *N. kaouthia*

**Fig. 4.** Primary structure of oxiana weak toxin (UniProt P85520; Starkov et al., 2009) from the venom of *N. oxiana* and weak toxin NWT (UniProt P0DSM9) from the venom of *N. kaouthia*

он блокирует нАХР мышечного и нейрональный  $\alpha 7$  типа, но может и аллостерически взаимодействовать с разными типами мАХР. Центральная петля WTX, обладающая высокой конформационной пластичностью, важна для взаимодействия как с нАХР, так и с мАХР. Отметим, что WTX также оказывает действие на сердечно-сосудистую систему. Исследование на крысах показало, что в интервале сублетальных доз 0.5 – 2 мг/кг внутривенное введение токсина приводит к дозозависимой гипотензии и тахикардии. Эти данные расширяют представления о фармакодинамических эффектах слабых нейротоксинов.

**Цитотоксины яда кобр.** Цитотоксины по химическому составу и структуре близки с «короткими» трехпальцевыми  $\alpha$ -нейротоксинами, но резко различаются фармакологическими свойствами (Chien et al., 1994). Цитотоксины обладают широким спектром фармакологической активности: гемолитической, кардиотоксической, цитотоксической, что нашло отражение в их названиях – гемолитические факторы, кардиотоксины, цитотоксины и др. В основе всех этих качеств цитотоксинов лежит их способность модифицировать поверхностные клеточные мембраны. Цитотоксины представляют собой  $\beta$ -структурные амфифильные одноцепочечные белки длиной 59 – 62 а.о. и Мг 6 – 7 кДа. Все известные цитотоксины имеют высокую степень гомологии по аминокислотной последовательности и пространственной структуре. Структура стабилизирована четырьмя консервативными дисульфидными связями. Структурно цитотоксины классифицируются на цитотоксины *P*-типа, у них остаток пролина находится в положении 30 (Pro-30), и на цитотоксины *S*-типа, поскольку в положении 28 или 30 стоит остаток серина (Ser-28, 30)<sup>6</sup>. Цитотоксины *S*-типа обычно обладают более высоким деполаризующим действием на мышечные клетки, чем цитотоксины *P*-типа (Chien et al., 1994). На рис. 5 в качестве примера приведены первичные структуры цитотоксинов 1 и 2 из яда мозамбикской плюющей кобры *N. mossambica* (Louw, 1974).

Характерным эффектом цитотоксинов является деполаризация возбудимых нервных и мышечных мембран (гладкой, поперечнополосатой и сердечной мускулатуры). Различные представители семейства цитотоксинов способны усиливать сердцебиение при низких концентрациях и вызывать остановку сердца при высоких концентрациях. Известно, что фосфолипаза А<sub>2</sub>, обычно присутствующая в яде кобр в сравнительно высоких концентрациях, также способна деполаризовать нерв-

<sup>6</sup> Номера позиций указаны для выравненных последовательностей.

**Cytotoxin 1**

LKCNQLIPPF WKTCPKGKNL CYKMTMRAAP MVPVKRGCID VCPKSSLLIK YMCCNTNKC

Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 3–21; 14–38; 42–53; 54–59.

**Cytotoxin 2**

LKCNQLIPPF WKTCPKGKNL CYKMTMRGAS KVPVKRGCID VCPKSSLLIK YMCCNTDKCN

Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 3–21; 14–38; 42–53; 54–59.

**Рис. 5.** Первичная структура «cytotoxin 1» (UniProt P01467) и «cytotoxin 2» (UniProt P01469) из яда мозамбикской плюющей кобры *N. mossambica*. Жирным шрифтом с подчеркиванием выделены функционально важные а.о.

**Fig. 5.** Primary structure of cytotoxin 1 (UniProt P01467) and cytotoxin 2 (UniProt P01469) from the venom of *N. mossambica*. Functionally important amino acids are highlighted in bold with underlining

ные и мышечные мембраны и блокировать нервную проводимость. Существует синергизм в действии фосфолипазы  $A_2$  и цитотоксинов. Механизм деполяризующего действия цитотоксинов на клеточные мембраны связывают с увеличением тока входящего  $Ca^{2+}$ , возможно, через поры (каналы), которые токсин формирует в мембране; кроме того, определенную роль может играть кальций, высвобождающийся во время деполяризации из саркоплазматического ретикулума. Цитотоксины обладают повышенной токсичностью по отношению к раковым клеткам. Характерная особенность цитотоксинов – это их способность вызывать прямой гемолиз эритроцитов, что послужило основанием для термина «прямой литический фактор» (ПЛФ).

Таким образом, цитотоксины обладают способностью «вскрывать» поверхностные структуры мембран, обнажая фосфолипидный субстрат для атаки фосфолипазой  $A_2$ . Синергизм в действии цитотоксинов и фосфолипазы  $A_2$ , всегда присутствующей в цельном яде, объясняет деполяризующее действие яда кобры на клеточные мембраны.

**Другие биологически активные вещества яда кобр.** Кроме рассмотренных токсинов и ферментов, в яде аспидов присутствуют и другие белковые компоненты, обладающие выраженной биологической активностью.

**Ваприны** – групповое название неферментативных белков, имеющих структурное сходство с кислым сывороточным белком (whey acidic protein, WAP), широко распространенные в природе. Они встречаются не только у млекопитающих (в том числе сумчатых и однопроходных), но и у птиц, рептилий, земноводных и рыб. Кроме того, они присутствуют у многих беспозвоночных – от кишечнополостных до оболочников. Ваприны обнаружены в ядах змей, амфибий, перепончатокрылых (муравьев, ос, пчел). Первым выделенным и охарактеризованным ваприном является наваприн (nawaprin, *Naja warpin*) из яда черношейной плюющей кобры *N. nigricollis*. Наваприн состоит из 51 а.о. с  $M_r \sim 5.3$  кДа, стабилизирован 4 дисульфидными связями (рис. 6).

NEKSGSCPDM SMPIPPLGIC KTLCSNDSGC PNVQCKCKNG CGFMTCTTPV P

Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 7–37; 20–41; 24–36; 30–46.

**Рис. 6.** Первичная структура наваприна из яда *N. nigricollis* (UniProt P60589) (Torres et al., 2003)

**Fig. 6.** Primary structure of nawaprine from the venom of *N. nigricollis* (UniProt P60589) (Torres et al., 2003)

Наваприн структурно аналогичен ингибитору секреторной лейкоцитарной пептидазы человека (secretory leukocyte peptidase inhibitor, SLPI) и элафину – специфическому эпителиальному ингибитору эластазы<sup>7</sup> лейкоцитов человека и эластазы поджелудочной железы свиньи, который участвует в регуляции воспаления и защите от повреждения эпителия. Недавно показано, что элафин также обладает антимикробной (против грамположительных и грамотрицательных бактерий) и противогрибковой активностью. И наваприн, и элафин содержат четыре дисульфидные связи и несколько остатков пролина. Ваприны обладают антибактериальной активностью, но не вызывают гемолиза эритроцитов человека и не токсичны для мышей.

*Белки семейства CRISP.* Секреторные белки, богатые цистеином (cysteine rich secretory proteins, CRISP), участвуют в работе иммунной системы и в процессах созревания гамет и оплодотворения, хотя их функция до конца не выяснена. Встречаются они и в растениях, и в животных ядах (змеиных – CRISP Vs). Их аминокислотная последовательность содержит 16 высококонсервативных остатков цистеина, 10 из которых расположены в С-концевой трети молекулы, Mr 23 – 26 кДа. Полная аминокислотная последовательность известна для более чем 30 CRISP-Vs, однако биологическая активность изучена не у всех. Натрин из яда китайской кобры *N. atra* взаимодействует как с кальций-активируемыми высокопроводящими калиевыми каналами, так и с потенциал-управляемыми калиевыми каналами Kv1.3. Взаимодействие с различными типами ионных каналов указывает на возможность нейротоксического действия CRISP-Vs.

### Экологические группы: «плюющиеся» и «не плюющиеся» кобры

«Плюющиеся» кобры «spitting cobras» – устойчивое словосочетание, обозначающее виды кобр, способных выбрасывать («выплевывать»<sup>8</sup>) струю яда из отверстия ядовитого клыка (зуба). К «плюющимся» кобрам относят виды, входящие в подроды *Naja* и *Afronaja* (табл. 2).

Совокупность результатов макро- и микроскопической морфологии, высокоскоростной цифровой видеосъемки, экспериментальных манипуляций с анестезированными кобрами и электромиографии выявили двухкомпонентный механизм выбрасывания яда, обобщенный в модели «давление-баланс» (Young et al., 2002, 2004).

---

<sup>7</sup> Эластазы – группа ферментов, обладающих протеолитической активностью. Эластаза гидролизует эластин – фибриллярный белок соединительной ткани, формирующий эластичные волокна в легких, коже и других тканях.

<sup>8</sup> Применение слов «плюющиеся», «выплевывание» по отношению к кобрам нельзя признать удачным, по крайней мере, по механизму они не имеют никакого отношения к «плюванию» в быденном понимании у человека (резкое опорожнение ротовой полости от слюны, например, для удаления веществ, вызывающих дискомфорт), или верблюда (плювок является проявлением защитного инстинкта, который порой помогает ему защититься и от нападающих хищников).

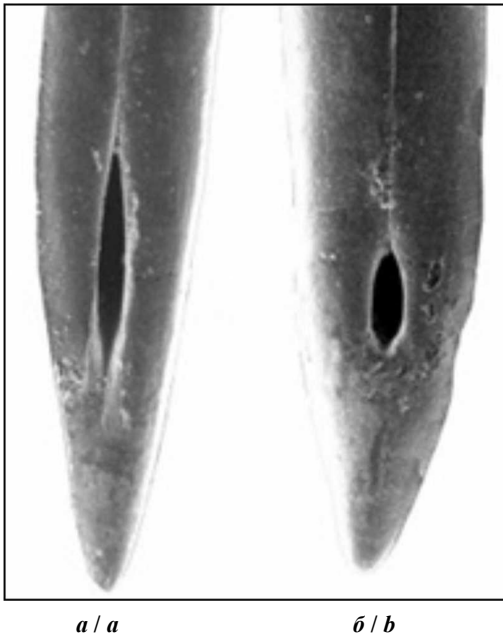
**Таблица 2.** Видовой состав «плюющихся кобр»  
**Table. 2.** Species composition of “spitting cobras”

| Подрод / Subgenera                                                                                                                                                                                                                                     |                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <i>Naja</i> Laurenti, 1768                                                                                                                                                                                                                             | <i>Afronaja</i> subgen. nov.                                                                                                                                                                                                                                                                    |
| Распространение: южная и юго-восточная Азия и Ост-Индия, от Транскаспия до Филиппин и Малых Зондских островов / Distribution: Southern and Southeast Asia and Eastern India, from the Transcaspiya to the Philippines and the Lesser Sunda Islands     | Распространение: открытые формации и опушки лесов по всей Африке к югу от Сахары и долине Нила к северу до центрального Египта / Distribution: Open formations and forest edges throughout Africa south of the Sahara and the Nile Valley north to central Egypt                                |
| <i>Naja samarensis</i> Peters, 1861<br><i>Naja siamensis</i> Laurenti, 1768<br><i>Naja sputatrix</i> Boie, 1827<br><i>Naja sumatrana</i> Müller, 1890<br><i>Naja mandalayensis</i> Slowinski & Wüster, 2000<br><i>Naja philippinensis</i> Taylor, 1922 | <i>Naja ashei</i> Wüster & Broadley, 2007<br><i>Naja katiensis</i> (Angel, 1922)<br><i>Naja mossambica</i> Peters, 1854<br><i>Naja nigricincta</i> Bogert, 1940<br><i>Naja nigricollis</i> Reinhardt, 1843<br><i>Naja nubiae</i> Wüster & Broadley, 2003<br><i>Naja pallida</i> Boulenger, 1896 |

Вначале сокращение *musculus protractor pterygoideus* (mpp) вызывает смещение и деформацию нёбно-челюстной дуги и соединительнотканной оболочки (или «ножен») клыка; в итоге это смещение устраняет мягкотканые барьеры на пути яда, которые в покое окутывают клык и закрывают выпускное отверстие. Затем *musculus adductor mandibulae externus superficialis* (mames), которая активируется одновременно с mpp, создает избыточное давление в ядовитой железе, проталкивая струю яда через ядовитый проток и наружу клыка, отверстие которого обнажается в нужный момент. Следует отметить, что смещения нёбно-челюстной дуги, которые составляют первую часть механизма выбрасывания яда, очень похожи на движения этих костей во время проглатывания добычи. Это позволяет предположить, что выбрасывание яда могло развиваться в результате не захвата, а специализации проглатывания добычи, что является характерным для змей. У большинства ядовитых змей физическое смещение соединительнотканной оболочки клыка происходит в результате либо воздействия контейнером во время «доения» (т.е. получения яда), либо тканями добычи во время проникновения клыка при физическом контакте с ней змеи, и является необходимым условием для высвобождения яда. Плюющие кобры, по-видимому, уникальны среди ядовитых змей благодаря своей способности высвобождать яд без прямого физического контакта с организмом жертвы.

У «плюющихся» кобр каналцы в ядовитых клыках изгибаются под прямым углом и открываются наружу на передней поверхности зуба, а выводящие отверстия более округлые, чем у не плюющихся, и смещены ближе к основанию зуба, так что яд, пройдя через них, «выбрасывается» вперёд (рис. 7).

Распространено мнение, что «плюющиеся» кобры, способные в случае опасности «выплёвывать» яд на расстояние до 2.5 м, при этом целятся в глаза агрессора, как наиболее яркие маркеры на его голове (лице). Эксперименты с красной плюющей коброй *N. pallida* и черношейной плюющей коброй *N. nigricollis* показывают (Berthe et al., 2009), что кобры, если и целятся в глаза, то для оптимизации своего «плевок» они ориентируются на размеры лица, для того чтобы паттерн «плевок» более или менее равномерно покрывал лицо антагониста, но не пре-



**Рис. 7.** Микрофотографии выходного отверстия ядовитого клыка не плюющей моноклеевой кобры *N. kaouthia* (а) и красной плюющей кобры *N. pallida* (б), полученные с помощью сканирующего электронного микроскопа (Young et al., 2004)  
**Fig. 7.** Scanning electron micrographs of the exit wound of the venom fang of the non-spitting cobra *N. kaouthia* (a) and the red spitting cobra *N. pallida* (b) (Young et al., 2004)

плювание» яда имеет оборонительный характер. Эффективность яда «плюющих кобр» связана с высоким содержанием фосфолипазы  $A_2$  и цитотоксинов (кардиотоксинов), действующих синергично (Tan et al., 2019; Kazandjian et al., 2021).

Полагают (Kazandjian et al., 2021), что способность к «выплювыванию» яда возникла у африканских «плюющих» кобр, примерно 6.7 – 10.7 млн лет назад, тогда как у азиатских плюющих кобр на ~4 млн лет позже у (2.5 – 4.2 млн лет назад). Происхождение африканских «плюющих» кобр монотипического рода *Hemachatus*, содержащего только один вид *Hemachatus haemachatus* Bonnaterre, 1790 (плюющаяся ошейниковая кобра), датируется еще раньше, не иначе, как произошедшее <17 млн лет назад, после дивергенции от настоящих кобр (*Naja*).

вышал его ширину и высоту, что повышает вероятность попадания хотя бы в один глаз. Действительно, в экспериментах, в которых роль антагониста исполняли сами экспериментаторы, было установлено, что кобры подстраивали свои углы «плювка» под лицо высотой 24 см в высоту и 16 см в ширину. Эти значения хорошо соотносятся с высотой (21.5 см) и шириной (13.5 см) лица экспериментатора. При этом круговые движения головой кобры обеспечивают распределение яда по площади мишени (лица). Таким образом, паттерн разбрызгивания «плювков» кобры зависит не от расстояния, а от размера цели.

Так, черношейная плюющаяся кобра *N. nigricollis* может «выплювывать» яд, делая до 28 «плювков» подряд, каждый раз выпуская около 3.7 мг яда. Попадание яда в глаз приводит к офтальмии<sup>9</sup>, возникают покраснение, резкая боль, временная или даже постоянная слепота вследствие помутнения роговицы. Однако во время охоты эти кобры убивают жертву укусом, как и другие ядовитые змеи. Поэтому «вы-

<sup>9</sup> Офтальмия (от др.-греч. ὀφθαλμία – «воспаление глаз») – общее название некоторых воспалительных поражений глаза, например вследствие заболевания или повреждения глаза.

Следует отметить, что кобры не одиноки среди вооруженных активно-ядовитых животных в способности выбрасывать струю яда. Этой способностью обладают также скорпионы и пауки. Так, африканский толстохвостый скорпион *Parabuthus transvaalicus* Purcell, 1899 в случае опасности (при механическом контакте с метасомой (хвостом), например, при захвате щипцами во время «доения» яда, или воздушных стимулах) распыляет свой яд в виде тонкой струи, которая не направлена на источник стимула (Nisani, Hayes, 2015). Однако быстрые (хаотические) движения метасомы и/или тельсона (жала) создают рассеянный поток, увеличивая вероятность контакта яда с мишенью, например, чувствительными глазами потенциальных хищников. Эффект распыления яда скорпионами описан также для некоторых видов *Hadrurus* (сем. Hadruridae) (Stockmann, Ythier, 2010) и южноамериканского скорпиона *Tityus achilles* Laborieux, 2024 в Колумбии (Laborieux, 2024). Другой пример, паук *Scytodes thoracica* (Latreille, 1802) – прекрасный охотник с оригинальным способом охоты, позволяющим отнести его к «плюющим» паукам (Suter, Stratton, 2009). Паук ночью очень осторожно подкрадывается к своей добыче на расстояние примерно 10 мм (0.39 дюйма), затем он сжимает заднюю часть своего тела и за 30 мс зигзагообразно «выплевывает» на жертву смесь паутинного шелка, клейкого вещества и, по некоторым данным, яда из отверстия хелицеры, что приводит к немедленному обездвиживанию добычи. При необходимости паук впрыскивает в жертву свой яд традиционным способом. До недавнего времени считалось, что «слюна плевка», по крайней мере, у некоторых видов, содержит яд, что и вызывает токсический эффект. Это утверждение опровергается работой Clements, Li (2005), в которой было обнаружено, что «слюна плевка» не оказывает токсического воздействия на добычу при наружном применении.

Эти и другие примеры позволили D. R. Nelsen с соавторами (Nelsen et al., 2014) сформулировать концепцию «toxungen». Термин образован путем объединения двух латинских существительных: «toxicum», означающего токсичность, и «unguentum», означающего бальзам или мазь – т.е. токсичной мази или токсина, который наносится на внешние части тела жертвы. Концепция позволяет, по мнению авторов, дифференцировать токсичные биологические выделения на три категории. **Poison** – токсическое вещество (состоящее из одного или нескольких токсинов), вызывающее дозозависимое физиологическое повреждение, которое приводит к самопроизвольной токсичности (например, бактериальные эндотоксины) или пассивно переносится *без механизма доставки* из одного организма во внутреннюю среду другого организма *без механической травмы*, обычно при проглатывании, вдыхании или абсорбции через поверхность тела. **Toxungen** – токсическое вещество (состоящее из одного или нескольких токсинов), вызывающее дозозависимое физиологическое повреждение, которое активно переносится *с помощью механизма доставки* от одного организма на внешнюю поверхность другого организма *без механического повреждения*. **Venom** – токсическое вещество (состоящее из одного или нескольких токсинов), вызывающее дозозависимое физиологическое повреждение, которое пассивно или активно переносится из одного организма во внутреннюю среду другого организма *через механизм доставки и механическую травму*.



## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Кобры относятся к первично-ядовитым вооруженным активно-ядовитым животным, что обеспечивает пластичное приспособление организма к среде. Подобные примеры можно найти среди животных многих систематических групп, но у кобр удивительным образом сбалансированы различные способы охоты и защиты с помощью ядовитого аппарата – парентеральное введение яда при укусе и выбрасывание («выплёвывание») при дистанционном контакте. Аллелохимические связи в природе сбалансированы оптимальным образом, и кажущиеся отклонения от естественной гармонии являются, скорее всего, результатом нашего незнания конкретных механизмов химических взаимодействий у разных видов. Чем больше мы узнаем о химических веществах, с помощью которых животные общаются друг с другом (феромонах, репеллентах, аттрактантах, ядах и др.), тем шире возможности нашего активного вмешательства в эти взаимосвязи и тем большая ответственность ложится на нас за его результаты. Яды как химические факторы межвидовых взаимодействий занимают особое место среди других алломонов, поскольку в конечном счете служат для убийства хищника или жертвы. Различия заключаются только в характере использования яда – орудия защиты или нападения. Но даже в случае агрессии яды применяются только для добычи пищи, бесцельное убийство несвойственно животным. Многие ядовитые животные, несомненно, являются источником повышенной опасности для человека, в то же время целый ряд из них обладает ядами с удивительными свойствами, применение которых в научных лабораториях и клиниках уже принесло ощутимые результаты. Дилемма: ядовитые животные – зло или добро? – уже решена в пользу последнего, и наша задача – сберечь живущие на Земле виды ядовитых животных с целью их использования на благо человека.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Adamude F. A., Dingwoke E. J., Abubakar M. S., Ibrahim S., Mohamed G., Klein A., Sal-lau A. B. Proteomic analysis of three medically important Nigerian *Naja* (*Naja haje*, *Naja katiensis* and *Naja nigricollis*) snake venoms. *Toxicon*, 2021, vol. 197, pp. 24–32. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2021.03.014>

Berthe R. A., de Pury S., Bleckmann H., Westhoff G. Spitting cobras adjust their venom distribution to target distance. *Journal of Comparative Physiology A*, 2009, vol. 195, pp. 753–757. <https://doi.org/10.1007/s00359-009-0451-6>

Broadley D. G. The snouted cobra, *Naja annulifera*, a valid species in southern Africa. *Journal of the Herpetological Association of Africa*, 1995, vol. 44, no. 2, pp. 26–32.

Ceriacio L. M. P., de Sá S. A. C., Banderira S., Valério H., Stanley E. L., Kuhn A. L., Marques M. P., Vindum J. V., Blackburn D. C., Bauer A. M. Herpetological survey of Iona National Park and Namibe Regional Natural Park, with a synoptic list of the amphibians and reptiles of Namibe Province, southwestern Angola. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 2016, vol. 63, iss. 4, pp. 15–61.

Chien K.-Y., Chiang C.-M., Hseu Y.-C., Vyas A. A., Rule G. S., Wu W. Two distinct types of cardiotoxin as revealed by the structure and activity relationship of their interaction with zwitterionic phospholipid dispersion. *Journal of Biological Chemistry*, 1994, vol. 269, iss. 20, pp. 14473–14483. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(17\)36647-4](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(17)36647-4)

Clements R., Li D. Regulation and non-toxicity of the spit from the pale spitting spider *Scytodes pallida* (Araneae: Scytodidae). *Ethology*, 2005, vol. 111, iss. 3, pp. 311–321. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2004.01064.x>

Fry B. G., Wuster W., Kini R. M., Brusic V., Khan A., Venkataraman D., Rooney A. P. Molecular evolution and phylogeny of elapid snake venom three-finger toxins. *Journal of Molecular Evolution*, 2003, vol. 57, iss. 1, pp. 110–129. <https://doi.org/10.1007/s00239-003-2461-2>

Gelashvili D. B., Krylov V. N., Romanova E. B. *Zootoxinology: Bioecological and Biomedical Aspects*. Nizhniy Novgorod, Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod Publ., 2015. 770 p. (in Russian).

Grishin E. V., Sukhikh A. P., Lukyanchuk N. N., Slobodyan L. N., Lipkin V. M., Ovchinnikov Yu. A. Amino acid sequence of neurotoxin II from *Naja naja oxiana* venom. *FEBS Letters*, 1973, vol. 36, iss. 1, pp. 77–78. [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(73\)80340-0](https://doi.org/10.1016/0014-5793(73)80340-0)

Grishin E. V., Sukhikh A. P., Slobodyan L. N., Ovchinnikov Yu. A., Sorokin V. M. Amino acid sequence of neurotoxin I from *Naja oxiana* venom. *FEBS Letters*, 1974, vol. 45, iss. 1–2, pp. 118–121. [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(74\)80825-2](https://doi.org/10.1016/0014-5793(74)80825-2)

Kazandjian T. D., Petras D., Robinson S. D., Thiel van J., Greene H. W., Arbuckle K., Barlow A., Carter D. A., Wouters R. M., Whiteley G., Wagstaff S. C., Arias A. S., Albulescu L.-O., Plettenberg Laing A., Hall C., Heap A., Penrhyn-Lowe S., McCabe C. V., Ainsworth S., Silva da R. R., Dorrestein P. C., Richardson M. K., Gutiérrez J. M., Calvete J. J., Harrison R. A., Vetter I., Undheim E. A. B., Wüster W., Casewell N. R. Convergent evolution of pain-inducing defensive venom components in spitting cobras. *Science*, 2021, vol. 371, no. 6527, pp. 386–390. <https://doi.org/10.1126/science.abb9303>

Kini R. M., Daley R. Structure, function and evolution of three-finger toxins: Mini proteins with multiple targets. *Toxicon*, 2010, vol. 56, iss. 6, pp. 855–867. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2010.07.010>

Laborieux L. Biomechanics of venom delivery in South America's first spitting scorpion. *bioRxiv – the preprint server for Biology*, 2024, article no. 605134. <https://doi.org/10.1101/2024.07.25.605134>

Liu C.-C., You C.-H., Wang P.-J., Yu J.-S., Huang G.-J., Liu C.-H., Hsieh W.-C. Analysis of the efficacy of Taiwanese freeze-dried neurotoxic antivenom against *Naja kaouthia*, *Naja siamensis* and *Ophiophagus hannah* through proteomics and animal model approaches. *PLOS Neglected Tropical Diseases*, 2017, vol. 11, iss. 12, article no. e0006138. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0006138>

Louw A. I. Snake venom toxins. The amino acid sequences of three cytotoxin homologues from *Naja mossambica mossambica* venom. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Protein Structure*, 1974, vol. 336, iss. 2, pp. 481–495. [https://doi.org/10.1016/0005-2795\(74\)90429-2](https://doi.org/10.1016/0005-2795(74)90429-2)

Nelsen D. R., Nisani Z., Cooper A. M., Fox G. A., Gren E. C. K., Corbit A. G. Poisons, toxungens, and venoms: Redefining and classifying toxic biological secretions and the organisms that employ them. *Biological Reviews*, 2014, vol. 89, iss. 2, pp. 450–465. <https://doi.org/10.1111/brv.12062>

Nisani Z., Hayes W. K. Venom-spraying behavior of the scorpion *Parabuthus transvaalicus* (Arachnida: Buthidae). *Behavioural Processes*, 2015, vol. 115, pp. 46–52. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.03.002>

Nirthanan S., Gopalakrishnakone P., Gwee M. C. E., Khoo H. E., Kini R. M. Non-conventional toxins from Elapid venoms. *Toxicon*, 2003, vol. 41, iss. 4, pp. 397–407. [https://doi.org/10.1016/S0041-0101\(02\)00388-4](https://doi.org/10.1016/S0041-0101(02)00388-4)

Osipov A. V., Utkin Y. N. Snake venom toxins targeted at the nervous system. In: Gopalakrishnakone P., Inagaki H., Vogel C.-W., Mukherjee A. K., Rahmy T. R., eds. *Snake Venoms (Toxinology)*. Dordrecht, Springer, 2017, pp. 189–214. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-6410-123>

Shulepko M. A. *Investigation of Ligand-receptor Interactions Using the Nicotinic Acetylcholine Receptor and Toxins from Snake Venom as Examples*: Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Moscow, 2009. 24 p. (in Russian).

Slowinski J. B., Wüster W. A. New cobra (Elapidae: *Naja*) from Myanmar (Burma). *Herpetologica*, 2000, vol. 56, no. 2, pp. 257–270.

Spawls S., Branch W. R. *The Dangerous Snakes of Africa: Natural History, Species Directory, Venoms and Snakebite*. Sanibel Island, Ralph Curtis Books, 1995. 192 p.

Starkov V. G., Polyak Ya. L., Vulpius E. A., Kryukova E. V., Tsetlin V. I., Utkin Yu. N. New weak toxins from the cobra venom. *Russian Journal of Bioorganic Chemistry*, 2009, vol. 35, iss. 1, pp. 10–18. <https://doi.org/10.1134/S1068162009010026>

Stockmann R., Ythier E. *Scorpions of the World*. Verrières-le-Buisson, N.A.P., 2010. 565 p.

Suter R. B., Stratton G. E. Spitting performance parameters and their biomechanical implications in the spitting spider, *Scytodes thoracica*. *Journal of Insect Science*, 2009, vol. 9, iss. 1, pp. 62–77. <https://doi.org/10.1673/031.009.6201>

Tan C. H., Wong K. Y., Huang L.-K., Tan K. Y., Tan N. H., Wu W.-G. Snake venomomics and antivenomics of Cape cobra (*Naja nivea*) from South Africa: Insights into venom toxicity and cross-neutralization activity. *Toxins*, 2022, vol. 14, iss. 12, article no. 860. <https://doi.org/10.3390/toxins14120860>

Tan C. H., Wong K. Y., Tan N. H., Hg T. S., Tan K. Y. Distinctive distribution of secretory phospholipases A<sub>2</sub> in the venoms of Afro-Asian cobras (Subgenus: *Naja*, *Afronaja*, *Boulengerina* and *Uraeus*). *Toxins*, 2019, vol. 11, iss. 2, article no. 116. <https://doi.org/10.3390/toxins11020116>

Torres A. M., Wong H. Y., Desai M., Moochhala S., Kuchel P. W., Kini R. M. Identification of a novel family of proteins in snake venoms. Purification and structural characterization of n-waprin from *Naja nigricollis* snake venom. *Journal of Biological Chemistry*, 2003, vol. 278, iss. 41, pp. 40097–40104. <https://doi.org/10.1074/jbc.M305322200>

Vasilyeva N. A., Loktyushov E. V., Bychkov M. L., Shenkarev Z. O., Lyukmanova E. N. Three-finger proteins from the Ly6/uPAR Family: Functional diversity within one structural motif. *Biochemistry*, 2017, vol. 82, iss. 13, pp. 1702–1715. <https://doi.org/10.1134/S0006297917130090>

Wallach V., Wüster W., Broadley D. G. In praise of subgenera: Taxonomic status of cobras of the genus *Naja laurenti* (Serpentes: Elapidae). *Zootaxa*, 2009, vol. 2236, pp. 26–36.

Wallach V., Williams K. L., Boundy J. *Snakes of the World. A Catalogue of Living and Extinct Species*. Boca Raton, CRC Press, 2014. 1227 p.

Wüster W., Chirio L., Trape J.-F., Ineich I., Jackson K., Greenbaum E., Barron C., Kusamba C., Nagy Z. T., Storey R., Hall C., Wüster C. E., Barlow A., Broadley D. G. Integration of nuclear and mitochondrial gene sequences and morphology reveals unexpected diversity in the forest cobra (*Naja melanoleuca*) species complex in Central and West Africa (Serpentes: Elapidae). *Zootaxa*, 2018, vol. 4455, pp. 68–98. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4455.1.3>

Wüster W., Crookes S., Ineich I., Mané Y., Pook C. E., Trape J.-F., Broadley D. G. The phylogeny of cobras inferred from mitochondrial DNA sequences: Evolution of venom spitting and the phylogeography of the African spitting cobras (Serpentes: Elapidae: *Naja nigricollis* complex). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2007, vol. 45, iss. 2, pp. 437–453. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.07.021>

Wüster W. Taxonomic changes and toxinology: Systematic revisions of the Asiatic cobras (*Naja naja* species complex). *Toxicon*, 1996, vol. 34, iss. 4, pp. 399–406. [https://doi.org/10.1016/0041-0101\(95\)00139-5](https://doi.org/10.1016/0041-0101(95)00139-5)

Young B. A., Dunlap K., Koenig K., Singer M. The buccal buckle: The functional morphology of venom spitting in cobras. *Journal of Experimental Biology*, 2004, vol. 207, no. 20, pp. 3483–3494. <https://doi.org/10.1242/jeb.01170>

Young B. A., Lee C. E., Daley K. M. Do snakes meter venom? *BioScience*, 2002, vol. 52, iss. 12, pp. 1121–1126. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[1121:DSMV\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[1121:DSMV]2.0.CO;2)

**Genus *Naja* (Elapidae, Serpentes) (True cobras):  
Current systematics, toxinological characteristics, and ecological groups**

**D. B. Gelashvili , E. B. Romanova**

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

Received: December 27, 2024 / revised: January 24, 2025 / accepted: January 28, 2025 / published: October 15, 2025

**Abstract.** This review of world literature presents the topical taxonomy, zoogeography and toxinology of the most dangerous and poisonous snakes of the genus *Naja* (True cobras), including questions of origin, distribution and mechanism of toxic effect in the ecological group of “spitting cobras”. Cobras are among the most famous snakes in the world, but cobra taxonomy remained surprisingly poorly understood until the late 20th century. The application of molecular-phylogenetic re-search methods has led to the “Afro–Asian race for diversity”, i.e. an increase in the number of recognized African and Asian cobra species, which required the truly “revolutionary” introduction of the subgenera rank for herpetology, while maintaining the nomenclatural stability of the group of iconic species. The cobra taxonomy issues have not only an important theoretical aspect, but also purely applied (medical and zootoxinological) ones. Incomplete (or questionable) understanding of the taxonomic position of some species may lead to dramatic errors in the treatment of snakebite poisonings, and most often – to the incorrect use of monovalent anti-snake serums, since often closely and similar snake species may have poisons differing in composition, and therefore in the mechanism of action. Cobras belong to the group of primarily poisonous armed actively poisonous animals, with plastic adaptation to the environment. The current state of re-search of the unique set of polypeptide toxins in cobra venom, which serve as chemical factors (allomones) of interspecies (allelochemical) interactions, is of great theoretical and practical significance. Similar examples could be found among animals of many systematic groups, but cobras have a surprisingly balanced variety of hunting and defense methods using their poisonous apparatus – parental poison administration during a bite and “spitting” during remote contact.

**Keywords:** *Naja* (True cobras), “spitting” cobras, allomones, polypeptide toxins

*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:** Gelashvili D. B., Romanova E. B. Genus *Naja* (Elapidae, Serpentes) (True cobras): Current systematics, toxinological characteristics, and ecological groups. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 3, pp. 268–285 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-268-285>

---

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

*ORCID and e-mail addresses:* David B. Gelashvili: <https://orcid.org/0009-0008-3664-8112>, [gelashvili.david@gmail.com](mailto:gelashvili.david@gmail.com); Elena B. Romanova: <https://orcid.org/0000-0002-1925-7864>, [romanova@ibbm.unn.ru](mailto:romanova@ibbm.unn.ru).

Оригинальная статья

УДК 597.833(470.44)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-286-299>

## ТРАНСФОРМАЦИЯ ФЕНОЛОГИЧЕСКОЙ НОРМЫ ДАТЫ НАЧАЛА НЕРЕСТОВЫХ МИГРАЦИЙ *BOMBINA BOMBINA* И *PELOPHYLLAX RIDIBUNDUS* (AMPHIBIA, ANURA) В СРЕДНЕМ ТЕЧЕНИИ р. МЕДВЕДИЦА

М. В. Ермохин <sup>1✉</sup>, В. В. Табачишин <sup>1</sup>, В. Г. Табачишин <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Саратовский национальный исследовательский государственный  
университет имени Н. Г. Чернышевского

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

<sup>2</sup> Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

Россия, 410028, г. Саратов, ул. Рабочая, д. 24

Поступила в редакцию 08.06.2025 г., после доработки 14.07.2025 г., принята 15.07.2025 г., опубликована 15.10.2025 г.

**Аннотация.** В 2023 – 2025 гг. проведен анализ дат окончания зимовки и начала нерестовых миграций жерлянки красnobрюхой и лягушки озерной на территории долины среднего течения р. Медведицы (бассейн Дона, Саратовская область). Установлено поступательное развитие весенних процессов в популяциях этих видов в 2024 г. и протекание их по типу ложной весны в 2023 и 2025 гг. Актуальные фенологические результаты были сопоставлены с ретроспективным временным рядом данных с 1892 по 2020 г. методом реконструкции динамики среднедекадной температуры среды в зимовальных биотопах. Показана относительная стабильность фенологической нормы даты начал нерестовых миграций двух видов амфибий в период до начала эпохи глобального потепления (с 1892 по 1960 г.), смещение этой даты на более ранние сроки в период с 1961 по 2020 гг. (на 5 сут.). В конце первой четверти XXI в. произошло резкое ускорение этого процесса (смещение на 10 сут. относительно актуальной фенологической нормы (среднее за 1991 – 2020 гг.)).

**Ключевые слова:** фенология, нерестовые миграции, бесхвостые амфибии, жерлянка красnobрюхая, лягушка озерная

*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 цитирования.** Ермохин М. В., Табачишин В. В., Табачишин В. Г. Трансформация фенологической нормы даты начала нерестовых миграций *Bombina bombina* и *Pelophyllax ridibundus* (Amphibia, Anura) в среднем течении р. Медведица // Поволжский экологический журнал. 2025. № 3. С. 286 – 299. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-286-299>

✉ Для корреспонденции. Кафедра морфологии и экологии животных биологического факультета 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](mailto:yermokhinmv@yandex.ru); Табачишин Василий Васильевич: [vasya2000.t@yandex.ru](mailto:vasya2000.t@yandex.ru); Табачишин Василий Григорьевич: <https://orcid.org/0000-0002-9001-1488>, [tabachishinvg@sevin.ru](mailto:tabachishinvg@sevin.ru).

## ВВЕДЕНИЕ

Глобальное потепление климата определяет формирование существенной трансформации структуры годового цикла многих таксономических групп животных. Для умеренных широт наиболее заметны временные изменения весенних фенологических фаз в жизненном цикле амфибий (Terhivuo, 1988; Tryjanowski et al., 2003; Cohen et al., 2018; Prather et al., 2023). В настоящее время смещение календарных дат начала нерестовых миграций на более ранние сроки на фоне потепления климата не подвергается сомнению (Beebe, 1995; Gibbs, Breisch, 2001; Blaustein et al., 2002; Corn, 2005; Todd et al., 2011; Green, 2017; Arietta et al., 2020; Ivanov et al., 2023; Lenzi et al., 2023). Однако чувствительность различных видов к подобным изменениям может заметно отличаться. Предполагается, что более крупным фенологическим сдвигам могут быть подвержены виды бесхвостых амфибий с более ранними сроками размножения (Walpole et al., 2012).

Количественные параметры и направление фенологических сдвигов могут существенно отличаться в разных частях ареала видов из-за региональной специфичности погодно-климатических условий (Zellweger et al., 2019; Cayuela et al., 2020; Forti et al., 2022). Особенно важным сигнальным фактором, который определяет временной паттерн весенней фенологии в популяциях бесхвостых амфибий, считается динамика температуры среды в зимовальных биотопах конкретных видов (Scott et al., 2008; Ficetola, Maiorano, 2016).

На территории долины среднего течения р. Медведица наиболее распространёнными и многочисленными видами бесхвостых амфибий считаются чесночница Палласа – *Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771), жерлянка краснобрюхая – *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761) и лягушка озерная – *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Polukonova et al., 2013; Yermokhin et al., 2017a, 2018; Kaybeleva et al., 2019; Ruchin et al., 2020). Перечисленные виды отличаются по значениям биологического ноля, а, следовательно, и по датам окончания зимовки и начала нерестовых миграций.

Цель работы – выявить динамику изменения фенологической нормы даты окончания зимовки и начала нерестовых миграций двух видов бесхвостых амфибий (жерлянка краснобрюхая и лягушка озерная) за период метеорологических наблюдений (1892 – 2025 гг.) в регионе и сопоставить эти показатели с современными данными (2023 – 2025 гг.).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами данного исследования стали два вида бесхвостых амфибий (жерлянка краснобрюхая – *Bombina bombina* и лягушка озерная – *Pelophylax ridibundus*), населяющие долину р. Медведица в её среднем течении на территории Лысогорского района Саратовской области в окрестностях сел Урицкое, Атаевка и Чадаевка.

В качестве модельных водоёмов для проведения исследования выбраны три пойменных озера, расположенных в различных зонах долины р. Медведица: Садок (51°21'31" с.ш., 44°48'11" в.д.) – озеро центральной поймы, расположенное в 200 м от коренного русла реки; Коблово (51°18' с.ш., 44°49' в.д.) – притеррасное озеро в 0.6 км от русла и Черепашьё (51°21'52" с.ш., 44°49'05" в.д.) – в 1.5 км от русла ре-

ки. Выбор данных нерестовых водоемов обусловлен их относительно стабильным гидрологическим режимом, по крайней мере, в период нерестовых миграций, что необходимо для проведения фенологических исследований бесхвостых амфибий.

Временные закономерности нерестовых миграций бесхвостых амфибий начинали исследовать со второй половины марта в 2023 – 2025 гг., а завершали в середине мая. Учеты этих животных проводили методом отлова линейными заборчиками с ловчими цилиндрами (Corn, 1990, 2003; Yermokhin, Tabachishin, 2011). По периметру каждого из трех модельных пойменных озер устанавливали 10 линейных заборчиков с ловчими цилиндрами. Применяли метод частичного огораживания нерестовых водоемов, параметры точности которого были оценены ранее (Yermokhin, Tabachishin, 2011). На основании учета особей каждого вида определяли календарную дату наступления трёх фаз фенологического явления нерестовых миграций. Началом нерестовой миграции считали приход первых особей вида в нерестовый водоем. Однако следует отметить, что наиболее корректно такое определение данной фазы только для видов бесхвостых амфибий, зимовка которых происходит на суше (жерлянка красnobрюхая). В отношении лягушки озерной, зимовка которой происходит только в текучей воде, т.е. в р. Медведица, такое определение справедливо только для оз. Садок, расположенного на расстоянии менее одних суток перехода от зимовального до нерестового биотопа. Прибытие на более удаленные озера неизбежно отстоит от окончания зимовки на более длительный период.

Кульминацией нерестовых миграций считали календарную дату пикового прихода амфибий определенного вида на нерестилища. За окончание нерестовых миграций принимали календарную дату прибытия последних особей на нерестилище. Последний показатель определяли, продолжая обследование ловчих цилиндров в течение 10 сут. после прибытия последних особей, поскольку в этот период, как правило, количество особей единичное и в отдельные дни прихода на нерест не было.

Учеты мигрирующих на нерест бесхвостых амфибий сопровождали измерениями температуры среды в зимовальных биотопах (вода, почва) и на нерестилищах. Температуру воздуха регистрировали с помощью логгеров DT-172 (CEM Instruments India Pvt. Ltd., Kolkata, Индия) с точностью до 0.1°C. При установке логгеров соблюдали следующие требования: 1) прибор устанавливали на стволе дерева на стороне в северо-восточной экспозиции; 2) установку производили на уровне почвы; 3) расстояние станции установки располагали не далее 50 – 80 м от модельного нерестового водоема. Логгер настраивали на запись температуры воздуха круглосуточно в форме 8 срочных наблюдений с интервалом 3 ч в течение всего периода исследований в соответствии с рекомендациями Всемирной Метеорологической Организации (WMO).

Температуру воды в нерестовых водоемах и в почвенных профилях измеряли, применяя термохроны iButton DS1921-F5 (Maxim Integrated Products, Inc., San Jose, CA, США). В каждом водоеме на мелководье (на глубине 0.5 м) и в почвенных профилях в зимовальных биотопах амфибий (в горизонтах 0.5, 1.0 и 1.5 м) устанавливали по три термохрона. Приборы настраивали программатором на круглосуточные измерения в течение всего периода наблюдений с временным интервалом 3 ч. После настройки термохроны покрывали слоем жидкой резины во избе-

жание порчи прибора под воздействием воды. Термохроны устанавливали на нерестилищах на глубине 0.5 м в пластиковом боксе, обеспечивавшем ненарушенную циркуляцию воды за счет крупных отверстий, занимавших большую часть площади их боковых поверхностей. Измерения температуры воды проводили синхронно с температурой воздуха.

Сопрягая анализ хода температуры с результатами учетов двух видов амфибий, определяли календарные дни начала, кульминации и окончания нерестовых миграций, а также соответствующую этим датам среднесуточную температуру среды. Различали абсолютную и фактическую продолжительность периода нерестовых миграций. Абсолютную продолжительность рассчитывали как промежуток времени между календарными датами начала и окончания нерестовых миграций, относительную – как то же самое, но без учета дней возвратных холодов, когда нерестовые миграции амфибий прерывались из-за температуры среды в зимовальных биотопах ниже порогового значения биологического ноля.

Фенологическая норма (средняя за 30 лет) рассчитана по датам перехода среднедекадной температуры через специфичное для каждого вида пороговое значение (*B. bombina* – 7.9°C, *P. ridibundus* – 8.0°C) по данным архивов погоды по метеостанции Октябрьский Городок для периода с 1991 – 2020 г. (WMO ID 34163; специализированные массивы для климатических исследований ВНИИГМИМЦД, <http://aisori-m.meteo.ru/waisori/>; оперативные данные по текущему году получали из архивов погоды той же метеостанции на сайте: <https://tp5.ru>).

Статистической обработке подвергали количественные данные по каждому из исследуемых параметров (дата регистрации факта наступления определенной фенологической фазы нерестовых миграций, продолжительность периода миграций в сутках, температура воды и воздуха). Применяли метод описательной статистики. В зависимости от особенностей выборочного распределения использовали среднюю арифметическую или медиану, стандартное отклонение (*SD*) или межквартильный размах, а также размах варьирования (*min – max*).

Гипотезу о нормальности распределения в выборках проверяли с помощью критерия Шапиро – Уилка, а о равенстве дисперсий – *F*-критерия Фишера. Для проверки различий между средними датами наступления различных фенологических фаз явления применяли непараметрический критерий Краскелла – Уолиса (при множественных сравнениях популяций). При наличии статистически значимых различий проводили последующие парные сравнения в форме *post-hoc* теста по критерию Манна – Уитни.

Для обнаружения количественных различий по температурным параметрам при условии принятия гипотезы о нормальности распределения и отсутствии гомогенности дисперсий (тест Левена,  $P < 0.05$ ) применяли дисперсионный анализ по *F*-критерию Фишера в модификации Уэлча для протокола множественного сравнения популяций. Последующие парные *post-hoc* тесты при наличии статистически значимых различий по множественным сравнениям проводили по критерию Тьюки (при значимом результате по тесту Левена,  $P < 0.05$ ) или по критерию Даннета (при незначимом результате по тесту Левена,  $P > 0.05$ ). Вариабельность фенологических параметров в различных выборках сравнивали по тесту Флинера –

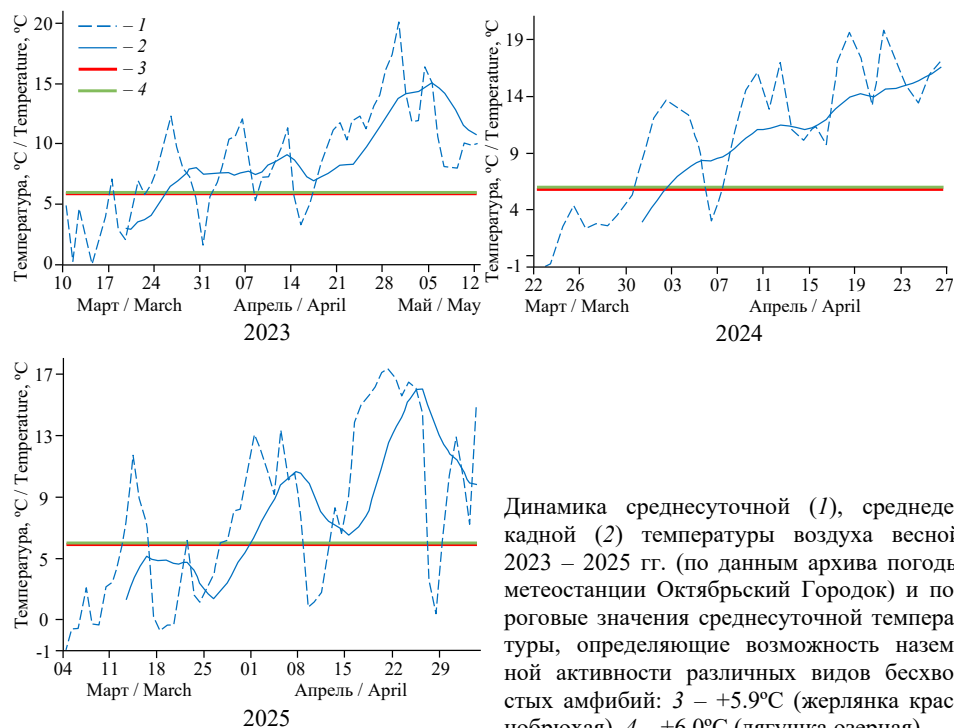


Киллина (FK), а уровень вариабельности по коэффициенту вариации. Различия по критериям признавали статистически значимыми при  $P < 0.05$ .

Статистическую обработку материала проводили в пакетах программ PAST 4.09 (Hammer et al., 2001) и Statistica 6.0 (StatSoft Inc., ОК, США).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

По результатам анализа фактической погоды в марте – мае 2023 – 2025 гг. (рисунок) установлено, что поступательный рост среднедекадной температуры воздуха наблюдался только в 2024 г., что обеспечило протекание окончания зимовки и нерестовых миграций бесхвостых амфибий по непрерывному типу. Напротив, в 2023 и 2025 гг. весенние процессы определялись наличием раннего потепления, но с последующими периодами возвратных холодов. Такой ход весенних процессов оказался способен определить протекание нерестовых миграций амфибий по типу ложной весны.



**Figure.** Dynamics of the average daily (1) and average ten-day (2) air temperatures in the spring of 2023–2025 (according to data from the Oktyabrsky Gorodok weather station archive) and threshold values of average daily temperatures determining the possibility of terrestrial activity of various species of anuran amphibians: 3 – +5.9°C (*Bombina bombina*), 4 – +6.0°C (*Pelophylax ridibundus*)

## ТРАНСФОРМАЦИЯ ФЕНОЛОГИЧЕСКОЙ НОРМЫ ДАТЫ

Завершение зимовки жерлянки краснобрюхой в модельных популяциях, нерестищихся на пойменных озерах в долине р. Медведица в 2023 – 2025 гг., происходило обычно в последние дни марта или в течение первой недели апреля (табл. 1). Во всех случаях явление начиналось при переходе среднедекадной температуры воздуха через пороговое значение, равное  $+7.9^{\circ}\text{C}$  (биологический ноль, характерный для этого вида), что соответствует ранее установленному значению (Yermokhin, Tabachishin, 2024). Из трех популяций наиболее раннее начало нерестовых миграций было зарегистрировано 28 марта 2023 г. в популяции оз. Черепашье, тогда как самое позднее – 7 апреля 2024 г. в популяции оз. Коблово (см. табл. 1).

**Таблица 1.** Фенология и продолжительность периода нерестовых миграций *Bombina bombina* в долине р. Медведица в 2023 – 2025 гг.

**Table 1.** Phenology and duration of the spawning migration period of *Bombina bombina* in the Medveditsa River valley in 2023–2025

| Популяция / Population           | Фенологические фазы явления / Phenological phases of the phenomenon | Параметры / Parameters      |                                          |                      |
|----------------------------------|---------------------------------------------------------------------|-----------------------------|------------------------------------------|----------------------|
|                                  |                                                                     | Даты / Dates                | Продолжительность, сут. / Duration, days |                      |
|                                  |                                                                     |                             | Абсолютная / Absolute                    | Фактическая / Actual |
| Оз. Садок / Lake Sadok           | Начало / Start                                                      | <u>02.04</u><br>29.03–05.04 | <u>30</u><br>19–42                       | <u>22</u><br>17–26   |
|                                  | Кульминация / Culmination                                           | <u>19.04</u><br>11.04–25.04 |                                          |                      |
|                                  | Окончание / End                                                     | <u>02.05</u><br>24.04–10.05 |                                          |                      |
| Оз. Черепашье / Lake Cherepash'e | Начало / Start                                                      | <u>01.04</u><br>28.03–03.04 | <u>29</u><br>20–40                       | <u>20</u><br>14–25   |
|                                  | Кульминация / Culmination                                           | <u>17.04</u><br>09.04–22.04 |                                          |                      |
|                                  | Окончание / End                                                     | <u>29.04</u><br>26.04–14.05 |                                          |                      |
| Оз. Коблово / Lake Koblovo       | Начало / Start                                                      | <u>05.04</u><br>02.04–07.04 | <u>24</u><br>20–27                       | <u>15</u><br>9–20    |
|                                  | Кульминация / Culmination                                           | <u>22.04</u><br>15.04–28.04 |                                          |                      |
|                                  | Окончание / End                                                     | <u>29.04</u><br>22.04–04.05 |                                          |                      |

Дата прихода на нерестилища в конкретной локальной популяции соответствует дате выхода из состояния зимнего оцепенения. Хотя, в отличие от чесночницы Палласа, для жерлянки краснобрюхой скорость продвижения в наземных местообитаниях нами не была установлена, есть основания считать такое утверждение истинным, поскольку дистанция расселения последнего вида в 1.5 раза меньше, чем у чесночниц (не более 400 м).

Кульминация нерестовых миграций жерлянки краснобрюхой выражена слабее и отстоит от начала нерестовых миграций обычно на 2 – 2.5 недели от их начала. Однако следует обратить внимание на то обстоятельство, что в течение двух лет (в 2023 и 2025 гг.) весенние процессы протекали по типу ложной весны, поэтому имеет смысл в будущем осуществлять пересчет этого показателя по протоколу, позволяющему различать абсолютные и фактические значения.

Наиболее раннее окончание нерестовых миграций жерлянки краснобрюхой (приход последних особей на нерестилища) зарегистрировано также для популяций озер Черепашье и Коблово, а наиболее позднее – для оз. Садок. Количественное значение этого показателя может зависеть от двух экологических факторов: общая численность участвующей в размножении части популяции вида, а также, в меньшей степени, однородность зимовальных биотопов. Сущность второго фактора определяется тем, что в окрестностях притеррасного оз. Коблово наблюдается относительно более сложный рельеф местности с большим количеством склонов южной и юго-восточной экспозиции. Напротив, рельеф в радиусе 400 м от оз. Садок в центральной пойме в большей степени сглаженный, для него характерна большая доля открытых биотопов, а численность популяции жерлянок значительно выше.

Продолжительность нерестовых миграций жерлянки краснобрюхой варьирует в диапазоне 19 – 42 сут. Средние значения сопоставимы в популяциях озер центральной поймы (Садок и Черепашье: 29 – 30 сут.) и несколько ниже на оз. Коблово – в среднем 24. Показанные закономерности в целом справедливы как для параметров абсолютной, так и для фактической продолжительности. Из-за сильного влияния феномена ложной весны последнее значение в 1.5 раза ниже и варьирует в диапазоне 9 – 26 сут. (в среднем 15 – 22 сут. (см. табл. 1).

При выполнении сравнительного анализа медианных показателей, полученных нами в 2023 – 2025 г., с актуальной фенологической нормой даты начала нерестовых миграций (медиана за 30 лет – 1991 – 2020 гг.) очевидно, что процессы окончания зимовки жерлянки краснобрюхой в последние годы претерпели очень существенную трансформацию. Она проявилась в огромном по величине сдвиге на более ранние сроки, который составил в среднем 20 сут. (табл. 2). Для сравнения за весь предыдущий период метеорологических наблюдений (1892 – 2020 гг.) изменение фенологической нормы составило всего 5 сут. Не исключено, что основная причина такого сдвига обусловлена не только ранним наступлением теплой погоды, но и феноменом ложной весны, имевшим в течение трех модельных лет непропорционально большой вес по сравнению с предыдущими веками.

В популяциях жерлянки краснобрюхой трансформация фенологической нормы изменялась относительно медленными темпами с конца XIX в. до середины XX в. Сдвиг даты окончания зимовки на более ранние сроки составлял символическую величину – 1 сут. Причем в течение большей части этого периода очевидна относительная стабильность этого показателя. Однако затем, с началом эпохи глобального потепления, скорость изменения показателя выросла в три раза, поэтому можно утверждать, что 80% изменений с 1892 до 2020 г. произошли в период с 1961 г. до конца 2010-х гг., что и сформировало актуальное значение фенологической нормы – 23 апреля (см. табл. 2).

Результаты оценки различий в уровне вариабельности даты окончания зимовки и начала нерестовых миграций демонстрируют небольшой сдвиг этого показателя для жерлянки краснобрюхой. Коэффициент вариации ( $CV$ ) увеличился почти в 1.5 раза (с 4.38 до 7.54%), но эти изменения не имеют статистической значимости (тест Флинера – Киллина,  $FK: P = 0.22$ ; см. табл. 2).

## ТРАНСФОРМАЦИЯ ФЕНОЛОГИЧЕСКОЙ НОРМЫ ДАТЫ

**Таблица 2.** Динамика фенологической нормы даты начала нерестовых миграций *Bombina bombina* и сопоставление средней даты начала нерестовых миграций в популяции оз. Садок (медиана за 2023 – 2025 гг.) с актуальной фенологической нормой (медиана за 30 лет (1991 – 2020 гг.), предшествовавших периоду исследований) (критерий Манна – Уитни, *U*)

**Table 2.** Dynamics of the phenological norm for the start date of spawning migrations of *Bombina bombina* and comparison of the average start date of spawning migrations in the Sadok Lake population (median for 2023–2025) with the current phenological norm (median for 30 years (1991–2020) preceding the study period) (Mann–Whitney *U* test)

| Показатель / Indicator                                                                                                                                                                                                                |               | Даты / Dates |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------|--------------|
| Фенологические нормы в различные периоды метеонаблюдений с конца XIX до начала XXI в. / Phenological norms during various periods of meteorological observations from the late 19 <sup>th</sup> to the early 21 <sup>st</sup> century | 1892–1921 гг. | 28.04 (118)  |
|                                                                                                                                                                                                                                       | 1901–1930 гг. | 27.04 (117)  |
|                                                                                                                                                                                                                                       | 1931–1960 гг. | 27.04 (117)  |
|                                                                                                                                                                                                                                       | 1961–1990 гг. | 24.04 (114)  |
|                                                                                                                                                                                                                                       | 1991–2020 гг. | 23.04 (113)  |
| Медиана за 2023 – 2025 гг. / Median for 2023–2025                                                                                                                                                                                     |               | 03.04 (93)   |
| <i>U</i> ( <i>P</i> )                                                                                                                                                                                                                 |               | 2.79 (0.005) |
| Тест Флинера – Киллина <i>FK</i> ( <i>P</i> ) / Fligner–Killeen <i>FK</i> ( <i>P</i> ) test                                                                                                                                           |               | -0.78 (0.22) |

*Примечание.* Календарная дата начала нерестовых миграций и их медианные значения конвертированы в порядковый номер дня в году (в скобках).

*Note.* The calendar date of the start of spawning migrations and their median values are converted into the ordinal number of the day in the year (in brackets).

Наиболее ранние даты прибытия лягушки озерной, с учетом вышеперечисленных факторов, наблюдались в локальной популяции оз. Садок. В среднем в 2023 – 2025 гг. эта фаза фенологического явления наступала 2 апреля, тогда как на оз. Черепашье она была на 16 сут. позже, а на оз. Коблово – на 18 сут. позже (табл. 3). Причем последние два водоема не были самыми удаленными в долине р. Медведица. В окрестностях с. Урицкое существуют нерестовые озера лягушки озерной, расположенные на расстоянии до 3.5 – 4 км от ближайшего водотока, русло которого пригодно для зимовки этого вида бесхвостых амфибий.

**Таблица 3.** Фенология и продолжительность периода нерестовых миграций *Pelophylax ridibundus* в долине р. Медведица в 2023 – 2025 гг.

**Table 3.** Phenology and duration of the spawning migration period of *Pelophylax ridibundus* in the Medveditsa River valley in 2023–2025

| Популяция / Population | Фенологические фазы явления / Phenological phases of the phenomenon | Параметры / Parameters |                                          |                      |
|------------------------|---------------------------------------------------------------------|------------------------|------------------------------------------|----------------------|
|                        |                                                                     | Даты                   | Продолжительность, сут. / Duration, days |                      |
|                        |                                                                     |                        | Абсолютная / Absolute                    | Фактическая / Actual |
| 1                      | 2                                                                   | 3                      | 4                                        | 5                    |
| Оз. Садок / Lake Sadok | Начало / Start                                                      | 02.04<br>31.03–05.04   | 25<br>15–31                              | 16<br>14–18          |
|                        | Кульминация / Culmination                                           | 04.04<br>01.04–06.04   |                                          |                      |
|                        | Окончание / End                                                     | 26.04                  |                                          |                      |
|                        |                                                                     | 19.04–01.05            |                                          |                      |

Окончание табл. 3  
Table 3. Continuation

| 1                                   | 2                            | 3                           | 4                 | 5                 |
|-------------------------------------|------------------------------|-----------------------------|-------------------|-------------------|
| Оз. Черепашье /<br>Lake Cherepash'e | Начало / Start               | <u>18.04</u><br>11.04–26.04 | <u>13</u><br>9–15 | <u>12</u><br>9–15 |
|                                     | Кульминация /<br>Culmination | <u>20.04</u><br>14.04–29.04 |                   |                   |
|                                     | Окончание / End              | <u>02.05</u><br>26.04–07.05 |                   |                   |
| Оз. Коблово /<br>Lake Koblovo       | Начало / Start               | <u>20.04</u><br>13.04–30.04 | <u>9</u><br>5–11  | <u>6</u><br>5–8   |
|                                     | Кульминация /<br>Culmination | <u>22.04</u><br>15.04–26.04 |                   |                   |
|                                     | Окончание / End              | <u>01.05</u><br>22.04–07.05 |                   |                   |

В отличие от жерлянки краснобрюхой для лягушки озерной характерно небольшое временное удаление кульминации нерестовых миграций от их начала (в среднем – 2 сут.) (см. табл. 3). Это может быть связано с высокой синхронностью движения фронта их миграций от русловых биотопов в нерестовые водоемы в долине реки. Причем еще одной особенностью фенологии следует признать минимальную продолжительность периода нерестовых миграций: по фактической величине, т. е. без учета периода возвратных холодов, она составляла в различных популяциях от 6 до 16 сут. (см. табл. 3). Тенденции внутривекового изменения фенологической нормы даты начала нерестовых миграций лягушки в целом идентичны таковым для жерлянки краснобрюхой (см. табл. 2, 4).

**Таблица 4.** Динамика фенологической нормы даты начала нерестовых миграций *Pelophylax ridibundus* и сопоставление средней даты начала нерестовых миграций в популяции оз. Садок (медиана за 2023 – 2025 гг.) с актуальной фенологической нормой (медиана за 30 лет (1991 – 2020 гг.), предшествовавших периоду исследований) (критерий Манна – Уитни, *U*)

**Table 4.** Dynamics of the phenological norm for the start date of spawning migrations of *Pelophylax ridibundus* and comparison of the average start date of spawning migrations in the Sadok Lake population (median for 2023–2025) with the current phenological norm (median for 30 years (1991–2020) preceding the study period) (Mann–Whitney *U* test)

| Показатель / Indicator                                                                                                                                                                                        | Даты / Dates  |             |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------|-------------|
| Фенологические нормы в различные периоды метеонаблюдений с конца XIX до начала XXI в. / Phenological norms during various periods of meteorological observations from the late 19th to the early 21st century | 1892–1921 гг. | 28.04 (118) |
|                                                                                                                                                                                                               | 1901–1930 гг. | 27.04 (117) |
|                                                                                                                                                                                                               | 1931–1960 гг. | 27.04 (117) |
|                                                                                                                                                                                                               | 1961–1990 гг. | 24.04 (114) |
|                                                                                                                                                                                                               | 1991–2020 гг. | 23.04 (113) |
| Медиана за 2023 – 2025 гг. / Median for 2023–2025                                                                                                                                                             | 03.04 (93)    |             |
| <i>U</i> ( <i>P</i> )                                                                                                                                                                                         | 2.79 (0.005)  |             |
| Тест Флинера – Киллина <i>FK</i> ( <i>P</i> ) / Fligner–Killeen <i>FK</i> ( <i>P</i> ) test                                                                                                                   | -0.78 (0.22)  |             |

*Примечание.* Календарная дата начала нерестовых миграций и их медианные значения конвертированы в порядковый номер дня в году (в скобках).

*Note.* The calendar date of the start of spawning migrations and their median values are converted into the ordinal number of the day in the year (in brackets).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Формирование представлений о дате окончания зимовки лягушки озерной, в отличие от других видов бесхвостых амфибий, нуждается в реализации методического подхода, учитывающего специфику взаимного пространственного расположения зимовального биотопа и нерестовых водоемов в долине реки. Зеленые лягушки (род *Pelophylax*), за редким исключением, используют в качестве зимовального биотопа текущие воды. Выбор биотопа для зимовки лягушками этого рода связан с более благоприятным кислородным режимом водотоков в течение подледного периода их гидрологического цикла. Поэтому дата прибытия на нерестилища, расположенные в стоячих и хорошо прогреваемых пойменных озерах, определяется степенью удаленностью конкретных озер от коренного русла р. Медведица.

В связи с действием фактора дальности нерестовых миграций дата прибытия первых особей лягушки озерной совпадает с датой окончания зимовки только применительно к водоемам, расположенным на расстоянии одного суточного перехода от русла реки. Среди трех озер, использованных нами в качестве модельных, такому критерию соответствует только оз. Садок в 200 м от русла. Остальные нерестовые озера находятся гораздо дальше: оз. Коблово в 500 – 900 м, а оз. Черепашье – в 1.4 – 1.5 км от различных излучин реки.

Кроме того, на сроки прибытия может оказывать влияние геоморфологическая структура русла реки. При анализе этого комплекса факторов необходимо учитывать температуру воды в водотоке на конкретном участке, наличие полей выхода грунтовых вод, имеющих, как правило, постоянную температуру в течение годового гидрологического цикла и, очевидно, более низкую по сравнению с водными массами основного русла. Показанные выше расстояния от русла реки до нерестового водоема были рассчитаны как кратчайшие, т.е. по прямой. Однако такой способ определения также может не соответствовать реальному месту выхода перезимовавших особей лягушки озерной из русловых биотопов. На вершинах излучин русла места выхода могут быть ограничены крутизной берега, поэтому реальная протяженность маршрута нерестовых миграций может быть существенно больше, что, очевидно, окажет влияние на дату прибытия в нерестовый водоем.

Погодные условия в период окончания зимовки и начала нерестовых миграций бесхвостых амфибий также оказывают существенное влияние на фенологию и особенности сезонного хода этих процессов. Основным сигнальным фактором, определяющим дату наступления репродукции в умеренных широтах, очевидно, следует считать температурный режим (Sparks et al., 2007; Carroll et al., 2009). Сезонный ход температуры среды в зимовальном биотопе и переход температуры через пороговое значение биологического нуля в сторону потепления – весьма надежный предиктор, который с высокой точностью определяет дату начала нерестовых миграций конкретного вида бесхвостых амфибий (Yermokhin, Tabachishin, 2023).

Не меньшее значение имеет также поступательность или прерывистость роста температуры среды. В последнем случае формируется временной ход нерестовых миграций бесхвостых амфибий по типу ложной весны (Yermokhin, Tabachishin,

2022a, b), который характеризуется аномально ранним окончанием зимовки (Yermokhin, Tabachishin, 2021).

В 2023 – 2025 гг. формировался ход развития весенних процессов по типу ложной весны в нерестовых миграциях обоих модельных видов бесхвостых амфибий. Вероятно, высокая частота этого явления в период исследований определила аномально высокое смещение даты окончания зимовки на более ранние сроки на 20 сут. (по сравнению с фенологической нормой 1991 – 2020 гг.; см. табл. 2, 4). Однако даже если принимать во внимание только даты начала истинного прибытия в нерестовые водоемы, наступающие после окончания периода возвратных холодов, подобное смещение было вдвое больше, чем таковое после начала эпохи глобального потепления: в среднем на 10 сут. (в 2023 – 2025 гг.) против 5 сут. (за 1892 – 2020 гг.) (см. табл. 2, 4). Таким образом, к концу первой четверти XXI в. наблюдается значительное ускорение относительно невысоких темпов трансформации фенологической нормы даты начала нерестовых миграций как фазы годового цикла жерлянки красnobрюхой и лягушки озерной на юго-востоке европейской части России.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- 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>
- Beebee T. Amphibian breeding and climate. *Nature*, 1995, vol. 374, pp. 219–220. <https://doi.org/10.1038/374219a0>
- Blaustein A. R., Root T. R., Kiesecker J. M., Belden L. K., Olson D. H., Green D. M. Amphibian phenology and climate change. *Conservation Biology*, 2002, vol. 16, iss. 6, pp. 1454–1455. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.t01-1-02109.x>
- Carroll E. A., Sparks T. H., Collinson N., Beebee T. J. C. Influence of temperature on the spatial distribution of first spawning dates of the common frog (*Rana temporaria*) in the UK. *Global Change Biology*, 2009, vol. 15, iss. 2, pp. 467–473. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01726.x>
- Cayuela H., Griffiths R. A., Zakaria N., Arntzen J. W., Priol P., Lena J.-P., Besnard A., Joly P. Drivers of amphibian population dynamics and asynchrony at local and regional scales. *Journal of Animal Ecology*, 2020, vol. 89, iss. 6, pp. 1350–1364. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13208>
- Cohen J. M., Lajeunesse M. J., Rohr J. R. A global synthesis of animal phenological responses to climate change. *Nature Climate Change*, 2018, vol. 8, iss. 3, pp. 224–228. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0067-3>
- Corn P. S. Straight-line drift fences and pitfall traps. In: *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibian*. Moscow, KMK Scientific Press, 2003, pp. 117–127 (in Russian).
- Corn P. S. Climate change and amphibians. *Animal Biodiversity and Conservation*, 2005, vol. 28, iss. 1, pp. 59–67. <https://doi.org/10.32800/abc.2005.28.0059>
- Corn P. S., Bury R. B. *Sampling Methods for Terrestrial Amphibians and Reptiles*. Portland, Pacific Northwest Research Station, 1990. 34 p.
- Ficetola G. F., Maiorano L. Contrasting effects of temperature and precipitation change on amphibian phenology, abundance and performance. *Oecologia*, 2016, vol. 181, iss. 3, pp. 683–693. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3610-9>

Forti L. R., Hepp F., de Souza J. M., Protazio A., Szabo J. K. Climate drives anuran breeding phenology in a continental perspective as revealed by citizen-collected data. *Diversity and Distributions*, 2022, vol. 28, iss. 10, pp. 2094–2109. <https://doi.org/10.1111/ddi.13610>

Gibbs J. P., Breisch A. R. Climate warming and calling phenology of frogs near Ithaca, New York, 1900–1999. *Conservation Biology*, 2001, vol. 15, iss. 4, pp. 1175–1178. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.0150041175.x>

Green D. M. Amphibian breeding phenology trends under climate change: Predicting the past to forecast the future. *Global Change Biology*, 2017, vol. 23, iss. 2, pp. 646–656. <https://doi.org/10.1111/gcb.13390>

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 2001, vol. 4, no. 1, article no. 4.

Ivanov G. A., Yermokhin M. V., Tabachishin V. V., Tabachishin V. G. Reproductive ecology of Anuran Amphibians: Effects of internal and external factors. *Current Studies in Herpetology*, 2023, vol. 23, iss. 1–2, pp. 3–26 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2023-23-1-2-3-26>

Kaybeleva E. I., Yermokhin M. V., Kondratiev E. N., Mosolova E. Yu., Tabachishin V. G., Shlyakhtin G. V. Amphibian scientific collection of the Zoological museum of Saratov State University as the basis for the regional cadastre. *Current Studies in Herpetology*, 2019, vol. 19, iss. 3–4, pp. 95–124 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2019-19-3-4-95-124>

Lenzi O., Grossenbacher K., Zumbach S., Lüscher B., Althaus S., Schmocker D., Recher H., Thoma M., Ozgul A., Schmidt B. R. Four decades of phenology in an alpine amphibian: Trends, stasis, and climatic drivers. *Peer Community Journal*, 2023, vol. 3, article no. e15. <https://doi.org/10.24072/pjjournal.240>

Polukonova A. V., Djomin A. G., Polukonova N. V., Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. A molecular-genetic study of Spadefoot toad *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) local populations from the Medveditsa river valley (Saratov region) by mtDNA – CytB gene. *Current Studies in Herpetology*, 2013, vol. 13, iss. 3–4, pp. 117–121 (in Russian).

Prather R. M., Dalton R. M., Barr B., Blumstein D. T., Boggs C. L., Brody A. K., Inouye D. W., Irvin R. E., Martin J. G. A., Smith R. J., Van Vuren D. H., Wells C. P., Whiteman H. H., Inouye B. D., Underwood N. Current and lagged climate affects phenology across diverse taxonomic groups. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2023, vol. 290, no. 1990, article no. 20222181. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.2181>

Ruchin A., Artaev O., Sharapova E., Ermakov O., Zamaletdinov R., Korzikov V., Bashinsky I., Pavlov A., Svinin A. O., Ivanov A., Tabachishin V., Klenina A., Ganshchuk S., Litvinov N., Chetanov N., Vlasov A., Vlasova O. Occurrence of the amphibians in the Volga, Don River basins and adjacent territories (Russia): Research in 1996–2020. *Biodiversity Data Journal*, 2020, vol. 8, article no. e61378. <https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e61378>

Scott W. A., Pithart D., Adamson J. K. Long-term United Kingdom trends in the breeding phenology of the common frog, *Rana temporaria*. *Journal of Herpetology*, 2008, vol. 42, iss. 1, pp. 89–96. <https://doi.org/10.1670/07-022.1>

Sparks T., Tryjanowski P., Cooke A., Crick H., Kuzniak S. Vertebrate phenology at similar latitudes: Temperature responses differ between Poland and the United Kingdom. *Climate Research*, 2007, vol. 34, iss. 2, pp. 93–98. <https://doi.org/10.3354/cr034093>

Terhivuo J. Phenology of spawning for the common frog (*Rana temporaria* L.) in Finland from 1846 to 1986. *Annales Zoologici Fennici*, 1988, vol. 25, no. 2, pp. 165–175.

Todd B. D., Scott D. E., Pechmann J. H. K., Gibbons J. W. Climate change correlates with rapid delays and advancements in reproductive timing in an amphibian community. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2011, vol. 278, iss. 1715, pp. 2191–2197. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1768>



Tryjanowski P., Rybacki M., Sparks T. Changes in the first spawning dates of common frogs and common toads in Western Poland in 1978–2002. *Annales Zoologici Fennici*, 2003, vol. 40, no. 6, pp. 459–464.

Walpole A. A., Bowman J., Tozer D. C., Badzinski D. S. Community-level response to climate change: Shifts in anuran calling phenology. *Herpetological Conservation and Biology*, 2012, vol. 7, iss. 2, pp. 249–257.

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*, 2011, vol. 11, iss. 3–4, pp. 121–131 (in Russian).

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. An abnormally early hibernation ending of the Red-bellied toad (*Bombina orientalis*) (Discoglossidae, Anura) in the populations of the Medveditsa river valley (Saratov region). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2021, no. 1, pp. 89–96 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-1-89-96>

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. Phenological changes in the wintering end date of *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Ranidae, Anura) in the Medveditsa river valley (Saratov region) under conditions of climate transformation. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022a, no. 4, pp. 474–482 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-474-482>

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. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2022-29-4-206-214>

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. Phenology of the spawning migration start dates of anuran amphibians (Anura, Amphibia) in the river valleys of Saratov Right Bank region. *Theoretical and Applied Ecology*, 2024, no. 1, pp. 191–198 (in Russian). <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2024-1-191-198>

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. Structural dynamics of the spawning anuran taxocenoses in floodplain lakes of the Medveditsa river valley (Saratov region). *Current Studies in Herpetology*, 2017a, vol. 17, iss. 3–4, pp. 147–156 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2017-17-3-4-147-156>

Yermokhin M. V., Ivanov G. A., Tabachishin V. G. Structure transformation of the anuran amphibian spawning communities in floodplain lakes of the Medveditsa river valley (Saratov Region) under conditions of long-term reduction of water content. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2018, no. 4, pp. 404–417. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2018-4-404-417>

Zellweger F., De Frenne P., Lenoir J., Rocchini D., Coomes D. Advances in microclimate ecology arising from remote sensing. *Trends in Ecology & Evolution*, 2019, vol. 34, iss. 4, pp. 327–341. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.12.012>

**Transformation of the phenological norm  
of the start date of spawning migrations  
of *Bombina bombina* and *Pelophylax ridibundus* (Amphibia, Anura)  
in the middle reach of the Medveditsa river**

**M. V. Yermokhin <sup>1✉</sup>, V. V. Tabachishin <sup>1</sup>, V. G. Tabachishin <sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Saratov State University*

*83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia*

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

*24 Rabochaya St., Saratov 410028, Russia*

Received: June 8, 2025 / revised: July 14, 2025 / accepted: July 15, 2025 / published: October 15, 2025

**Abstract.** An analysis was carried out of the dates of the hibernation end and the beginning of spawning migrations of the fire-bellied toad and marsh frog in the valley of the middle reach of the Medveditsa river (Don basin, Saratov region) in 2023–2025. The progressive development of spring processes in the populations of these species in 2024 and their occurrence according to the false spring type in 2023 and 2025 were established. The current phenological results were compared with the retrospective time data series from 1892 to 2020 using the method of reconstructing the dynamics of the mean ten-day temperature of the environment in hibernation biotopes. The relative stability of the phenological norm of the date of the beginning of spawning migrations of the two amphibian species in the period before the onset of global warming (from 1892 to 1960) and a shift of this date to earlier dates in the period from 1961 to 2020 (by 5 days) are shown. At the end of the first quarter of the 21<sup>st</sup> century, there was a sharp acceleration of this process (a shift of 10 days relative to the current phenological norm (mean for 1991–2020)).

**Keywords:** phenology, spawning migrations, anuran amphibians, fire-bellied toad, marsh frog

*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. V., Tabachishin V. G. Transformation of the phenological norm of the start date of spawning migrations of *Bombina bombina* and *Pelophylax ridibundus* (Amphibia, Anura) in the middle reach of the Medveditsa river. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 3, pp. 286–299 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-286-299>

---

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

*ORCID and e-mail addresses:* Mikhail V. Yermokhin: <https://orcid.org/0000-0001-6377-6816>, [yermokhinmv@yandex.ru](mailto:yermokhinmv@yandex.ru); Vasily V. Tabachishin: [vasya2000.t@yandex.ru](mailto:vasya2000.t@yandex.ru); Vasily G. Tabachishin: <https://orcid.org/0000-0002-9001-1488>, [tabachishinvg@sevin.ru](mailto:tabachishinvg@sevin.ru).

Оригинальная статья

УДК 581.55+519.24

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-300-317>

## ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *COLCHICUM* S. L. (COLCHICACEAE, LILIOPSIDA) В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

А. С. Кашин<sup>1✉</sup>, В. С. Епифанов<sup>1</sup>, И. В. Шилова<sup>1</sup>,  
С. Ф. Ефименко<sup>1</sup>, Р. А. Муртазалиев<sup>2</sup>, А. О. Кондратьева<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Саратовский национальный исследовательский государственный  
университет имени Н. Г. Чернышевского

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

<sup>2</sup> Прикаспийский институт биологических ресурсов

Дагестанского федерального исследовательского центра РАН

Россия, 367000, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, д. 45

Поступила в редакцию 28.12.2024 г., после доработки 24.01.2025 г., принята 27.01.2025 г., опубликована 15.10.2025 г.

**Аннотация.** Анализ пространственной структуры проведён в 2021 – 2024 гг. в 43 популяциях пяти видов геофитных эфемероидов *Colchicum* s. l. Европейской России. Схемы распределения особей, отображаемые функцией Рипли  $L(r)$ - $r$ , были реализованы в пакете spatstat для языка программирования R. В пределах ареала рода с севера на юг частота встречаемости популяций со случайным типом распределения возрастала. У *C. laetum* и *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, имеющих протяжённые вдоль географической долготы ареалы на Русской равнине, популяции с контагиозным типом распределения особей располагались исключительно по их северным и южным границам. У видов, произрастающих на Северном Кавказе и в Крыму, подобной закономерности не наблюдалось. Показано, что и у геофитных эфемероидов случайный тип распределения особей в пространстве указывает на однородность и оптимальность условий произрастания, а любые отклонения от него возникают в результате неблагоприятного воздействия различных факторов окружающей среды. По крайней мере, у видов *Colchicum* на Русской равнине не столько микрорельеф, микроклимат или другие локальные по проявлению экологические факторы, а именно глобальные градиенты природно-климатических условий по ареалу вида являются доминирующими в определении типа распределения особей в популяциях. У видов рода, ареал которых охватывает преимущественно горы и предгорья, вероятно, напротив, в большей мере локальные условия окружающей среды определяют тип распределения особей в пространстве. Высота над уровнем моря не является лимитирующим фактором для типа распределения особей в популяциях видов *Colchicum*.

**Ключевые слова:** пространственная структура популяций, лимитирующие факторы, *Colchicum* s. l., Европейская Россия

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

ORCID и e-mail адреса: Кашин Александр Степанович: <https://orcid.org/0000-0002-2342-2172>, [kashinas2@yandex.ru](mailto:kashinas2@yandex.ru); Епифанов Владимир Сергеевич: <https://orcid.org/0009-0007-5229-8151>, [epifanov.v2015@yandex.ru](mailto:epifanov.v2015@yandex.ru); Шилова Ирина Васильевна: <https://orcid.org/0000-0002-9828-4229>, [schiva1952@yandex.ru](mailto:schiva1952@yandex.ru); Ефименко Савелий Фёдорович: <https://orcid.org/0009-0007-7828-9499>, [savchik.efimenko@mail.ru](mailto:savchik.efimenko@mail.ru); Муртазалиев Рамазан Алибекович: <https://orcid.org/0000-0002-2895-213X>, [murtazaliev.ra@yandex.ru](mailto:murtazaliev.ra@yandex.ru); Кондратьева Анна Олеговна: <https://orcid.org/0000-0001-5000-8914>, [porpova.ao@mail.ru](mailto:porpova.ao@mail.ru).

© Кашин А. С., Епифанов В. С., Шилова И. В., Ефименко С. Ф., Муртазалиев Р. А., Кондратьева А. О., 2025

## ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *COLCHICUM*

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

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Для цитирования.** Кашин А. С., Епифанов В. С., Шилова И. В., Ефименко С. Ф., Муртаза-лиев Р. А., Кондратьева А. О. Пространственная структура популяций *Colchicum* s. l. (Colchicaceae, Liliopsida) в Европейской России // Поволжский экологический журнал. 2025. № 3. С. 300 – 317. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-300-317>

### ВВЕДЕНИЕ

Мониторинг популяций играет ключевую роль в их сохранении, поскольку выявляет сведения о состоянии и изменениях в численности видов, а также указывает на необходимость вмешательства для их защиты. Для мониторинга состояния популяций редких видов растений применяют методы популяционной экологии, включающие в себя определение численности, плотности, возрастной и пространственной структур. Однако геофиты, которыми и являются объекты данного исследования, могут быть легко упущены в процессе обследования растительности из-за особенностей их жизненного цикла (Gauthier et al., 2017; Endress et al., 2022).

Пространственная структура популяции представляет собой сложный, комплексный параметр, характеризующий размещение особей и их группировок в пространстве. При этом выявляемые закономерности могут отражать как особенности локальных местообитаний популяций, так и биологические особенности той или иной таксономической единицы: жизненную форму, тип размножения, способ распространения семян, вегетативную подвижность и др. Тип пространственной структуры, являющийся характерным для популяции вида, способствует ее стабильному и долговременному существованию в конкретном биоценозе.

Метод выявления пространственной структуры популяций наиболее часто используется при анализе древесных и кустарниковых форм растительности, так как у них гораздо больше вероятность ежегодного обнаружения, а соответственно и мониторинга состояния популяций (Fardeeva et al., 2010, 2014; Wang et al., 2014; Schneider et al., 2016; Zenkina, Ilina, 2017; Gu et al., 2017; Martins et al., 2017; Batista et al., 2019; Elizeário dos Santos et al., 2019; Fernández-Habas et al., 2019; Zhou et al., 2019; Maciel-Najera et al., 2020; Zenkina, Bushueva, 2020). У трав, тем более у эфемероидных геофитов, число особей на местности от года к году может отличаться из-за климатических условий конкретного года или химического состава почвы, недостаточных для полноценной вегетации и генеративного развития. Как следствие, растения в течение длительного времени могут находиться в состоянии покоя, но, тем не менее, присутствовать в той или иной популяции (Kashin et al., 2016; Kiss et al., 2024). Для многолетних растений этот метод в последнее время также начал использоваться (Fardeeva, 2013, 2018; Dumacheva, Cherniavskih, 2014; Zenkina, Ilina, 2019; Kondratieva et al., 2021). Пространственная структура ранее исследовалась Л. П. Вахрушевой (Vakhrusheva, 2011) и в одной ценопопуляции эфемероидного геофита *Colchicum ancyrense* B. L. Burt.

Филогения *Colchicum* до сих пор во многом остается не до конца понятной. По представлениям разных авторов, род *Colchicum* sensu lato включает около 160 видов, а sensu stricto около 80 (Oganezova, 2019). Согласно последним исследованиям, основанным на молекулярно-генетических, морфологических и цитологических данных (Persson et al., 2011), *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium* и *Androcymbium*, ранее выделяемые в качестве самостоятельных родов, объединены в один род с приоритетным названием *Colchicum*. Однако подобные представления продолжают подвергаться критике, исходя из понимания того, что данные по многим видам зачастую недостаточны или вовсе отсутствуют (Oganezova, 2019). Поэтому результаты каких-либо исследований, не охватывающих в полной мере все разнообразие той или иной таксономической единицы, следует считать предварительными и требующими дополнения и пересмотра. В данной статье мы следуем представлению Persson et al. (2011) об объёме рода *Colchicum*.

Для уточнения таксономического статуса, помимо проведения исследований, выявляющих генетическое и морфологическое сходство/различие тех или иных таксономических единиц, необходимо также учитывать особенности их популяционной структуры, в том числе и пространственной.

Местами произрастания *Colchicum*, клубнелуковичного эфемероида, являются равнины и горы, высотой до 3 тыс. м н. у. м., степи, кустарниковые средиземноморские формации в лесах и на лугах. Представители рода встречаются в Средиземноморье, Азии, на Кавказе, в Западной Европе и в южных районах европейской части бывшего СССР (The Red Data Book..., 2024).

Интересной особенностью многих представителей рода, например *C. laetum*, является жизненный цикл, при котором цветение происходит осенью в безлистном состоянии, а плодоношение – весной следующего года при хорошо развитых листьях.

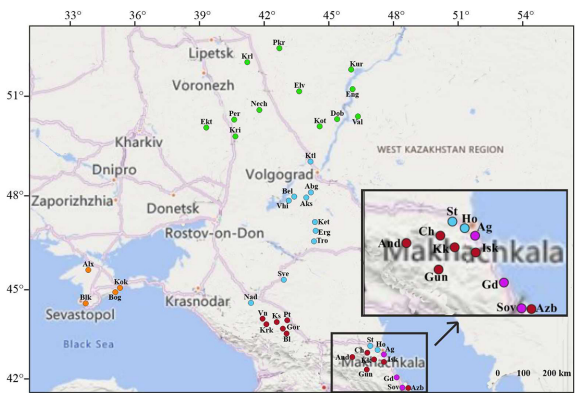
Цель работы – определение пространственной структуры популяций эфемероидных геофитов *Colchicum* на большей части ареалов видов в пределах Европейской России.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в популяциях двух видов рода *Colchicum* s. str. (*C. laetum* Steven из Волгоградской, Ростовской областей, Ставропольского края, Республик Калмыкия и Дагестан и *C. ancurense* из Республики Крым). Кроме того, исследованы популяции трёх видов рода *Colchicum* s. l., ранее относимых к самостоятельным родам – *Bulbocodium* (*C. bulbocodium* subsp. *versicolor* (Ker Gawl.) K. Perss.) из Волгоградской, Воронежской, Саратовской, Тамбовской областей) и *Merendera* (*C. trigynum* (Steven ex Adams) Stearn и *C. eichleri* (Regel) K. Perss.) из Ставропольского края, Республик Дагестан, Карачаево-Черкесия и Кабардино-Балкария (рис. 1, таблица). Последние два вида некоторые авторы объединяют в один вид *C. trigynum* (Brickell, 1984).

Исследование проводили в 2021 – 2024 гг. В каждой популяции закладывалась 1 площадка размером 1×4 м. Результаты картирования расположения особей на пробных участках обрабатывались с учетом их онтогенетического состояния.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *COLCHICUM*



**Рис. 1.** Места произрастания изученных популяций *C. laetum* (●), *C. ancerense* (●), *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* (●), *C. trigynum* (●) и *C. eichleri* (●). Условные сокращения см. таблицы

**Fig. 1.** Locations of the studied populations of *C. laetum* (●), *C. ancerense* (●), *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* (●), *C. trigynum* (●), and *C. eichleri* (●). Abbreviations are the same as in Table

две группы – прегенеративную и генеративную. Постгенеративные особи в исследованных популяциях отсутствовали. Анализ парных пространственных взаимодействий между разными возрастными группами проводился с использованием функций  $\hat{J}(r)$ - $\hat{J}_i(r)$ .

Исследованные популяции *Colchicum* s. l. Европейской России

**Table.** Studied *Colchicum* s. l. populations in European Russia

| Условное обозначение популяции / Population symbol | Координаты / Coordinates                  |                                             |                                              | Географическое расположение / Geographical location                                                                                                         |
|----------------------------------------------------|-------------------------------------------|---------------------------------------------|----------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                                                    | Северная широта, ° / Northern latitude, ° | Восточная долгота, ° / Eastern longitude, ° | Высота н.у.м., м / Height above sea level, m |                                                                                                                                                             |
| 1                                                  | 2                                         | 3                                           | 4                                            | 5                                                                                                                                                           |
| <i>C. bulbocodium</i> subsp. <i>versicolor</i>     |                                           |                                             |                                              |                                                                                                                                                             |
| Dob                                                | 50.38334                                  | 45.45577                                    | 144                                          | Волгоградская область, Камышинский район, окрестности с. Верхняя Добринка / Volgograd region, Kamyshinsky district, near the village of Verkhnyaya Dobrinka |
| Kot                                                | 50.18816                                  | 44.53865                                    | 174                                          | Волгоградская область, Котовский район, окр. хут. Попки / Volgograd region, Kотовsky district, near the village of Popki                                    |
| Nech                                               | 50.36596                                  | 41.7291                                     | 194                                          | Волгоградская область, Нехаевский район, окрестности ст. Нехаевская / Volgograd region, Nekhaevsky district, near the village of Nekhaevskaya               |
| Val                                                | 50.37181                                  | 46.40454                                    | 15                                           | Волгоградская область, Старополтавский район, окрестности с. Валуевка / Volgograd region, Staropoltavsky district, near the village of Valuevka             |
| Ekt                                                | 50.10709                                  | 39.32205                                    | 100                                          | Воронежская область, Россошанский район, окрестности с. Екатериновка / Voronezh region, Rossoshansky district, near the village of Yekaterinovka            |

Карты-схемы преобразовывались в электронный формат для дальнейшего анализа. Полученные координаты легли в основу анализа пространственной структуры популяций. Построение схем распределения особей, а также расчёт функции Рипли  $L(r)$ - $r$  осуществлялись с использованием пакета spatstat (Baddeley et al., 2015) для языка программирования R (R Core Team, 2024). В популяциях, в которых особи образуют агрегации, дополнительно анализировалось расположение особей разных онтогенетических состояний для оценки их влияния друг на друга. Для оптимизации анализа особи в популяции были поделены на

Продолжение таблицы  
Table. Continuation

| 1                  | 2        | 3         | 4   | 5                                                                                                                                                                       |
|--------------------|----------|-----------|-----|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Kri                | 49.71678 | 40.60508  | 173 | Воронежская область, Богучарский район, окрестности с. Криница / Voronezh region, Bogucharsky district, near the village of Krinita                                     |
| Per                | 50.31216 | 40.69651  | 178 | Воронежская область, Калачеевский район, окрестности с. Переволочное / Voronezh region, Kalacheyevsky district, near the village of Perevolochnoye                      |
| Elv                | 51.09143 | 43.66314  | 119 | Саратовская область, Самойловский район, окрестности с. Еловатка / Saratov region, Samoilovsky district, near the village of Yelovatka                                  |
| Eng                | 51.19001 | 46.06225  | 46  | Саратовская область, Энгельсский район, окрестности с. Красноармейское / Saratov region, Engels district, near the village of Krasnoarmeyskoye                          |
| Kur                | 51.68612 | 45.76315  | 132 | Саратовская область, Татищевский район, окрестности ж.-д. ст. Курдюм / Saratov region, Tatishchevsky district, near the railway station of Kurdyum                      |
| Krl                | 52.00021 | 41.26578  | 168 | Тамбовская область, Токаревский район, окрестности дер. Красные Лужки / Tambov region, Tokarevsky district, near the village of Krasnye Luzhki                          |
| Pkr                | 52.38308 | 42.71713  | 123 | Тамбовская область, Инжавинский район, окрестности дер. Покровка / Tambov region, Injavinsky district, near the village of Pokrovka                                     |
| <i>C. laetum</i>   |          |           |     |                                                                                                                                                                         |
| Ktl                | 49.01559 | 44.19995  | 65  | Волгоградская область, Городищенский район, окрестности с. Котлубань / Volgograd region, Gorodishchenskiy district, near the village of Kotluban                        |
| Bel                | 48.38049 | 43.64795  | 56  | Волгоградская область, Калачёвский район, окрестности хут. Белоглинский / Volgograd region, Kalachevsky district, near the village of Beloglinsky                       |
| Aks                | 47.92638 | 43.89695  | 64  | Волгоградская область, Октябрьский район, окрестности с. Аксай / Volgograd region, Oktyabrsky district, near the village of Aksai                                       |
| Abg                | 48.05287 | 44.15841  | 85  | Волгоградская область, Октябрьский район, окрестности с. Абганерово / Volgograd region, Oktyabrsky district, near the village of Abganerovo                             |
| Vhi                | 47.83031 | 43.20133  | 66  | Волгоградская область, Котельниковский район, окрестности хут. Верхнеяблочный / Volgograd region, Kotelnikovskiy district, near the village of Verkhneyablochny         |
| Erg                | 46.98703 | 44.37356  | 128 | Республика Калмыкия, Кетченеровский район, окрестности пос. Ергенинский / Republic of Kalmykia, Ketchenerovskiy district, near the town of Ergenskiy                    |
| Ket                | 47.29940 | 44.569559 | 43  | Республика Калмыкия, Кетченеровский район, окрестности с. Кетченеры / Republic of Kalmykia Ketchenerovskiy district, near the village of Ketchenery                     |
| Tro                | 46.55786 | 44.27310  | 170 | Республика Калмыкия, Целинный район, окрестности с. Троицкое / Republic of Kalmykia Tselinny district, near the village of Troitskoye                                   |
| Nad                | 44.89949 | 41.697042 | 331 | Ставропольский край, Кочубеевский район, окрестности с. Надзорное / Stavropol territory, Kochubeevsky district, near the village of Nadzornoe                           |
| Sve                | 45.31200 | 42.90948  | 222 | Ставропольский край, Петровский район, окрестности г. Светлогора / Stavropol territory, Petrovsky district, near the city of Svetlograd                                 |
| St                 | 43.17309 | 46.939941 | 195 | Республика Дагестан, Кизилюртский район, окрестности с. Стальское / Republic of Dagestan, Kizilyurt district, near the village of Stalskoye                             |
| Ho                 | 42.99488 | 47.228758 | 93  | Республика Дагестан, окрестности Бархана Сарыкум / Republic of Dagestan, near the dune of Sarykum                                                                       |
| <i>C. trigynum</i> |          |           |     |                                                                                                                                                                         |
| Vn                 | 44.00614 | 41.968731 | 712 | Республика Карачаево-Черкесия, Усть-Джегутинский район, окрестности с. Важное / Republic of Karachay-Cherkessia, Ust-Dzhegutinsky district, near the village of Vazhnoe |

Окончание таблицы  
 Table. Continuation

| 1                   | 2        | 3         | 4    | 5                                                                                                                                                                                    |
|---------------------|----------|-----------|------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Krk                 | 43.91935 | 42.060031 | 1274 | Республика Карачаево-Черкесия, Малокарачаевский район, окрестности пос. Красный Курган / Republic of Karachay-Cherkessia, Malokarachayevsky district, near the town of Krasny Kurgan |
| Ks                  | 43.94523 | 42.690339 | 913  | Ставропольский край, окрестности г. Кисловодск / Stavropol territory, near the city of Kislovodsk                                                                                    |
| Pt                  | 44.00984 | 43.030117 | 657  | Ставропольский край, окрестности г. Пятигорск / Stavropol territory, near the city of Pyatigorsk                                                                                     |
| Gor                 | 43.95168 | 42.854544 | 942  | Ставропольский край, Предгорный район, пос. Горный / Stavropol territory, Predgorny district, near the town of Gorny                                                                 |
| Bl                  | 43.49026 | 43.089142 | 974  | Республика Кабардино-Балкария, Эльбрусский район окрестности с. Былым / Republic of Kabardino-Balkaria, Elbrus district, near the village of Bylym                                   |
| Azb                 | 41.51434 | 48.145959 | 704  | Республика Дагестан, Магарамкентский район, вблизи государственной границы с Азербайджаном / Republic of Dagestan, Magaramkent district, near the state border with Azerbaijan       |
| Kk                  | 42.69843 | 47.102295 | 1227 | Республика Дагестан, Карабудахкентский район, окрестности с. Какашура / Republic of Dagestan, Karabudakhkentsky district, near the village of Kakashura                              |
| Ch                  | 42.99924 | 46.851494 | 607  | Республика Дагестан, окрестности Чиркейского водохранилища / Republic Dagestan, near the Chirkeysky reservoir                                                                        |
| And                 | 42.79942 | 46.203161 | 2271 | Республика Дагестан, Ботлихский район, окрестности пос. Анди / Republic of Dagestan, Botlikhsky district, near the town of Andy                                                      |
| Gun                 | 42.39721 | 46.898923 | 1998 | Республика Дагестан, Гунибский район, окрестности Гунибского ботанического сада / Republic of Dagestan, Gunibsky district, near the Gunib Botanical Garden                           |
| Isk                 | 42.61643 | 47.666804 | 193  | Республика Дагестан, Карабудахкентский район, окрестности хут. Искири / Republic of Dagestan, Karabudakhkentsky district, near the village of Iskiri                                 |
| <i>C. eichleri</i>  |          |           |      |                                                                                                                                                                                      |
| Sov                 | 41.71939 | 48.306349 | 313  | Республика Дагестан, Сулейман-Стальский район, окрестности с. Советское / Republic of Dagestan, Suleiman-Stalsky district, near the village of Sovetskoe                             |
| Gd                  | 42.10867 | 48.008704 | 158  | Республика Дагестан, Дербентский район, окрестности с. Геджух / Republic of Dagestan, Derbent district, near the village of Gedzhukh                                                 |
| Ag                  | 42.90786 | 47.487096 | 147  | Республика Дагестан, окрестности пос. Агачаул (г. Махачкала) / Republic of Dagestan, near the town of Agachaul (city of Makhachkala)                                                 |
| <i>C. ancyrense</i> |          |           |      |                                                                                                                                                                                      |
| Alx                 | 45.63005 | 33.70740  | 45   | Республика Крым, Первомайский район, окрестности с. Алексеевка / Republic of Crimea, Pervomaisky district, near the village of Alekseevka                                            |
| Blk                 | 44.49674 | 33.60584  | 159  | Республика Крым, Севастопольский район, окрестности г. Балаклава / Republic of Crimea, Sevastopol district, near the city of Balaklava                                               |
| Bog                 | 44.85584 | 35.06432  | 76   | Республика Крым, Судакский район, окрестности с. Богатовка / Republic of Crimea, Sudaksky district, near the village of Bogatovka                                                    |
| Kok                 | 44.96260 | 35.20385  | 120  | Республика Крым, окрестности г. Коктебель / Republic of Crimea, near the city of Koktebel                                                                                            |

Для оценки значимости отклонений эмпирических функций от теоретических значений (полная пространственная случайность, Completely Spatial Randomness, CSR) применялся метод Монте-Карло (Besag, Diggle, 1977). Этот метод позволяет выявить доверительный интервал для полученных значений функции, так называемый «коридор» принятия нулевой гипотезы о полностью случайном распределе-



нии. Если эмпирическая кривая функции  $L(r)$ - $r$  находится ниже данного коридора, это указывает на регулярность в наблюдаемом паттерне, тогда как превышение функции над доверительным интервалом свидетельствует об агрегациях. Если эмпирическая кривая функции  $L(r)$ - $r$  находится в пределах данного коридора, тип распределения принимается за случайный. Для функции  $\hat{J}(r)$ - $\hat{J}_i(r)$  прохождение ниже «коридора» говорит о высокой вероятности совместного расположения особей разных возрастных состояний, а превышение кривой над доверительным интервалом указывает на разреженное взаиморасположение особей различных онтогенетических групп (Saveliev et al., 2014).

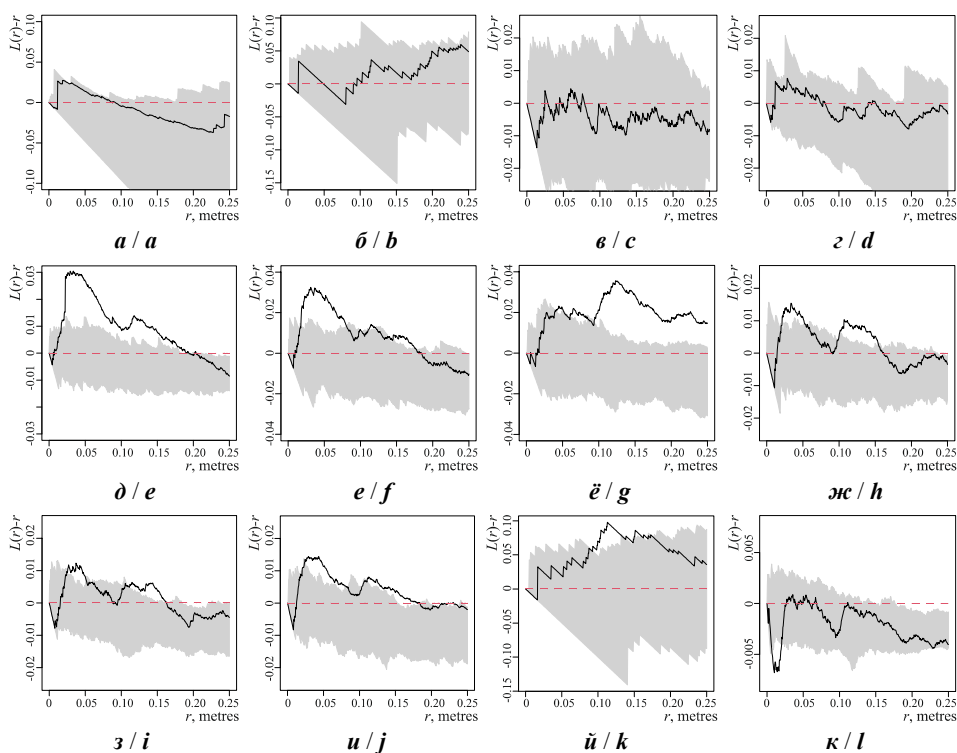
## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При исследовании пространственного распределения особей в популяциях *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, произрастающих в северной части ареала рода в Европейской России (см. рис. 1), установлено, что только для четырёх из 12 (т.е. для трети) исследованных популяций характерно случайное распределение особей. На графиках поведения функции  $L(r)$ - $r$ , рассчитанной для этих популяций, полученная линия не выходит за доверительный интервал (рис. 2,  $a - z$ ). Примечательно, что по географической долготе эти популяции находятся в центральной части ареала вида: в центральной (Kur и Eng) и западной (Elv) части Саратовской области и на западе Волгоградской области (Nech). В одной популяции отмечена тенденция к распределению особей по типу регулярности: на графике кривая функции не значительно, но выходит за нижний предел доверительного интервала (см. рис. 2,  $\kappa$ ). Географически данная популяция находится в Левобережье Волгоградской области на крайнем юго-востоке ареала вида. Это – самая многочисленная популяция из исследованных с максимальной плотностью особей. Вероятно, это и послужило причиной регулярного распределения, по сути близкого к случайному, но в силу высокой плотности особей более-менее равномерного. Таким образом, в центре и на востоке исследованной части ареала вида в популяциях *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* имеет место случайное или близкое к нему распределение особей в пространстве.

Ещё в семи популяциях вида, составляющих около 60% от числа исследованных, особи образуют заметные скопления. Это видно из того, что на графике кривая функции выходит за нижний предел доверительного интервала (см. рис. 2,  $\delta - \eta$ ). Особенно сильно агрегация особей выражена в популяциях Kot, Per и Krl. В целом популяции с таким пространственным распределением особей вида расположены по южной (Kot, Dob – Правобережье Волгоградской области), западной (Ekt, Per, Kri – в Воронежской области) и северной (Krl, Pkr – в Тамбовской области) границам ареала вида.

Таким образом, в большинстве исследованных популяций *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* выявлено контагиозное распределение особей в пространстве. Эти популяции расположены в основном по северной и южной границе ареала вида, в то время как в центральной его части обнаружено распределение особей по случайному, редко по регулярному (равномерному) типу.

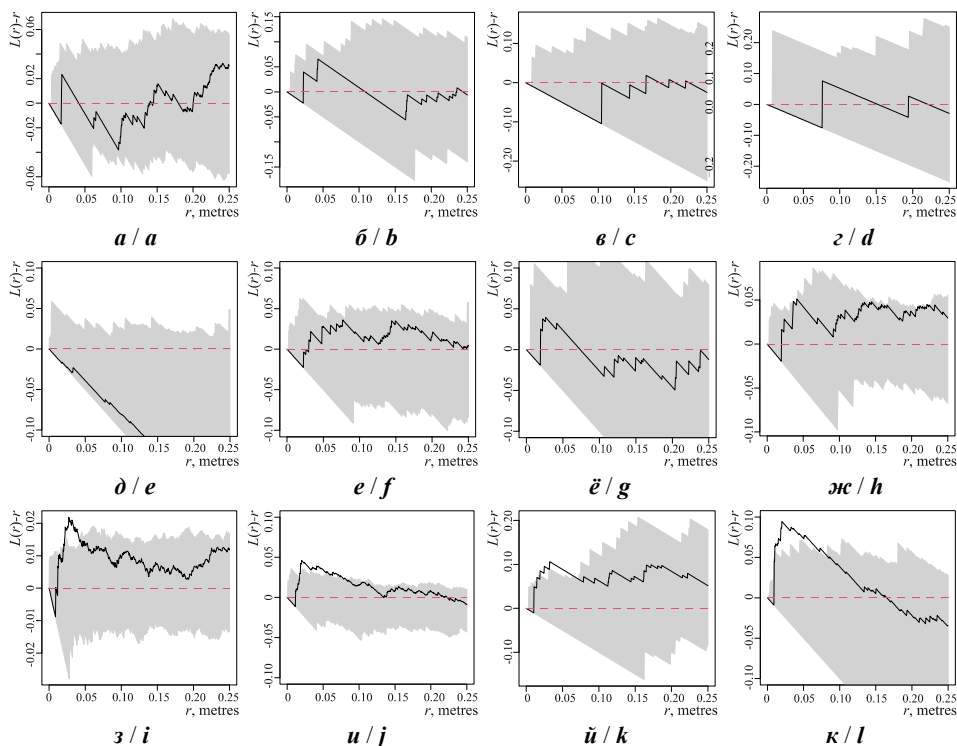
При анализе пространственного распределения особей *C. laetum* в восьми из двенадцати, т.е. в 2/3, исследованных популяций выявлено случайное их распре-



**Рис. 2.** Пространственное распределение особей в популяциях *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, установленное по поведению функции  $L(r)-r$ : случайное (а – Kur, б – Nech, в – Eif, г – Eng); контактное (д – Kot, е – Per, ж – Krl, з – Dob, и – Ekt, к – Kri, л – Pkr, м – Val); регулярное (н – Val). Сплошная черная линия – оценка эмпирической функции, пунктирная линия – оценка теоретической функции в случае CSR, серой заливкой отмечен «коридор» принятия гипотезы о CSR

**Fig. 2.** Spatial distribution of individuals in the populations of *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, determined by the behavior of the  $L(r)-r$  function: random (a – Kur, b – Nech, c – Eif, d – Eng); contagious (e – Kot, f – Per, g – Krl, h – Dob, i – Ekt, j – Kri, k – Pkr, l – Val); regular (l – Val). The solid line is the estimate of the empirical function; the dotted line is the estimate of the theoretical function in the case of CSR; the gray fill marks the corridor of accepting the CSR hypothesis

деление. Они располагаются фактически по всему ареалу вида за исключением районов, прилегающих к северной и южной его границам. Это две популяции из Ставропольского края (Sve, Nad), две популяции юга Волгоградского Правобережья (Aks, Vhi), все три популяции из Республики Калмыкия (Erg, Ket, Tro) и одна из двух (более северная) популяций из Республики Дагестан (St). В остальных четырех популяциях вида отмечена очень слабая тенденция к агрегированию особей (рис. 3, а – ж). Она существенно уступала таковой в соответствующих популяциях *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*. Во-первых, доля таких популяций у данного вида была фактически в два раза ниже по сравнению с *C. laetum* (33 против 58% соот-



**Рис. 3.** Пространственное распределение особей в популяциях *C. laetum*, установленное по поведению функции  $L(r)-r$ : случайное (а – Svc, б – Aks, в – Erg, з – Ket, д – Nad, е – Vhi, ё – St, ж – Tro); contagiousное (з – Abg, u – Bel, й – Ktl, κ – Ho). Условные обозначения см. рис. 2

**Fig. 3.** Spatial distribution of individuals in the *C. laetum* populations, determined by the behavior of the  $L(r)-r$  function: random (a – Svc, b – Aks, c – Erg, d – Ket, e – Nad, f – Vhi, g – St, h – Tro); contagious (i – Abg, j – Bel, k – Ktl, l – Ho). See Fig. 2 for designations

ответственно), во-вторых, на графиках поведения функции  $L(r)-r$  эмпирическая линия, рассчитанная для этих популяций, лишь незначительно выходила за доверительный интервал в области положительных значений, особенно в популяциях Bel и Ktl. Характерно, что все эти четыре популяции в пределах ареала вида занимают пограничное положение на севере (Abg, Bel, Ktl) и юге (Ho) ареала.

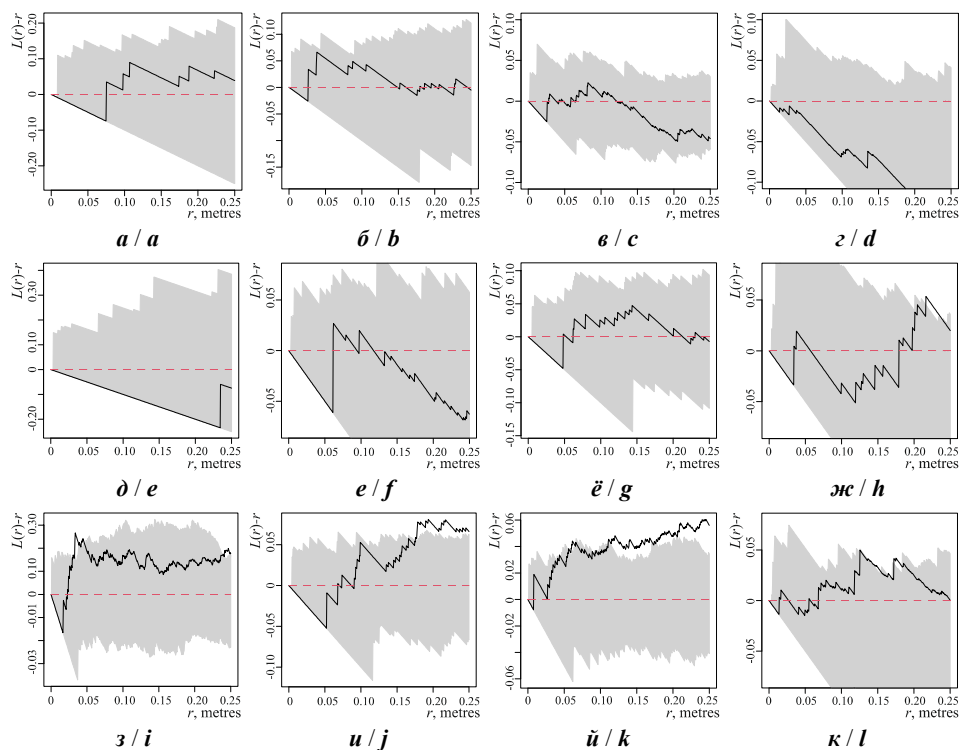
Таким образом, в отличие от *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, в большинстве исследованных популяций *C. laetum* выявлено случайное распределение особей в пространстве. Контагиозное распределение особей встречается редко и имеет гораздо более слабо выраженный характер. Однако, как и в случае с *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, такие популяции расположены в основном по границе (на юге и севере) ареала *C. laetum*, в то время как в центральной части выявлено распределение особей только по случайному типу.

При определении пространственного распределения особей в популяциях *C. triginum* случайный тип размещения особей в пространстве установлен в семи,

что составляет 41.7 % от числа исследованных (рис. 4, *a – ё*). В остальных пяти популяциях распределение особей было контактиозным, причём выраженное в столь же незначительной степени, что и в соответствующих популяциях *C. laetum* (см. рис. 4, *ж – к*).

Никакой видимой связи с пограничным положением этих популяций или высотой над уровнем моря не выявлено. Ареал *C. triginum* в Европейской России ограничен только предгорьями и высокогорьем Северного Кавказа и вытянут в широтном направлении от района Кавказских Минеральных Вод до границы Республики Дагестан с Азербайджаном в отличие от ареалов двух предыдущих видов, имеющих явно выраженную протяжённость в долготном направлении.

Популяции *C. eichleri*, как правило, симпатрические с популяциями *C. triginum*. Как уже указывалось, ряд авторов обоснованно объединяют этот вид с *C. triginum*. Он имеет весьма несущественные морфологические отличия от последнего. Из трёх исследованных популяций две имели случайный тип размещения особей



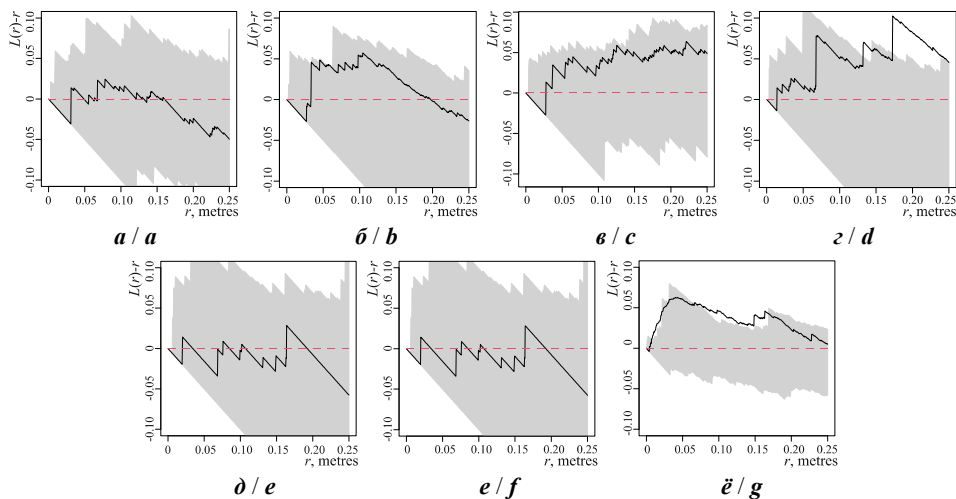
**Рис. 4.** Пространственное распределение особей в популяциях *C. triginum*, установленное по поведению функции  $L(r)-r$ : случайное (*a – Ks, б – Pt, в – Azb, з – Kk, д – And, е – Krk, ё – Isk*); контактиозное (*ж – Gun, з – Bl, u – Ch, й – Vn, κ – Gor*). Условные обозначения см. рис. 2

**Fig. 4.** Spatial distribution of individuals in the *C. triginum* populations, determined by the behavior of the function  $L(r)-r$ : random (*a – Ks, б – Pt, в – Azb, д – Kk, е – And, ф – Krk, г – Isk*); contagious (*ж – Gun, и – Bl, j – Ch, к – Vn, л – Gor*). See Fig. 2 for designations

(Ag, Gd) (рис. 5, *д*, *е*), третья – очень слабую выраженность контагиозного типа распределения особей в пространстве (Sov) (см. рис. 5, *ё*).

Из четырёх исследованных популяций *C. ancycruse*, произрастающих в Республике Крым, три популяции из горной его части (Blk, Bog, Kok) имели случайный тип (см. рис. 5, *а* – *в*), а четвертая из петрофитной степи равнинной части Крыма (Alx) – контагиозный тип распределения особей (см. рис. 5, *з*). Ранее Л. П. Вахрушева (Vakhrusheva, 2011), используя иную методику (по параметрам отграниченности скоплений особей друг от друга (*DM*) и степени отдалённости скоплений (*DL*)) (Uranov et al., 1977) в исследованной ею ценопопуляции *C. ancycruse* выявила контагиозный тип пространственного распределения особей. Это равнинная популяция в Красногвардейском районе Республики Крым, также произрастающая в условиях петрофитной степи на расстоянии менее 50 км от исследованной нами популяции Alx. Как известно, петрофитные степи отличаются малой плодородностью, а в условиях равнинной части Крыма ещё и крайней засушливостью. При этом существенную роль в пространственном распределении видов растений в петрофитных степях играет градиент увлажнения (Korolyuk et al., 2020).

Таким образом, популяции *C. ancycruse* в Крыму по типу пространственного распределения особей подразделились на две группы в соответствии с их географическим размещением. В равнинных популяциях, произрастающих на бедных, эродированных каменистых почвах в условиях засушливого климата равнинной части Крыма, наблюдается тенденция к агрегированности в распределении особей, в то время как в более оптимальных по влажности местообитаний и на более богатых почвах Горного Крыма наблюдается случайное распределение особей.



**Рис. 5.** Пространственное распределение особей в популяциях *C. ancycruse* (*а* – *з*) и *C. eichleri* (*д* – *ё*), установленное по поведению функции  $L(r)-r$ : случайное (*а* – Blk, *б* – Bog, *в* – Kok, *д* – Ag, *е* – Gd); контагиозное (*з* – Alx, *ё* – Sov). Условные обозначения см. рис. 2

**Fig. 5.** Spatial distribution of individuals in the populations of *C. ancycruse* (*a*–*d*) and *C. eichleri* (*e*–*g*), established by the behavior of the function  $L(r)-r$ : random (*a* – Blk, *b* – Bog, *c* – Kok, *e* – Ag, *f* – Gd); contagious (*d* – Alx, *g* – Sov). See Fig. 2 for designations

Из вышеизложенного следует, что среди общего числа популяций всех исследованных видов примерно в равном количестве отмечено случайное и контактиозное распределение особей. Эти особенности нельзя объяснить своеобразием биологии видов, выражающимся в различиях в циклах развития растений, так как оба типа распределения имеют место при обоих вариантах цикла развития. А именно, как среди популяций *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, *C. triginum*, *C. eichleri*, *C. ancycyrense*, у которых цветение и плодоношение происходит в течение весны – лета одного года, так и среди популяций *C. laetum*, у которого цветение происходит осенью, а плодоношение – весной следующего года. При этом доля популяций со случайным типом распределения особей у *C. triginum*, *C. eichleri* и *C. ancycyrense* фактически такая же, как у *C. laetum*, у которого иной цикл развития, и фактически в два раза выше, чем у *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, имеющего тот же цикл развития, что и эти виды.

Принято считать, что случайный тип распределения особей в пространстве указывает на однородность и оптимальность условий произрастания, а любые отклонения от него возникают в результате неблагоприятного воздействия различных факторов окружающей среды (Uranov et al., 1977; Ipatov, Kirikova, 1997; Mirkin et al., 2001). Из этого следует, что *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, у которого выявлена минимальная доля популяций со случайным типом распределения особей (около 40%, что почти в два раза ниже, чем среди популяций остальных видов), произрастает в большинстве своём в достаточно неблагоприятных условиях. При этом у данного вида агрегированность особей в популяциях выражена в гораздо большей мере, чем в популяциях других видов. Кроме того, прослеживается некоторая закономерность в местоположении популяций с тем или иным типом распределения особей по ареалу вида. По северной и южной границам ареала *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* сосредоточены все популяции с контактиозным распределением особей, в то время как в центральной части ареала представлены исключительно популяции со случайным типом распределения. Сходная картина наблюдается и в пределах ареала *C. laetum*. Оба этих вида в гораздо большей мере, чем остальные исследованные виды, имеют ареалы, протяжённые по долготному градиенту на значительной части Русской равнины. Имея, вероятно, достаточно узкую экологическую нишу в пределах своих ареалов, значительно протяжённых по географической долготе, а значит, и с ярко выраженным градиентом природно-климатических условий (Romanova et al., 2014), они демонстрируют разные состояния. В более благоприятных условиях центральных частей своих ареалов, к которым они больше адаптированы, это находит выражение в случайном типе, а в менее благоприятных по границам ареалов, где условия существования пограничные для их экологической ниши – в контактиозном типе распределения особей. В горных и предгорных районах, к которым приурочены ареалы остальных исследованных видов, имеющих совершенно иной тип распределения природно-климатических условий, эта закономерность не проявляется. Здесь локальные условия произрастания популяций в большей мере определяют тип распределения особей.

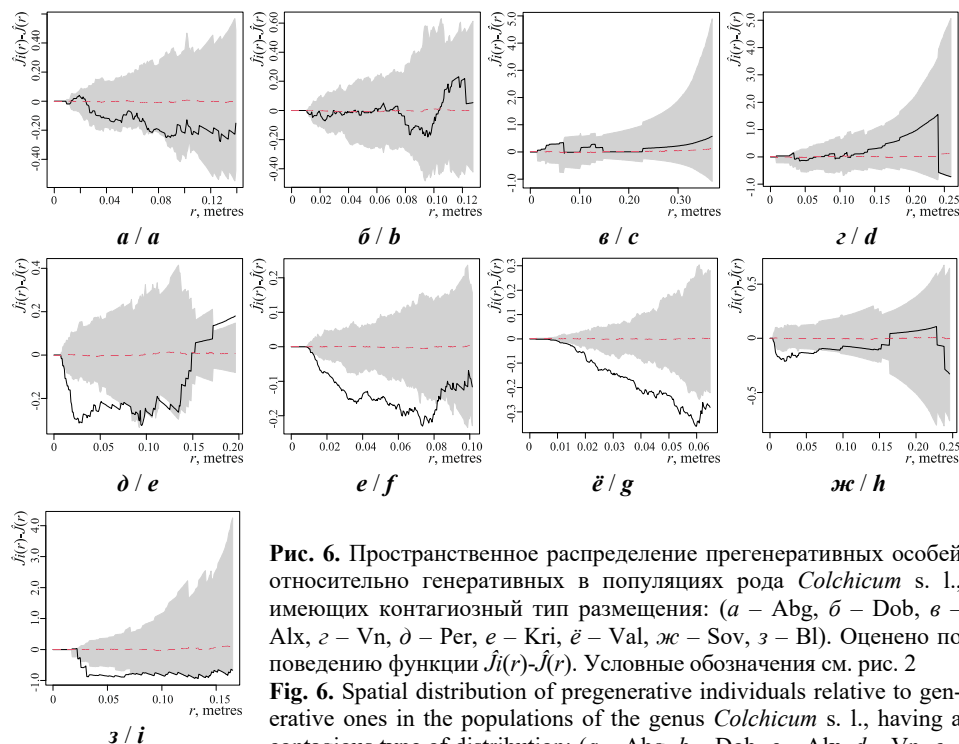
Характерно, что доля популяций с контактиозным типом распределения особей и степень выраженности агрегированности в них выше у вида, ареал которого является самым северным по расположению в пределах ареала рода. Это также ука-

зывает на то, что именно неблагоприятные условия существования популяций являются причиной их «стремления» к агрегированному типу распределения особей.

Из таблицы очевидно, что высота над уровнем моря не является лимитирующим фактором для типа распределения особей в популяциях ни в пределах равнинной части родового ареала, ни в горной его части.

Исходя из того, что у видов на Русской равнине расположение популяций с контагиозным типом распределения особей тяготеет к северной и южной границам ареала, а в центральной его части популяции имеют случайный тип распределения, обоснованно говорить, что не столько микрорельеф или другие локальные по проявлению экологические факторы, а именно глобальные градиенты природно-климатических условий по ареалу вида являются доминирующими в определении типа распределения особей в популяциях этих видов

Анализ межгруппового размещения особей по их онтогенетическому состоянию показал, что вероятность обнаружения прегенеративных особей вблизи генеративных в большинстве популяций была низкой, о чем свидетельствует нахождение функции  $\hat{J}_i(r) - \hat{J}(r)$  в пределах доверительного интервала (см. примеры на рис. 6, а – д). Это означает, что семена в таких популяциях разносятся относительно равномерно и дают дочерние особи при случайном их распределении в пространстве.



**Рис. 6.** Пространственное распределение прегенеративных особей относительно генеративных в популяциях рода *Colchicum* s. l., имеющих контагиозный тип размещения: (а – Abg, б – Dob, в – Alx, з – Vn, д – Per, е – Kri, ё – Val, ж – Sov, з – Bl). Оценено по поведению функции  $\hat{J}_i(r) - \hat{J}(r)$ . Условные обозначения см. рис. 2

**Fig. 6.** Spatial distribution of pregenerative individuals relative to generative ones in the populations of the genus *Colchicum* s. l., having a contagious type of distribution: (а – Abg, б – Dob, в – Alx, д – Vn, е – Per, ф – Kri, г – Val, и – Sov, h – Bl). Estimated by the behavior of the  $\hat{J}_i(r) - \hat{J}(r)$  function. See Fig. 2 for designations

Лишь в пяти популяциях, из которых четыре имели контагиозный, а одна – регулярный тип распределения особей, наблюдался выход функции  $\hat{f}_i(r)-\hat{J}(r)$  за пределы доверительного интервала в область отрицательных значений, что свидетельствует о вероятности обнаружения прегенеративных особей вблизи растений генеративного онтогенетического состояния – *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* (Per, Kri, Val); *C. eichleri* (Sov); *C. trigynum* (Bl) (см. рис. 6,  $\partial - \varepsilon$ ). Характерно, что максимальный и значительный по уровню выход функции  $\hat{f}_i(r)-\hat{J}(r)$  за пределы доверительного интервала имел место именно на графиках, соответствующих всем трём указанным популяциям *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* (Per, Kri, Val), в то время как на графиках, соответствующих популяциям *C. eichleri* (Sov) и *C. trigynum* (Bl), он имел очень незначительное проявление. При этом в случае с *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* – это опять популяции, расположенные по северной и южной границам ареала вида. При этом среди них были не только популяции с контагиозным, но и единственная популяция с регулярным типом пространственного распределения особей (Val). Из чего напрашивается вывод о том, что в популяциях вида, занимающего самый северный фрагмент ареала рода, в условиях произрастания, выходящих за границы его экологического оптимума, имеет место тенденция к скоплению растений прегенеративного состояния вблизи генеративных. Следовательно, в этих условиях, вероятно, распространение семян на более-менее значительное от родительских особей расстояние становится проблематичным.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, у всех исследованных видов *Colchicum* s. l. имели место популяции как со случайным, так и с контагиозным типом распределения особей. В пределах ареала рода вдоль географического долготного градиента с севера на юг частота встречаемости популяций со случайным типом распределения возрастала. У видов, произрастающих на Русской равнине и имеющих протяжённые вдоль географической долготы ареалы, популяции с контагиозным типом распределения особей располагались исключительно по их северным и южным границам. У видов, произрастающих в предгорьях и горах и не имеющих значительной протяжённости по долготе, подобной закономерности не наблюдалось.

Полученные результаты подтверждают представления о том, что случайный тип распределения особей в пространстве указывает на однородность и оптимальность условий произрастания, а любые отклонения от него возникают в результате неблагоприятного воздействия различных факторов окружающей среды. Именно в благоприятных условиях существования в центральной части ареала вида, т.е. в экологическом оптимуме вида, были представлены популяции со случайным, а на границе ареалов – с контагиозным типом распределения. В пределах ареала рода по географическому градиенту с севера на юг, в направлении более оптимальных условий произрастания доля популяций со случайным типом распределения особей возрастала, а степень их агрегированности снижалась.

Из этого следует, что, по крайней мере, у видов *Colchicum* s. l. на Русской равнине не столько микрорельеф, микроклимат или другие локальные по проявлению экологические факторы, а именно глобальные градиенты природно-климати-



ческих условий по ареалу вида являются доминирующими в определении типа распределения особей в популяциях. У видов рода, ареал которых охватывает преимущественно горы и предгорья, вероятно, напротив, локальные условия окружающей среды, такие как влажность и богатство почв, в большей мере определяют тип пространственного распределения особей, чем градиенты глобальных природно-климатических факторов. Однако и в этом случае высота над уровнем моря не является лимитирующим фактором для типа распределения особей в популяциях видов *Colchicum*.

В популяциях *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, занимающего самый северный фрагмент ареала рода, в условиях произрастания, выходящих за границы его экологического оптимума, распространение семян на более – менее значительное от родительских особей расстояние, вероятно, становится проблематичным.

Результаты исследования показали, что применение методов выявления пространственной структуры популяций геофитных эфемероидов достаточно эффективно и информативно при проведении работ по экологическому мониторингу их состояния.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Baddeley A., Rubak E., Turner R. *Turner Spatial Point Patterns: Methodology and Applications with R*. London, CRC Press, 2015. 810 p.

Batista A. P. B., Scolforo H. F., de Mello J. M., Guedes M. C., Terra M. C. N. S., Scalón J. D., Gomide L. R., Scolforo P. G. V., Cook R. L. Spatial association of fruit yield of *Bertholletia excelsa* Bonpl. trees in eastern Amazon. *Forest Ecology and Management*, 2019, vol. 441, pp. 99–105. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.03.043>

Besag J., Diggle J. Simple Monte Carlo tests for spatial pattern. *Applied Statistics*, 1977, vol. 26, iss. 3, pp. 327–333. <https://doi.org/10.2307/2346974>

Brickell C. D. Genus *Colchicum* L., Genus *Merendera* Ramond. In: Davis P. H., ed. *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*. Edinburgh, Edinburgh University Press, 1984, vol. 8, pp. 329–360.

Dumacheva E. V., Cherniavskih V. I. Spatial structure and the age spectrum cenopopulations *Medicago* L. in ravine complex of Southern Central Russian upland. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniia*, 2014, iss. 4, article no. 13868 (in Russian).

Elizeário dos Santos L., Vasconcellos Gama J. R., Araújo da Silva A., Gomes da Silva M. Population structure of *Heteropsis* spp. Kunth (Titiça vine) in the Tapajós national forest, Pará-Brazil. *Revista Árvore*, 2019, vol. 43, iss. 6, article no. e430603. <http://dx.doi.org/10.1590/1806-90882019000600003>

Endress B. A., Averett J. P., Steinmetz S., Quaempts E. J. Forgotten forbs: Standard vegetation surveys underrepresent ecologically and culturally important forbs in a threatened grassland ecosystem. *Conservation Science and Practice*, 2022, vol. 4, iss. 10, article no. e12813. <https://doi.org/10.1111/csp2.12813>

Fardeeva M. B. Long-term dynamics of spatial and temporal population structure of *Orchis militaris* L. (Orchidaceae Juss.) *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2013, vol. 15, no. 3-1, pp. 352–357 (in Russian).

Fardeeva M. B. Spatial heterogeneity of populations of tuber-forming orchids and methods of its study by the example of *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter. *Ekosistemy*, 2018, no. 16, pp. 75–85 (in Russian).

Fardeeva M. B., Chizhikova N. A., Krasilnikova O. V. Long-term dynamics of the ontogenetic and spatial structure in *Cypripedium calceolus* L. cenopopulations *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2010, vol. 152, no. 3, pp. 159–173 (in Russian).

Fardeeva M. B., Islamova G. R., Chizhova N. A. Spatial and ontogenetic structure of coenopopulations of *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae) on the southern border of the area (Tatarstan Republic). *Rastitelnye resursy*, 2014, vol. 50, iss. 3, pp. 376–397 (in Russian).

Fernández-Habas J., Fernández-Rebollo P., Casado M. R., Moreno A. M. G., Abellanas B. Spatio-temporal analysis of oak decline process in open woodlands: A case study in SW Spain. *Journal of Environmental Management*, 2019, vol. 248, article no. 109308. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.109308>

Gauthier P., Pons V., Letourneau A., Kleszczewski M., Papuga G., Thompson J. Combining population monitoring with habitat vulnerability to assess conservation status in populations of rare and endangered plants. *Journal for Nature Conservation*, 2017, vol. 37, pp. 83–95. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2017.03.005>

Gu L., Gong Z., Li W.-z. Spatial patterns and storage composition of woody debris in a natural secondary forest dominated by *Pinus tabulaeformis* on Loess Plateau, China. *Journal of Mountain Science*, 2017, vol. 14, iss. 9, pp. 1839–1851. <https://doi.org/10.1007/s11629-016-4141-x>

Ipatov V. S., Kirikova L. A. *Phytocenology*. Saint Petersburg, Saint Petersburg State University Publ., 1997. 316 p. (in Russian).

Kashin A. S., Petrova N. A., Shilova I. V. State of cenopopulations and morphological variability of *Tulipa gesneriana* (Liliaceae) in the northern Lower Volga region. *Botanicheskii zhurnal*, 2016, vol. 101, no. 12, pp. 1430–1465 (in Russian). <https://doi.org/10.1134/S0006813616120061>

Kiss R., Lukacs K., Godo L., Toth A., Miglecz T., Szel L., Demeter L., Deak B., Valko O. Understanding the effects of weather parameters on the population dynamics of an endangered geophyte supports monitoring efficiency. *Scientific Reports*, 2024, vol. 14, article no. 25974. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-76942-5>

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

Korolyuk A. Yu., Dulepova N. A., Yamalov S. M., Lebedeva M. V., Golovanov Y. M., Zolotareva N. V. Patterns of changes in the composition of petrophytic vegetation in Southern Ural and adjacent territories on a moistening gradient. *Contemporary Problems of Ecology*, 2020, vol. 13, iss. 5, pp. 505–513. <https://doi.org/10.1134/S1995425520050066>

Maciel-Najera J. F., Hernandez-Velasco J., Gonzalez-Elizondo M. S., Hernandez-Díaz J. C., Lopez-Sanchez C. A., Antúnez P., Bailon-Soto C. E., Wehenkel C. Unexpected spatial patterns of natural regeneration in typical uneven-aged mixed pine-oak forests in the Sierra Madre Occidental, Mexico. *Global Ecology and Conservation*, 2020, vol. 23, article no. e01074. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01074>

Martins A., Freitas H., Costa S. *Corema album*: Unbiased dioecy in a competitive environment. *Plant Biology*, 2017, vol. 19, iss. 5, pp. 824–834. <https://doi.org/10.1111/plb.12584>

Mirkin B. M., Naumova L. G., Solomeshch A. I. *Modern Vegetation Science*. Moscow, Logos, 2001. 264 p. (in Russian).

Oganezova G. G. *Problems of the Genus Colchicum L. Colchicum sensu lato or Colchicum sensu strict in Light of the Categories of Discontinuity and Continuity*. Yerevan, Gitutyun, 2019. 176 p. (in Russian).

Persson K., Petersen G., Hoyo A., Seberg O., Jorgensen T. A phylogenetic analysis of the genus *Colchicum* L. (Colchicaceae) based on sequences from six plastid regions. *Taxon*, 2011, vol. 60, iss. 5, pp. 1349–1365. <https://doi.org/10.1002/tax.605011>

*R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing, 2024. Available at: <http://www.R-project.org/> (accessed December 7, 2024).

Romanova E. P., Alekseeva N. N., Arshinova M. A. *Physical Geography of Continents and Oceans: in 2 vols. Vol. 1: Physical Geography of Continents: in 2 books. Book 1: Differentiation and Development of Land Landscapes on Earth. Europe. Asia*. Moscow, Academy, 2014. 459 p. (in Russian).

Saveliev A. A., Mukharamova S. S., Chizhikova N. A., Pilyugin A. G. *Theory of Spatial Point Processes in Ecology and Natural Resource Management (using the R package)*: Textbook. Kazan, Kazan University Publ., 2014. 146 p. (in Russian).

Schneider E. E., Sánchez Meador A. J., Covington W. W. Reference conditions and historical changes in an unharvested ponderosa pine stand on sedimentary soil. *Restoration Ecology*, 2016, vol. 24, iss. 2, pp. 212–221. <https://doi.org/10.1111/rec.12296>

*The Red Data Book of the Russian Federation (Plants and Fungi)*. Moscow, VNI "Ekologiya", 2024. 944 p. (in Russian).

Uranov A. A., Zaugolnova L. B., Smirnova O. V., Bogdanova A. G., Grigorieva N. M., Egorova V. N., Ermakova I. M., Zhukova L. A., Matveev A. R., Mikhailova N. F., Sugorkina N. S., Cheburaeva A. N. *Plant Cenopopulations (Development and Interactions)*. Moscow, Nauka, 1977. 131 p. (in Russian).

Vakhrusheva L. P. Spacial structure of coenopopulation of *Colchicum ancyrense* in petrophyte steppe of Krasnogvardeyskiy region (Crimea). *Optimization and Protection of Ecosystems*, 2011, iss. 5, pp. 52–57 (in Russian).

Wang M., Zhang S., Chu G. Point pattern analysis of different life stages of *Haloxylon ammodendron* in Desert-oasis Ecotone. *Polish Journal of Environmental Studies*, 2014, vol. 23, iss. 6, pp. 2271–2277. <https://doi.org/10.15244/pjoes/26965>

Zenkina T. E., Bushueva A. D. Features of the spatial structure of the cenopopulation of *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb. in Elton Natural Park. *Proceedings of the Mordovia State Nature Reserve*, 2020, vol. 25, pp. 321–329 (in Russian).

Zenkina T. E., Ilina V. N. Structure features of *Artemisia salsoloides* Willd. (Asteraceae) coenotic populations in the Samara region. *Samara Journal of Science*, 2017, vol. 6, no 4, pp. 41–47 (in Russian).

Zenkina T. E., Ilina V. N. Features of the spatial and ontogenetic structure of the *Stipa korshinskyi* Roshev. (Poaceae) cenopopulation. *Samara Journal of Science*, 2019, vol. 8, no 1, pp. 26–30 (in Russian). <https://doi.org/10.24411/2309-4370-2019-11103>

Zhou Q., Shi H., Shu X., Xie F., Zhang K., Zhang Q., Dang H. Spatial distribution and interspecific associations in a deciduous broad-leaved forest in north-central China. *Journal of Vegetation Science*, 2019, vol. 30, iss. 6, pp. 1153–1163. <https://doi.org/10.1111/jvs.12805>

## Spatial structure of *Colchicum* s. l. (Colchicaceae, Liliopsida) populations in European Russia

A. S. Kashin <sup>1✉</sup>, V. S. Epifanov <sup>1</sup>, I. V. Shilova <sup>1</sup>,  
S. F. Efimenko <sup>1</sup>, R. A. Murtazaliev <sup>2</sup>, A. O. Kondratieva <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Saratov State University

83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia

<sup>2</sup> Precaspian Institute of Biological Resources of the Dagestan Federal Research Center,  
Russian Academy of Sciences

45 Gadzhieva St., Makhachkala 367000, Russia

Received: December 28, 2025 / revised: January 24, 2025 / accepted: January 27, 2025 / published: October 15, 2025

**Abstract:** Analysis of the spatial structure of 43 populations of five species of geophytic ephemerals of European Russia, *Colchicum* s. l., was carried out in 2021–2024. The distribution patterns of individuals, displayed by the Ripley function  $L(r)-r$ , were implemented in the spatstat package for the R programming language. Within the range of the genus, the occurrence frequency of populations with a random distribution type increased from north to south. In *C. laetum* and *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, which have ranges extended along geographic longitude on the Russian Plain, the populations with a contagious type of distribution of individuals were located exclusively along their northern and southern borders. Such a pattern was not observed in the species growing in the North Caucasus and mountainous Crimea. It has been shown that a random type of the spatial distribution of individuals of geophytic ephemerals indicates homogeneity and optimality of growing conditions, and any deviations from it occur as a result of the unfavorable impact of various environmental factors. At least in *Colchicum* species on the Russian Plain, not so much the microrelief, microclimate or other locally manifested environmental factors, but rather the global gradients of natural and climatic conditions across the species' range are dominant in determining the type of the distribution of individuals in populations. In those species of the genus, whose range covers mainly mountains and foothills, on the contrary, local environmental conditions probably determine the distribution type of individuals in space to a greater extent. Altitude above sea level is not a limiting factor for the distribution type of individuals in the populations of *Colchicum* species.

**Keywords:** spatial structure of populations, limiting factors, *Colchicum* s. l., European Russia

*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:** Kashin A. S., Epifanov V. S., Shilova I. V., Efimenko S. F., Murtazaliev R. A., Kondratieva A. O. Spatial structure of *Colchicum* s. l. (Colchicaceae, Liliopsida) populations in European Russia. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 3, pp. 300–317 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-300-317>

✉ *Corresponding author:* Botanical Garden of Saratov State University, Russia.

*ORCID and e-mail addresses:* Alexandr S. Kashin: <https://orcid.org/0000-0002-2342-2172>, kashinas2@yandex.ru; Vladimir S. Epifanov: <https://orcid.org/0009-0007-5229-8151>, epifanov.v2015@yandex.ru; Irina V. Shilova: <https://orcid.org/0000-0002-9828-4229>, schiva1952@yandex.ru; Saveliy F. Efimenko: <https://orcid.org/0009-0007-7828-9499>, savchik.efimenko@mail.ru; Ramazan A. Murtazaliev: <https://orcid.org/0000-0002-2895-213X>, murtazaliev.ra@yandex.ru; Anna O. Kondratieva: <https://orcid.org/0000-0001-5000-8914>, popova.ao@mail.ru.

Обзорная статья

УДК 616.98:578.8(470.44)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-318-333>

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ В РАЗВИТИИ ВЗГЛЯДОВ НА ДЕРАТИЗАЦИЮ И ДЕЗИНСЕКЦИЮ В ОЧАГАХ ИНФЕКЦИОННЫХ БОЛЕЗНЕЙ

А. Н. Матросов ✉, А. А. Кузнецов

*Российский научно-исследовательский противочумный институт «Микроб»*

*Роспотребнадзора*

*Россия, 410005, г. Саратов, ул. Университетская, д. 46*

Поступила в редакцию 04.10.2024 г., после доработки 19.12.2024 г., принята 14.01.2025 г., опубликована 15.10.2025 г.

**Аннотация.** Дератизация и дезинсекция до настоящего времени остаются наиболее востребованными разделами в комплексе профилактики зоонозов. На основе современных знаний о популяционной экологии носителей и переносчиков болезней разработана и внедрена в медицинскую практику концепция, предусматривающая необходимость учета экологических аспектов применения методов и способов контроля численности резервуарных видов животных, обеспечивающих безопасность и эффективность используемых методов и средств. Концепция включает проведение предварительного эпизоотологического обследования в очагах инфекционных болезней, отказ от практики широкомасштабных обработок территорий химическими средствами, разрушение и ликвидацию среды обитания целевых видов на объектах и территориях риска инфицирования населения, эпидемиологическую направленность при планировании и проведении родентицидных и инсектицидных обработок, обеспечение природоохранных мер и сохранение биологического разнообразия природных экосистем.

**Ключевые слова:** экология, очаги инфекционных болезней, профилактика, дератизация, дезинсекция, заболеваемость населения

*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.** Матросов А. Н., Кузнецов А. А. Экологические аспекты в развитии взглядов на дератизацию и дезинсекцию в очагах инфекционных болезней // Поволжский экологический журнал. 2025. № 3. С. 318 – 333. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-318-333>

---

✉ Для корреспонденции. Лаборатория эпизоотологического мониторинга Российского научно-исследовательского противочумного института «Микроб».

ORCID и e-mail адреса: Матросов Александр Николаевич: <https://orcid.org/0000-0003-4893-7188>, [anmatrosova@mail.ru](mailto:anmatrosova@mail.ru); Кузнецов Александр Александрович: <https://orcid.org/0000-0002-0677-4846>, [sansanych-50@mail.ru](mailto:sansanych-50@mail.ru).

## ВВЕДЕНИЕ

В XX в. в результате «великой индустриальной революции» медики получили возможность препятствовать широкому распространению таких особо опасных болезней, как чума, малярия, энцефалиты, геморрагические лихорадки, тифы и др. с помощью различных физических, химических и биологических способов устранения заразного начала. Бурное развитие химии привело к созданию искусственных средств уничтожения вирусов, бактерий, грибов, простейших и гельминтов – возбудителей зоонозов, а также мелких млекопитающих, прежде всего грызунов, и кровососущих членистоногих – хранителей и переносчиков возбудителей инфекций (Kozakevich et al., 1958; Kucheruk, 1964; Vashkov et al., 1965). Успехи медицинской химии в начальный период произвели эффект эйфории: даже у медицинской общественности создалось впечатление, что появился шанс в короткие сроки избавиться от опасных инфекционных болезней в мире в результате истребления не только их возбудителей, но и резервуарных животных, участвующих в их сохранении и распространении (Zabolotny, 1927; Kalabukhov, 1949; Fedorov et al., 1955; Kartman, Lonegran, 1955; Rall, 1960; Fenyuk, 1968; Cavanaugh et al., 1969; Naumov et al., 1972; Vashkov et al., 1974; Eigelis, 1980). Достаточно скоро пришло осознание опасного воздействия химических веществ на популяции диких и домашних животных, на здоровье самого человека. Большие количества токсических пестицидов накапливаются в почве, воде, воздухе, в организме животных и растений (Smith, Allen, 1954; Carson, 1963; Barnett, 1969; Dajor, 1972; Fedorov, Yablokov, 1999). Массовое применение химических средств в промышленности, сельском и лесном хозяйстве, в здравоохранении усугубило загрязнение природной среды, способности которой к разложению ксенобиотиков оказались не безграничными (Ehrlich, Birch, 1967; Voronova et al., 1972). Кроме того, в популяциях проблемных видов животных было обнаружено появление резистентных особей и популяций, устойчивых к воздействию инсектицидов и родентицидов (Brown, 1960; Drummond, Rennison, 1973; Roslavitseva, 1988; Rylnikov, Roslavitseva, 1990). В этой связи до настоящего времени опасность появления новых болезней и возвращения старых нозологий остаётся актуальной проблемой, требующей контроля и разработки мер управления эпидемиологическими рисками (Siegrist, 1999; Cher-kassky, 2007).

### **Формирование взглядов на меры борьбы с резервуарными животными на примере чумы**

Развитие взглядов на использование химических средств борьбы с носителями и переносчиками инфекционных болезней можно проследить на примере чумы – одной из наиболее опасных и хорошо изученных природно-очаговых болезней (Popova, Kutyrev, 2021). В своей истории человечество трижды столкнулось с пандемическим распространением этой инфекции, уносившей миллионы жизней населения планеты в VI, XIII и XIX – XX вв. Между пандемиями в каждом столетии развивались её эпидемические проявления, охватив в исторический период все материки, исключая Антарктиду. В 1894 г. французским врачом А. Иерсином при исследованиях в Юго-Восточной Азии был открыт возбудитель чумы, что положило начало изучения этой болезни во всем мире. Большое значение в эпидемио-

логии и эпизоотологии чумы имели результаты работы и научной деятельности российских исследователей – Д. К. Заболотного, И. Ф. Гамалеи, И. Г. Иоффа, Б. К. Фенюка, И. Ф. Жовтого, Ю. М. Ралля, Н. П. Наумова и других. В начале прошлого столетия академиком Е. Н. Павловским на основе изучения трансмиссивных зоонозов в Средней Азии, Закавказье, Крыму и на Дальнем Востоке были сформулированы основные положения учения о природной очаговости инфекционных болезней (Pavlovsky, 1939), получившего мировое признание. Его развитие дало толчок к массовому привлечению зоологов к поиску и изучению очагов чумы, в результате чего на территории Советского Союза уже к середине XX в. было выделено около 40 природных очагов чумы на Кавказе, в Прикаспии, Средней Азии и в Сибири (Fedorov et al., 1955; Rall, 1958, 1960).

В 20 – 40-е гг. XX в. на фоне эпидемических осложнений в природных очагах чумы стали разрабатывать и внедрять методы борьбы с сурками, сусликами, песчанками, крысами и мышами с помощью высокотоксичных препаратов: цианплав, хлорпикрина, сероуглерода, флюоридов, мышьяковистых солей, сернокислого таллия, фторацетатов натрия и бария и др. С 1946 г. эти яды были заменены на менее токсичный препарат – фосфид цинка, используемый в качестве действующего вещества в пищевых приманках. Благодаря своим свойствам (стабильности при хранении, высокой зооцидной активности, отсутствию вторичных отравлений у нецелевых видов животных) этот яд острого действия на долгие годы стал препаратом «первого выбора» в медицинской практике. Позднее в профилактических и противоэпидемических целях в очагах зоонозов, носителями которых являются грызуны и другие мелкие млекопитающие, также стали применять химические средства на основе органических соединений – альфа-нафтилтиомочевины и аминостигмина, обладающих избирательной активностью в отношении синантропных грызунов. С конца 1980-х гг. в СССР для медицинской дератизации стали широко использовать малотоксичные препараты из группы антикоагулянтов крови (Grolleau, 1983; Rylnikov, Zvonarev, 1986; Bykovsky et al., 1990; Survillo, Korneev, 1993; Jain, Khare, 2004). Достаточно обоснованными с экологической точки зрения были разработки противоэпидемических мероприятий с привязкой к участкам стойкой энзоотии чумы (Naumov et al., 1972), что в последующем всегда учитывалось при их планировании и проведении. Во всех случаях при применении родентицидных средств наблюдались случайные отравления нецелевых видов теплокровных, вызывающие массовый падеж диких и домашних животных (Nekipelov, Zhovty, 1959; Shilova, 1972, 1993, 2005; Burdelov et al., 1981; Shevchenko, Dubyansky, 1988; Pucek, 1989; Ochirov et al., 2000; Erofeeva et al., 2023).

До середины XX столетия в противочумной практике, несмотря на выявление роли блох – переносчиков заразного начала при чуме с конца XIX – XX вв. (Ogata, 1897; Simond, 1898; Verzhbitsky, 1904; Bacot, Martin, 1914; Hirst, 1927, 1933; Golov, Ioff, 1928; Eskey, Haas, 1940; Ioff, 1941; Blanc, Baltazard, 1942; Douglas, Wheeler, 1943; Burroughs, 1947; Zhovty, 1959; Vashchenok, 1988 и др.), основное внимание уделяли борьбе с грызунами – носителями чумного микроба. Считалось, что насекомые, в связи с короткой продолжительностью жизни, не могут длительно сохранять возбудителя в природных очагах, и их истребление не будет снижать активность эпизоотий (Kalabukhov, 1949; Fenyuk, 1968 и др.). В процессе развития зна-

ний по эпизоотологии чумы это положение было переосмыслено. С 1960-х гг. для снижения эпизоотической активности очагов чумы стали разрабатывать и использовать методы борьбы с переносчиками – блохами, что оказалось более обоснованным и эффективным. С этими целями использовали высокотоксичные препараты хлорорганических и фосфорорганических соединений, впоследствии замененные на менее токсичные препараты из групп пиретроидов, фенилпиразолов, пирролов и др. (Barnes, Kartman, 1960; Novokreschenova, 1962; Vashkov et al., 1965; Deoras, 1968; Zhovty, Kirillov, 1970; Ryckman, 1971; Zhovty, 1973; Chang, Plapp, 1983; Protopopyan, 1986; Colliot et al., 1992; Dryden et al., 2000; Metzger, Rust, 2002). Исследования показали, что истребление в очагах чумы только грызунов может приводить к эпидемическим осложнениям, провоцируя нападение голодных инфицированных блох на домашних животных и человека. Зачастую это оказывалось причиной заболеваний людей (Ioff, 1941; Bibikova, Klassovsky, 1974; Starozhitskaya et al., 1983; Khrulev, 1983; Knyazeva, 1986).

### **Физические методы борьбы с животными, имеющими медицинское значение**

Альтернативным вариантом снижения численности проблемных видов грызунов и кровососущих членистоногих является физический метод борьбы с ними с помощью орудий лова, электрических устройств, газовых и световых ловушек-уничтожителей насекомых. Механические орудия отлова грызунов издавна применяются населением в профилактических целях для предупреждения их массового размножения и расселения. На небольшом числе объектов их можно использовать как постоянные точки (линии) ловушек, что требует регулярной проверки и перезарядки. При работе в эпидемических очагах зооантропонозов из-за низкой производительности они не востребованы. Электрические, акустические и световые устройства: защитные дератизационные системы, ультразвуковые и электромагнитные излучатели используют для отпугивания синантропных грызунов и насекомых, что не решает проблемы ликвидации эпидемических очагов (Mikhailov, Kozlov, 2008; Surinsky, Kozlov, 2018). Кроме того, такие приспособления требуют постоянного обслуживания, дороги в эксплуатации. Животные по окончании сеанса работы таких устройств возвращаются на объект. Для снижения численности кровососущих летающих насекомых показано применение различного типа электрических, газовых и световых ловушек-уничтожителей, но их использование ограничивается кратковременностью воздействия, небольшим радиусом действия. При постоянном их использовании на объекте такие проблемы устраняются.

### **Биологические методы контроля численности носителей и переносчиков инфекционных болезней**

С середины прошлого века под прессом обоснованной критики неумеренного использования химических методов борьбы с носителями и переносчиками болезней, сельскохозяйственными и лесными вредителями, другими проблемными видами животных, начались исследования в области использования биологических методов контроля. Достаточно заманчивым было привлечение естественных врагов грызунов и кровососущих членистоногих. Такие попытки, в ряде случаев



успешные, были известны с конца XIX – начала XX в. и продолжают разрабатываться в новейшей истории. Обнадеживающие результаты были получены при применении патогенных бактериальных и вирусных культур микроорганизмов для борьбы с мелкими млекопитающими и паразитическими членистоногими (Gama-  
lea, 1902; Merezhkovsky, 1923; Zasukhin et al., 1936; Prokhorov, 1951; Polozhentsev, 1954; Sweetman, 1958; Franz, 1961; Brinck-Lindroth, Smit, 1973; Kandybin, 1974; Coppel, Mertins, 1977; Dubitsky, 1978; Bykovskii, Kandybin, 1988; Zhung, Gill, 2002). В 1961 г. ВОЗ начала осуществлять специальную программу по изучению патогенных и хищных для членистоногих организмов. Хорошо зарекомендовали себя препараты на основе спорокристаллического комплекса штамма *Bacillus thuringiensis*. Были получены данные о том, что для борьбы с насекомыми можно использовать также 5 видов рода *Bacillus*, представителей семейств Enterobacteriaceae (сальмонеллы, шигеллы, кишечная группа бактерий), Lactobacteriaceae (молочно-кислые бактерии), Micrococcaceae, Pseudomonadaceae. В природе широко распространены полостные черви-нематоды семейств Mermithidae и Steinememati-  
dae, паразитирующие в личинках комаров, в организме паукообразных. На блохах в массе паразитируют тироглифоидные клещи, вызывающие кастрацию самцов. Большое количество блох в норах млекопитающих поедается хищными клещами, пауками, жуками семейства Staphylinidae (Flegontova, 1938; Akopyan, 1961; Rubtsov, 1981). В результате исследований было определено, что в ряде случаев применение таких средств дает хороший эффект. Известны успешные эксперименты по уничтожению грызунов с помощью культур сальмонелл, вирусов миксоматоза, бактерий тифа грызунов и др. При использовании этого метода обнаружили, что такие искусственные эпизоотии могут расширяться далеко за пределы обработанных участков. Выяснилось, что помимо дороговизны, технологических сложностей производства и применения микробиологических средств, у зверьков вырабатывается иммунитет к этим препаратам. Были отмечены случаи заражения людей и домашних животных в местах применения вирусных и бактериальных препаратов. По этим причинам в 1968 г. ВОЗ приняла решение о запрещении применения сальмонелл в родентицидных целях.

Попытки привлечения хищных млекопитающих – кошек, собак, хорей, мангу-  
стов, варанов, сов, ястребов, соколов и др. для борьбы с крысами и мышами также не всегда оказывались успешными. Пришли к выводу, что широкое внедрение биологических методов в медицинскую практику ограничено соображениями биологической безопасности. В природе все сбалансировано, и искусственное внесение новых штаммов микроорганизмов, паразитов и хищников может в любой момент выйти из-под контроля и привести к непредсказуемым последствиям (Shilova, 1993). По этим причинам биологические средства имеют ограниченное применение. Их можно использовать с профилактическими целями, но в случаях экстренных противоэпидемических мер это нецелесообразно.

### **Биохимические методы борьбы с носителями и переносчиками инфекционных болезней**

С конца XX в. успехи микробиологии, биохимии и генетики навели исследо-  
вателей на поиски методов искусственной регуляции численности проблемных

видов животных, направленных на нарушение гомеостаза их популяций (Viktorov, 1975; Averill, 1976; Shilova, Shilov, 1979; Filippovich, Kutuzova, 1985; Sharov, 1985; Marsh, 1988 и др.). Были разработаны и испытаны методы половой стерилизации проблемных видов животных, стрессирования зверьков в группировках нейрорепелликами, воздействия на популяции феромонами, гормональными препаратами, ингибиторами синтеза хитина, способами индуцирования летальных мутаций и др. (Wigglesworth, 1964; Motoba et al., 1992; Yamamoto, Miyamoto, 1998; Roslavl'tseva, 2000).

Указанные методы снижения численности резервуарных животных в очагах инфекционных болезней достаточно трудозатратны и дороги, их последствия не всегда могут контролироваться, в связи с чем они не нашли широкого применения в медицинской практике. Как правило, они используются в сочетании с другими методами контроля численности животных, имеющих медицинское значение.

### **Нарушение среды обитания носителей и переносчиков инфекционных болезней**

С. А. Шилова, много лет изучавшая методы борьбы с проблемными видами животных, предложила концепцию управления их численностью с помощью мероприятий, нарушающих условия обитания таких «целевых» групп и видов (Shilova, 1993). Во многих случаях профилактические меры, направленные на устранение благоприятной среды для жизни, размножения и расселения таких животных с помощью комплекса санитарно-гигиенических и санитарно-технических технологий, обеспечивают длительный противоэпизоотический и противоэпидемический эффект без использования дорогостоящих и, в ряде случаев, неконтролируемых негативных последствий применения химических и биологических средств дезинсекции и дератизации в очагах инфекционных болезней. Внимание к экологическим аспектам регуляции численности в конце XX в. получило освещение в исследованиях медицинских зоологов и экологов, занимающихся проблемами охраны природы, загрязнения природной и среды обитания человека ксенобиотиками, сохранения биологического разнообразия естественных биоценозов (Kuznetsov, 1985; Davis, 1988; Konev, 1989; Shilova, 1993; Toshchigin et al., 2000; Shchipanov, 2001, 2002; Shekarova, 2005; Belik, 2009; Erofeeva et al., 2023).

### **Современные подходы к дератизации и дезинсекции в очагах инфекционных болезней**

Численность носителей и переносчиков является одним из основных факторов природной очаговости зооантропонозов (Zabolotny, 1927; Ioff, 1941; Kalabukhov, 1949; Rall, 1960; Kucheruk, 1965; Vashkov et al., 1974; Protopopyan, 1986; Dyatlov, 2001; Meka-Mechenko et al., 2024; Magerramov et al., 2025). В настоящее время в природных очагах инфекционных болезней дезинсекция и дератизация остаются наиболее эффективными и востребованными разделами в комплексе профилактических и противоэпидемических мероприятий, направленных на предупреждение или подавление эпизоотий, предотвращение эпидемических осложнений или снижение уровня заболеваемости зооантропонозами. Во всех случаях

необходимо учитывать приоритет более действенных и малозатратных профилактических мероприятий, упреждающих развитие эпизоотий зооантропонозов без использования химических средств. Это касается, прежде всего, благоустройства населенных пунктов и их окрестностей, мест массового отдыха населения, эпидемиологически значимых объектов (предприятий пищевого производства, лечебно-профилактических и детских учреждений всех типов, транспортных средств и др.). Защита зданий и сооружений, окрестных территорий от заселения грызунами и кровососущими членистоногими, правильная агротехника на полях, мелиорация земель, своевременный вывоз и утилизация отходов, соблюдение санитарных норм при содержании домашних животных и др. лишают проблемных видов животных возможности размножаться и расселяться (Shilova, 1993; Singleton et al., 1999; Shekarova, 2005; Popova, Kutyrtev, 2021).

В современный период разработана и реализуется концепция, ограничивающая объемы химических родентицидных и инсектицидных обработок в очагах чумы и других инфекционных болезней (Matrosov et al., 2011, 2020). С целями подавления эпизоотической активности очагов не проводятся родентицидные обработки в природных биотопах против ценных промысловых видов грызунов и зайцеобразных, узкоареальных, редких и исчезающих видов животных. Меры полевой дератизации применяются только при необходимости предотвращения заражения человека в случаях резкого подъема численности полиэстральных видов крыс, мышей и полевок, провоцирующего развитие интенсивных и экстенсивных эпизоотий чумы. При планировании и проведении дератизации принимают во внимание особенности реакции популяций носителей на искусственное снижение их плотности в группировках: повышение подвижности зверьков, рост интенсивности размножения, появление устойчивости к родентицидам, явления неophobia, аверсии и др. Подчеркивается, что управление популяциями носителей зоонозов основывается на принципах популяционной экологии, учитывающих всю совокупность факторов, определяющих устойчивость популяций мелких грызунов (Shilova, 1993; Shekarova, 2005; Shchipanov, 2019). Не планируются и не осуществляются родентицидные обработки в природных биотопах на больших площадях. По экстренным показаниям в эпидемических очагах проводится дератизация на локальных участках в поселениях малого суслика, малых песчанок и полевок вокруг населенных пунктов. В природных очагах чумы основное внимание обращают на проведение полевой и поселковой дезинсекции, снижающей риски реализации трансмиссивного механизма распространения возбудителя – основного при этом зоонозе. Широкий арсенал современных методов и средств борьбы с кровососущими членистоногими обеспечивает снижение численности блох во входах нор и гнездах носителей. Это позволило снизить, а в ряде случаев предотвратить развитие эпизоотий в поселениях основных носителей, являющихся охраняемыми видами в Прикаспийском песчаном, Тувинском горном, Центрально-Кавказском и Горно-Алтайском высокогорных природных очагах чумы (Balakhonov et al., 2018; Matrosov et al., 2021; Popov et al., 2022).

В эпидемических очагах зооантропонозов, на территориях выявленных эпизоотий чумы, туляремии, геморрагической лихорадки с почечным синдромом, клещевых и комариных инфекций разной этиологии при угрозе возникновения эпи-

демических осложнений осуществляются родентицидные обработки с целями снижения численности мелких млекопитающих – носителей или прокормителей кровососущих членистоногих, имеющих медицинское значение. При этом принимают во внимание сезонные особенности обитания грызунов, погодные условия, видовую и половозрастную структуру поселений грызунов, состояние кормовой базы, репродуктивный потенциал целевых видов, подвижность и поведенческие реакции грызунов в ответ на искусственное снижение их численности и др. (Amerkhanova et al., 2023).

В отношении борьбы с иксодовыми клещами, блохами и кровососущими комарами также учитывают экологические особенности их распределения и концентрации на территории, алиментарную активность, сезонные жизненные циклы, смену генераций и прокормителей и т.д. (Nikitin, Kardash, 2009; Verzhutski et al., 2014; Roslavl'tseva, 2015; Akhmetshina et al., 2019). Серьезной проблемой является организация и проведение инсектицидных обработок против летающих кровососущих насекомых. В этой связи в настоящее время разработаны и применяются методы борьбы с комарами в природных очагах с помощью авиации и беспилотных летательных аппаратов (БПЛА) (Dremova, 2005; Zhulev, Roslavl'tseva, 2018). Эффективность дезинсекции окрыленных комаров и других летающих насекомых достаточно кратковременна. Более продолжителен эффект при использовании более безопасных биологических препаратов на основе спорокристаллического комплекса бактерии *Bacillus thuringiensis*, используемых для борьбы с личинками комаров в водоемах. Применение этого средства не наносит ущерба другим гидробионтам.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Медицинский принцип «не навреди» необходимо помнить и соблюдать во всех случаях организации и осуществления мероприятий, обеспечивающих эпидемиологическое благополучие населения, в том числе и в части регуляции численности носителей и переносчиков инфекционных болезней. До настоящего времени в нашей стране и за рубежом продолжают регистрироваться случаи массовой гибели нецелевых видов диких и домашних животных в результате неконтролируемого, непродуманного и широкого использования химических средств борьбы с проблемными видами животных, имеющих хозяйственное или медицинское значение. В 1993 г. вступила в силу международная конвенция о биологическом разнообразии, предусматривающая охрану различных форм жизни на Земле, включая экосистемы в целом, а также групп, видов и подвидов растений и животных с учетом их генетического разнообразия. Российская Федерация ратифицировала этот документ в 1995 г. На настоящее время конвенцию подписали 193 страны. Естественные причины, обуславливающие вымирание живых организмов, связанные с колебаниями климата, по-видимому, невозможно устранить. Изучение экологических факторов, применение этих знаний при планировании и проведении мер борьбы с животными, имеющими эпидемиологическое или санитарно-гигиеническое значение с помощью современных средств дератизации и дезинсекции, позволяет предотвращать, либо минимизировать ущерб, наносимый представителям нецелевых биологических видов.

# СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Akhmetshina M. B., Shashina N. I., Germant O. M. About treatment against ticks in natural biotopes. *Pest Management*, 2019, no. 4(112), pp. 8–11 (in Russian). <https://doi.org/10.25732/PM.2020.112.4.002>

Akopyan M. M. On the issue of parasitic castration of fleas. *Natural Foci of Diseases and Issues of Parasitology*. 1961, vol. 3, pp. 562–567 (in Russian).

Amerkhanova E. N., Rozhkova E. V., Skotareva M. A., Khisamiev I. I. Experience in controlling the effectiveness of barrier winter deratization on the territory of natural focus of hemorrhagic fever with renal syndrome in the Republic of Bashkortostan. *Disinfection Affairs*, 2023, no. 3, pp. 17–23 (in Russian). <https://doi.org/10.35411/2076-457X-2023-17-23>

Averill R. L. W. Chemosterilants for *Rattus exulans*. In: *The Ecology and Control of Rodents in New Zealand Nature Reserves: Proceedings of a Symposium*. Wellington, Department of Lands and Survey, 1976, pp. 213.

Bacot A. W., Martin C. Y. Observations on the mechanism of the transmission of plague by fleas. *Journal of Hygiene*, 1914, vol. 13, suppl., pp. 423–439.

Balakhonov S. V., Shchuchinov L. V., Mishchenko A. I., Matrosov A. N., Denisov A. V., Rozhdestvensky E. N., Korzun V. M., Kosilko S. A., Tagyzova S. L., Toporkov V. P., Popov N. V., Shcherbakova S. A., Kuttyrev V. V. Organization of preventive, anti-epidemic actions to decrease risks of epidemic situation complications for plague in Republic Altai. *Journal of Microbiology, Epidemiology and Immunobiology*, 2018, no. 6, pp. 85–94 (in Russian). <https://doi.org/10.36233/0372-9311-2018-6-85-94>

Barnes A. M., Kartman L. Control of plague vectors on diurnal rodents in the Sierra Nevada of California by use of insecticide bait-boxes. *Journal of Hygiene*, 1960, vol. 58, no. 3, pp. 347–355.

Barnett G. W. The effects of an acute insecticide stress on a semi-enclosed grassland ecosystem. *Ecology*, 1969, vol. 49, no. 6, pp. 1019–1035. <https://doi.org/10.2307/1934487>

Belik V. P. Impact of zinc phosphide on birds in the areas of deratization works in the XX century. *Pest Management and Problems of Biodiversity Conservation: Materials of the All-Russian Scientific and Practical Conference with international participation*. Moscow, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences Publ., 2009, pp. 11–14 (in Russian).

Bibikova V. A., Klassovsky L. N. *Plague Transmission by Fleas*. Moscow, Meditsina, 1974. 188 p. (in Russian).

Blanc G., Baltazard M. Sur le mechanism de la transmission de la pest par *Xenopsylla cheopis*. *Compte Rendu des Seances de la Societe de Biologie*, 1942, vol. 136, no. 19-20, pp. 645–647.

Brinck-Lindroth G., Smit F. G. Parasitic nematodes in fleas in Northern Scandinavia and notes on intersexuality and castration in *Amphipsylla sibirica* Wagn. *Entomologica Scandinavica*, 1973, vol. 4, pp. 302–322.

Brown A. A. Present of Insecticide Resistance in Fleas. *Bulletin of the World Health Organization*, 1960, vol. 23, no. 2-3, pp. 410.

Burdellov L.A., Koptsev L.A., Trukhachev N. N. On the side effects of measures to limit the number of gerbils with the use of poisoned grain bait. *Ekologiya i meditsinskoe znachenie peschanok fauny SSSR: tezisy dokladov II Vsesoyuznogo soveshchaniya po ekologii i meditsinskomu znacheniyu peschanok – vazhneishikh gryzunov aridnoi zony* [Ecology and Medical Importance of Gerbils in the Fauna of the USSR: Abstracts of the II All-Union Meeting on Ecology and Medical Importance of Gerbils – the Most Important Rodents of the Arid Zone]. Moscow, Institute of Epidemiology and Microbiology named after N. F. Gamaley of the USSR Academy of Medical Sciences Publ., 1981, pp. 314–315 (in Russian).

Burroughs A. L. Sylvatic plague studies. The vector efficiency of nine species of fleas compared with *Xenopsylla cheopis*. *Journal of Hygiene*, 1947, vol. 45, no. 3, pp. 371–396. <https://doi.org/10.1017/S0022172400014042>

- Bykovskii V. A., Kandybin N. V. Biological principles, development and perspectives of the bacteria and viruses. In: *Rodent Pest Management*. Boca Ration, CRC Press, 1988, pp. 378–405.
- Bykovsky V. A., Nikolaeva N. N., Segal R. L. Anticoagulant rodenticides and rodent commensals. *Agrokhimiya*, 1990, no. 6, pp. 104–124 (in Russian).
- Carson R. *Silent Spring*. London, Hamilton, 1963. 276 p.
- Cavanaugh D. C., Ryan P. F., Marshall J. D. The role of commensal rodents and their ectoparasites in the ecology and transmission of plague in South-East Asia. *Bulletin of the Wildlife Disease Association*, 1969, vol. 5, iss. 3, pp. 187–194. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-5.3.187>
- Chang C. P., Plapp F. W. DDT and pyrethroids: Receptor binding and mode of action in the house fly. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 1983, vol. 20, iss. 1, pp. 76–85. [https://doi.org/10.1016/0048-3575\(83\)90123-2](https://doi.org/10.1016/0048-3575(83)90123-2)
- Cherkassky B. L. *Risk in Epidemiology*. Moscow, Prakticheskaya meditsina, 2007. 480 p. (in Russian).
- Colliot F., Kukorowski K., Hankins D., Roberts D. Fipronil: A new soil and broad spectrum insecticide. *Brighton Crop Protection Conference – Pests and Diseases*. Brighton, 1992, pp. 29–34.
- Coppel H. C., Mertins J. W. *Biological Insect Pest Suppression*. Berlin, Springer-Verlag, 1977. 428 p.
- Dajor R. *Precis d'ecologie*. Paris, Dunod, 1972. 434 p.
- Davis D. E. Population principles. In: *Rodent Pest Management*. Boca Ration, CRC Press, 1988, pp. 171–179.
- Deoras P. Flea control. *Pesticides, Annual*, 1968, pp. 102–106.
- Douglas J. R., Wheeler C. M. Sylvatic plague studies. II. The fate of Pasteurella pestis in the flea. *The Journal of Infectious Diseases*, 1943, vol. 72, no. 1, pp. 19–30.
- Dremova V. P. *Gorodskaya ehntomologiya. Vrednye nasekomye v gorodskoi srede* [Urban Entomology. Harmful Insects in the Urban Environment]. Yekaterinburg, IzdatNaukaServis, 2005. 280 p. (in Russian).
- Drummond D., Rennison B. Identification of rodent resistance to anticoagulants. *Bulletin of the World Health Organization*, 1973, vol. 48, no. 2, pp. 254–258.
- Dryden M., Magid-Denenberg T., Bunch S. Control of fleas on naturally infested dogs and cats and in private residences with topical spot applications of fipronil or imidacloprid. *Veterinary Parasitology*, 2000, vol. 93, iss. 1, pp. 69–75. [https://doi.org/10.1016/S0304-4017\(00\)00318-6](https://doi.org/10.1016/S0304-4017(00)00318-6)
- Dubitsky A. M. *Biological Control of Bloodsucking Flies in the USSR*. Alma-Ata, Nauka, 1978. 265 p. (in Russian).
- Dyatlov A. I. Prospects for the control of plague in its natural foci. *Journal of Microbiology, Epidemiology, and Immunobiology*, 2001, no. 6, pp. 64–66 (in Russian).
- Ehrlich P. R., Birch L. C. The “balance of nature” and “population control”. *The American Naturalist*, 1967, vol. 101, no. 918, pp. 97–107. <https://doi.org/10.1086/282477>
- Eigelis Y. K. *Gryzuny Vostochnogo Zakavkaz'ya i problema ozdorovleniya mestnogo ochaga chumy* [Rodents of the Eastern Transcaucasia and the Problem of Improving the Local Plague Outbreak]. Saratov, Saratov State University Publ., 1980. 262 p. (in Russian).
- Erofeeva E. V., Surkova Ju. E., Shubkina A. V. Modern rodenticides and non-target species. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2023, no. 2, pp. 148–178 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-2-148-178>
- Eskey C. R., Haas V. H. Plague in the western part of the United States. *Public Health Bulletin*, 1940, vol. 55, no. 254, pp. 1–83.
- Fedorov L. A., Yablokov A. V. *Pesticides – a Toxic Blow to the Biosphere and Humans*. Moscow, Nauka, 1999. 462 p. (in Russian).
- Fedorov V. N., Rogozin I. I., Fenyuk B. K. *Prevention of Plague*. Moscow, Medgiz, 1955. 230 p. (in Russian).

Fenyuk B. K. Prospects of fighting the plague in the future. In: *Gryzuny i ikh ektoparazity (Ekologiya, epidemiologicheskoe znachenie, bor'ba)* [Rodents and Their Ectoparasites (Ecology, Epidemiologic Significance, Control)]. Saratov, Saratov State University Publ., 1968, pp. 307–313 (in Russian).

Filippovich Yu. B., Kutuzova N. M. Hormonal regulation of metabolism in insects. *Itogi nauki i tekhniki. Ser. Biologicheskaya khimiya*, 1985, vol. 21. 228 p. (in Russian).

Flegontova A. A. Staphylin beetles as regulators of flea abundance in burrows of *Citellus pygmaeus* Pall. *Bulletin of Microbiology, Epidemiology and Parasitology*, 1938, vol. 16, no. 1-2, pp. 135–152 (in Russian).

Franz J. M. Biological control of pest insects in Europe. *Annual Review of Entomology*, 1961, vol. 6, iss. 1, pp. 183–200. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.06.010161.001151>

Gamalea N. F. *Plague and Rats: With an Appendix of Instructions for Extermination of Rats*. Odessa, Tipografiya Yuzhno-Russkogo obshchestva pechatnogo dela, 1902. 41 p. (in Russian).

Golov D. A., Ioff I. G. On the role of rodent fleas in the South-East of the USSR in the epizootology of the plague. *Trudy I Vsesoyuznogo protivochumnogo soveshchaniya* [Proceedings of the I All-Union Anti-Plague Meeting]. Saratov, Anti-Plague Center of the South-East of the RSFSR Publ., 1928, pp. 458–462 (in Russian).

Grolleau G. Is the anticoagulant bromadiolone rodenticide dangerous for predatory animals and in particular raptors? *The Tense of Plants*, 1983, no. 1-2, pp. 219–223.

Hirst L. F. Rat-flea surveys and their use as a guide to plague preventive measures. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 1927, vol. 21, iss. 2, pp. 87–108. [https://doi.org/10.1016/S0035-9203\(27\)90047-9](https://doi.org/10.1016/S0035-9203(27)90047-9)

Hirst L. F. A rat-flea survey of Ceylon with a brief discussion of recent work on rat-flea species distribution in relation to the spread of bubonic plague in the East Indies. *Ceylon Journal of Science*, 1933, vol. 3, pt. 1, pp. 49–113.

Ioff I. G. *Voprosy ekologii blokh v svyazi s ikh epidemiologicheskim znacheniem* [Issues of Flea Ecology in Connection With Their Epidemiological Significance]. Pyatigorsk, Ordzhonikidzevskoe kraevoe izdatel'stvo, 1941. 116 p. (in Russian).

Jain S., Khare A. K. Efficacy and palatability of bromadiolone against house rats, *Rattus rattus*. *Rodent (Newsletter)*, 2004, vol. 28, no. 3–4, pp. 25–26.

Kalabukhov N. I. The significance of rodents as a factor of the foci of some infections. *Zoologicheskii zhurnal*, 1949, vol. 28, iss. 5, pp. 389–406 (in Russian).

Kandybin N. V. *Mikrobiologicheskii metod bor'by s gryzunami* [Microbiological Method of Rodent Control]. Moscow, All-Union Research Institute of Information and Technical and Economic Studies on Agriculture Publ., 1974. 60 p. (in Russian).

Kartman L., Lonegran R. P. Wild-rodent-flea control in rural areas of an enzootic plague region in Hawaii; a preliminary investigation of methods. *Bulletin of the World Health Organization*, 1955, vol. 13, no. 1, pp. 49–68.

Khrulev M. V. *Comparison of the Effectiveness of Various Methods of Plague Prevention in the Central Asian Desert Hearth*. Thesis Diss. Cand. Sci. (Med.). Saratov, 1983. 16 p. (in Russian).

Knyazeva T. V. The activity of the attack of small gopher fleas on humans in the conditions of the Caspian Northwestern plague outbreak. In: *Epidemiologiya, epizootologiya i profilaktika osobo opasnykh infektsii* [Epidemiology, Epizootology and Prophylaxis of Especially Dangerous Infections]. Saratov, Institute “Microbe”, 1986, pp. 20–25 (in Russian).

Kozakevich V. P., Domoradsky I. V., Bakhrakh E. E. *Yady, primenyaemye dlya bor'by s khranitelnyami i perenoschikami osobo opasnykh infektsii* [Poisons Used to Combat Keepers and Vectors of Especially Dangerous Infections]. Moscow, Medgiz, 1958. 156 p. (in Russian).

Konev V. I. *Ways to Improve Nonspecific Prophylaxis of Leptospirosis in Coal Mines*. Thesis Diss. Cand. Sci. (Med.). Moscow, 1989. 24 p. (in Russian).

Kuznetsov A. A. *Evaluation of the Effectiveness of the Fight Against Plague Carriers in the Volga-Ural Sands*. Thesis Diss. Dr. Sci. (Biol.). Saratov, 1985. 22 p. (in Russian).

Kucheruk V. V. *Bor'ba s gryzunami – nositelyami boleznei* [The Fight Against Rodents – Carriers of Diseases]. Moscow, Meditsina, 1964. 38 p. (in Russian).

Magerramov Sh. V., Matrosov A. N., Bocharnikova T. A., Grazhdanov A. K., Martsokha K. S., Kuznetsov A. A., Sludsky A. A., Popov N. V. Decrease in the population of the small ground squirrel – *Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1779 (Rodentia, Sciuromorpha, Sciuridae) in the Volga-Ural steppe natural focus of plague. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 1, pp. 48–63 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-1-48-63>

Marsh R. E. Chemosterilants for rodent control. In: *Rodent Pest Management*. Boca Raton, CRC Press, 1988, pp. 353–364.

Matrosov A. N., Kuznetsov A. A., Knyazeva T. V. Ecological aspects of rodent population control in natural plague foci on the territory of the Russian Federation. *Russian Journal of Ecology*, 2011, vol. 42, no. 4, pp. 283–287. <https://doi.org/10.1134/S1067413611040102>

Matrosov A. N., Kuznetsov A. A., Sludsky A. A., Ibragimov E. Sh., Abdikarimov S. T., Meka-Mechenko V. G., Berdibekov A. T., Nikitin A. Ya., Korzun V. M., Popov N. V. The role of disinsection and deratization in the framework of non-specific prophylaxis of diseases among the population in natural plague foci in the territory of the CIS countries. *Problems of Particularly Dangerous Infections*, 2020, no. 3, pp. 6–16 (in Russian). <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2020-3-6-16>

Matrosov A. N., Chipanin E. V., Nikitin A. Ya., Denisov A. V., Mishchenko A. I., Rozhdestvensky E. N., Kuznetsov A. A., Popov N. V. Efficiency of disinsection and deratization aimed at reducing epidemiologic risks in Gorno-Altayskiy high-mountain natural plague focus. *Health Risk Analysis*, 2021, no. 4, pp. 136–145 (in Russian). <https://doi.org/10.21668/health.risk/2021.4.15>

Meka-Mechenko V. G., Sadovskaya V. P. Results of monitoring the prevalence and number of carriers, fleas of the great gerbil and epizootological survey in the territory of natural plague foci of Kazakhstan in 2023. *Especially Dangerous Infections and Biological Safety*, Almaty, 2024, no. 8–9, pp. 58–74 (in Russian).

Merezhkovsky S. S. *The Results of the Mass Application of Cultures of Danich bacilli for the Extermination of Rats*. Petrograd, Bacteriological Laboratory of the 2nd State Chemical-Pharmaceutical Plant b. “Sopitaf” Publ., 1923. 24 p. (in Russian).

Metzger M. E., Rust M. K. Laboratory evaluation of fipronil and imidacloprid topical insecticides for control of the plague vector *Oropsylla montana* (Siphonaptera: Ceratophyllidae) on California ground squirrels (Rodentia: Sciuridae). *Journal of Medical Entomology*, 2002, vol. 39, iss. 1, pp. 152–161. <https://doi.org/10.1603/0022-2585-39.1.152>

Mikhailov L. M., Kozlov A. V. Substantiation of technology and technical means for repelling and destroying rodents in the agro-industrial complex. *Bulletin of Tyumen State Agricultural Academy*, 2008, no. 1(4), pp. 106–109 (in Russian).

Motoba R., Suzuki T., Uchida M. Effect of a new acaricide, fenpyroximate, on energy metabolism and mitochondrial morphology in adult female *Tetranychus urticae* (two-spotted spider mite). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 1992, vol. 43, iss. 1, pp. 37–44. [https://doi.org/10.1016/0048-3575\(92\)90017-T](https://doi.org/10.1016/0048-3575(92)90017-T)

Naumov N. P., Lobachev V. S., Smirin V. M. *Recommendations for the Improvement of the Central Asian Plain (Desert) Hearth of the Plague*. Moscow, Moscow University Press, 1972. 101 p. (in Russian).

Nekipelov N. V., Zhovty I. F. Protection of useful rodents from destruction during antiepidemic measures. *Okhrana prirody Sibiri: materialy Pervoi Sibirskoi konferentsii* [Nature Conservation in Siberia: Proceedings of the First Siberian Conference]. Irkutsk, Knizhnoe izdatel'stvo, 1959, pp. 53–56 (in Russian).



Nikitin A. Ya., Kardash A. I. The possibility of using certain pyrethroids for the prevention of plague in natural foci of gopher-type bacteria. *Medical Parasitology and Parasitic Diseases*, 2009, no. 4, pp. 42–44 (in Russian).

Novokreschenova N. S. *Ecological Substantiation of the Fight Against Bugs in the Burrows of the Small Gopher and the Big Gerbil*. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Leningrad, 1962. 19 p. (in Russian).

Ochirov Yu. D., Vasiliev G. I., Kuraev A. M., Oskina L. A., Nikitin A. Ya. Qualitative and quantitative changes in populations of plague vectors and non-target objects under the influence of chemical treatments. *Quarantine and Zoonotic Infections in Kazakhstan*. Almaty, 2000, no. 2, pp. 173–175 (in Russian).

Ogata M. Ueber die Pestepidemia in Formosa. *Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde*, 1897, Bd. 21, S. 769–777.

Pavlovsky E. N. Natural foci of infectious and parasitic diseases. *Bulletin of the Academy of Sciences of the USSR*, 1939, vol. 10, pp. 98–108 (in Russian).

Polozhentsev P. A. Helminths of insects (nematodes and gordeids). *Helminthological Laboratory of the USSR Academy of Sciences*, 1954, vol. 7, pp. 282–303 (in Russian).

Popov N. V., Karnaukhov I. G., Kuznetsov A. A., Matrosov A. N., Safronov V. A., Porshakov A. M., Ivanova A. V., Martsokha K. S., Korzun V. M., Verzhutsky D. B., Chipanin E. V., Lopatin A. A., Dubyansky V. M., Ashibokov U. M., Gazieva A. Yu., Zenkevich E. S., Balakhonov S. V., Kulichenko A. N., Kutyrev V. V. Enhancement of epidemiological surveillance in natural plague foci of the Russian Federation and forecast of epizootic activity for 2022. *Problems of Particularly Dangerous Infections*, 2022, no.1, pp. 35–42 (in Russian). <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2022-1-35-42>

Popova A. Yu., Kutyrev V. V., ed. *Specific Plague Prevention: Status and Prospects*. Saratov, Amirit, 2021. 304 p. (in Russian).

Prokhorov M. I. *Bakteriologicheskii metod bor'by s myshevidnymi gryzunami* [Bacteriological Method of Control of Mouse-like Rodents]. Moscow, Leningrad, Gosudarstvennoe izdatel'stvo sel'skokhozyaistvennoi literatury, 1951. 84 p. (in Russian).

Protopopyan M. G. Field disinfection in natural foci of the plague of the USSR. In: *Epidemiologiya, epizootologiya i profilaktika osobo opasnykh infektsii* [Epidemiology, Epizootology and Prophylaxis of Especially Dangerous Infections]. Saratov, Institute “Microbe”, 1986, pp. 55–68 (in Russian).

Pucek Z. A preliminary report on the threatened rodents in Europe. *Rodents*, 1989, no. 4, pp. 26–32.

Rall Yu. M. *Leksii po epizootologii chumy* [Lectures on Epizootology of Plague]. Stavropol, Knizhnoe izdatel'stvo, 1958. 243 p. (in Russian).

Rall Yu. M. *Gryzuny i prirodnye ochagi chumy* [Rodents and Natural Foci of Plague]. Moscow, Leningrad, Medgiz, 1960. 224 p. (in Russian).

Roslavtseva S. A. The spread of insecticide-resistant arthropod populations in the world. *Agrokimiya*, 1988, no. 2, pp. 121–136 (in Russian).

Roslavtseva S. A. Neonicotinoids – a new promising group of insecticides. *Agrokimiya*, 2000, no. 1, pp. 49–52. (in Russian).

Roslavtseva S. A. *Izbrannye leksii po meditsinskoj dezinfektsii* [Selected Lectures on Medical Disinfection]. Moscow, NIIDezinfektologii Rospotrebnadzora Publ., 2015. 204 p. (in Russian).

Rubtsov I. A. *Parazity i vragi blokh* [Parasites and Foes of Fleas]. Leningrad, Nauka, 1981. 101 p. (in Russian).

Ryckman R. E. Plague vector studies. IV. A comparison of insecticide application techniques for flea control on ground squirrels. *Journal of Medical Entomology*, 1971, vol. 8, iss. 6, pp. 671–674. <https://doi.org/10.1093/jmedent/8.6.671>

Rylnikov V. A., Zvonarev A. V. Analysis of the population of gray rats in the process of their extermination by anticoagulants. *Seraya krysa* [Gray Rat]. Moscow, USSR Academy of Sciences Publ., 1986, vol. 2, pp. 116–139 (in Russian).

Rylnikov V. A., Roslavtseva S. A. On the issue of rodent resistance to rodenticides. *Agrokhimiya*, 1990, no. 2, pp. 152–156 (in Russian).

Sharov A. A. Management of populations of harmful insects taking into account the natural mechanisms of population dynamics. *Zoologicheskii zhurnal*, 1985, vol. 64, no. 9, pp. 1298–1309 (in Russian).

Shchipanov N. A. *Ecological Bases of Small Mammal Population Management. Selected lectures*. Moscow, Grif & Co., 2001. 182 p. (in Russian).

Shchipanov N. A. Functional organization of population: An approach to studying of population survivability. Applied aspects (Small mammals as example). *Zoologicheskii zhurnal*, 2002, vol. 81, iss. 9, pp. 1048–1077 (in Russian).

Shchipanov N. A. Population resilience of small mammals. Why it is important and what it depends on? *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2019, no. 4, pp. 503–523. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-4-503-523>

Shevchenko V. L., Dubyansky M. A. On cases of bird poisoning with zinc phosphide-treated grain bait. *Ekologiya*, 1988, no. 1, pp. 85–87 (in Russian).

Shekarova O. N. Ecologically sound control of the number (management) of rodent pests. *RET-info*, 2005, no. 1 (53), pp. 47–50 (in Russian).

Shilova S. A. The problem of the side harmful effects of pesticides in field medical disinfection. In: *Vliyanie pestitsidov na dikikh zhivotnykh* [The Effect of Pesticides on Wild Animals]. Moscow, TSBNTIleskhoza, 1972, pp. 75–82 (in Russian).

Shilova S. A. *Population Ecology as a Base for Small Mammal Control*. Moscow, Nauka, 1993. 201 p. (in Russian).

Shilova S. A. Biological diversity and control of the number of “problematic” animal species: compromises, contradictions, prospects. *RET-info*, 2005, no. 4 (56), pp. 8–10 (in Russian).

Shilova S. A., Shilov I. A. Modern population ecology and problems of population control of small mammals. *Zoologicheskii zhurnal*, 1979, vol. 58, no. 7, pp. 1042–1046 (in Russian).

Siegrist D. W. The threat of biological attack: Why concern now? *Emerging Infectious Diseases*, 1999, vol. 5, no. 4, pp. 567–570. <https://doi.org/10.3201/eid0504.990407>

Simond P. La propagation de la peste. *Annales de l'Institut Pasteur*, 1898, vol. 64, no. 5, pp. 713–915.

Singleton G. R., Leirs H., Hinds L. A., Zhibin Z. Ecologically-based management of rodent pest: Reevaluating our approach to an old problem. In: *Ecologically-based Management of Rodent Pest*. Canberra, Australian Centre for International Agricultural Research, 1999, pp. 17–29.

Smith R. F., Allen W. W. Insect control and the balance of nature. *Scientific American Magazine*. 1954, vol. 190, no. 6, pp. 38–42. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0654-38>

Starozhitskaya G. S., Rassokhina O. S., Knyazeva T. V. Assessment of the epidemiological significance of fleas of different species by their ability to feed on human blood. *Profilaktika prirodnoochagovykh infektsii: tezisy dokladov Vsesoyuznoi nauchno-prakticheskoi konferentsii* [Prophylaxis of Natural Focal Infections: Theses of Reports of the All-Union Scientific-Practical Conference]. Stavropol, Research Anti-Plague Institute of the Caucasus and Transcaucasia Publ., 1983, pp. 269–272 (in Russian).

Surinsky D. O., Kozlov A. V. Effective ultrasonic rodent repeller. *Selskiy Mechanizator*, 2018, no. 12, pp. 26–27 (in Russian).

Survillo A. V., Korneev G. A. Problems of nonspecific prophylaxis in natural foci of plague at the present stage. *Disinfection Affairs*, 1993, iss. 2-3, pp. 29–32 (in Russian).

Sweetman H. L. *The Principles of Biological Control. Interrelation of Hosts and Pests and Utilization in Regulation of Animal and Plant Population*. Dubuque, Brown, 1958. 560 p.

Toshchigin Yu. V., Ryl'nikov V. A., Ivanitskaya E. G. Improvement and improvement of the ncy of deratization by using special containers. *RET-info*, 2000, no. 1 (33), pp. 48–52 (in Russian).

Vashkov V. I., Sukhova M. N., Kerbabaev E. B., Schneider E. V. *Insecticides and Their Application in Medical Practice. Insecticides and Their Application in Medical Practice*. Moscow, Meditsina, 1965. 524 p. (in Russian).

Vashkov V. I., Vishnyakov S. V., Polezhaev V. G., Toshchigin Yu. V., Turov I. S. *Insektitsidy i ikh primeneniye v meditsinskoj praktike* [Rodent Control in Cities and Settlements of Rural Areas]. Moscow, Meditsina, 1974. 256 p. (in Russian).

Vashchenok V. S. *Blokhi (Siphonaptera) – perenoshchiki vozbuditelei boleznei cheloveka i zhivotnykh* [Fleas (Siphonaptera) – Vectors of Pathogens of Human and Animal Diseases]. Leningrad, Nauka, 1988. 160 p. (in Russian).

Verzhbitsky D. T. *On the Role of Insects in the Epidemiology of Plague: Experimental Studies on Fleas: Pulex irritans, P. canis, P. felis, Typhlopsylla musculi and Bedbugs: Cimex lectularius*. Diss. Dr. Sci. (Med.). Kronstadt, 1904. 160 p. (in Russian).

Verzhutski D. B., Nikitin A. Ya., Kovaleva N. I., Galatsevich N. F., Chumakova N. A., Tkachenko S. V., Chumakov A. V. Main results of preventive disinfection measures in the Sagil valley (Tyva natural plague focus). *Far Eastern Journal of Infectious Pathology*, 2014, no. 25, pp. 18–22 (in Russian).

Viktorov G. A. Dynamics of the number of animals and its management. *Zoologicheskii zhurnal*, 1975, vol. 54, no. 6, pp. 721–724 (in Russian).

Voronova L. D., Denisova A. V., Shilova S. A., Sedykh E. L., Smirnov A. A. Sevin distribution in forest biocenosis and its effect on forest fauna. *Vliyanie pestitsidov na dikikh zhivotnykh* [The Effect of Pesticides on Wild Animals]. Moscow, TSBNTIleskhoza, 1972, pp. 67–74 (in Russian).

Wigglesworth V. B. The hormonal regulation of growth and reproduction in insects. *Advances in Insect Physiology*, 1964, vol. 2, pp. 247–336. [https://doi.org/10.1016/s0065-2806\(08\)60076-4](https://doi.org/10.1016/s0065-2806(08)60076-4)

Yamamoto I., Miyamoto T. Neonicotinoid biochemical mode of action. In: *Books of Abstracts of 9th International Congress on Pesticide Chemistry*. London, Royal Society of Chemistry, 1998, pp. 4B-011.

Zabolotny D. K. Plague. *Fundamentals of Epidemiology*. Moscow, Leningrad, Gosudarstvennoe izdatel'stvo, 1927, vol. 1, pp. 186–203 (in Russian).

Zasukhin D. N., Ioff I. G., Tiflov V. E. Materials for the study of parasites and enemies of fleas. *Bulletin of Microbiology, Epidemiology and Parasitology*, 1936, vol. 15, no. 1, pp. 24–44 (in Russian).

Zhovty I. F. Some issues of flea ecology in connection with their epizootological significance. *Prirodnaya ochagovost' i epidemiologiya osobo opasnykh infektsionnykh zabolevanii* [Natural Foci and Epidemiology of Especially Dangerous Infectious Diseases]. Saratov, State Research Institute of Microbiology and Epidemiology of the South-East of the USSR “Microb” Publ., 1959, pp. 170–180 (in Russian).

Zhovty I. F. Pest control of rodent burrows – the leading method of prevention in Siberian natural foci of plague. In: *Profilaktika chumy v prirodnnykh ochagakh* [Prevention of Plague in Natural Foci]. Saratov, All-Union Scientific and Research Anti-Plague Institute “Microbe” Publ., 1973, pp. 197–199 (in Russian).

Zhovty I. F., Kirillov V. V. Ecological features of fleas and the place of pest control in the prevention of plague and rehabilitation of Siberian foci. *Problems of Particularly Dangerous Infections*, 1970, vol. 1, pp. 60–63 (in Russian).

Zhulev A. I., Roslavyteva S. A. *The use of Aviation for Medical Disinfection (Technology, Application Experience)*. Moscow, Gigiena Plus, 2018. 136 p. (in Russian).

Zhung M., Gill S. S. Mode of Action of *Bacillus thuringiensis* toxins. In: Voss G., Ramos G., eds. *Chemistry of Crop Protection: Progress and Prospects in Science and Regulation*. Basel, Wiley-VCH, 2002, pp. 213–234. <https://doi.org/10.1002/3527602038.ch17>

Review

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-318-333>

## Ecological aspects in the development of views at deratization and disinfection in foci of infectious diseases

A. N. Matrosov , A. A. Kuznetsov

*Russian Research Anti-Plague Institute "Microbe"  
46 Universitetskaya St., Saratov 410005, Russia*

Received: October 4, 2024 / December 19, 2024 / accepted: January 14, 2025 / published: October 15, 2025

**Abstract.** Deratization and disinsection remain the most in-demand tools in the complex of zoonotic disease prevention to this day. Based on modern knowledge of the population ecology of the carriers and vectors of diseases, a concept has been developed and introduced into medical practice that takes into account the environmental factors of use of the methods and ways to control the numbers of reservoir animal species, ensuring the safety and effectiveness of the techniques applied. The concept includes a preliminary epizootiological survey in infectious disease foci; waiver of the practice of large-scale treatment of territories with chemicals, as well as destruction and elimination of the habitat of the target species on the premises and territories at risk of infection of the population; epidemiological focus in planning and conducting rodenticide and insecticide treatments; ensuring environmental protection measures and preserving the biological diversity of natural ecosystems.

**Keywords:** ecology, infectious disease foci, prevention, deratization, disinsection, morbidity rates among the population

*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:** Matrosov A. N., Kuznetsov A. A. Ecological aspects in the development of views at deratization and disinfection in foci of infectious diseases. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 3, pp. 318–333 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-318-333>

---

 *Corresponding author:* Laboratory of Epizootiological Monitoring of the Russian Research Anti-Plague Institute "Microbe", Russia.

*ORCID and e-mail addresses:* Alexander N. Matrosov: <https://orcid.org/0000-0003-4893-7188>, [anmatrosov@mail.ru](mailto:anmatrosov@mail.ru); Alexander A. Kuznetsov: <https://orcid.org/0000-0002-0677-4846>, [sansanych-50@mail.ru](mailto:sansanych-50@mail.ru).

Оригинальная статья

УДК 575.174.015.3:598.265.1

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-334-343>

## ХРОНО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРОЯВЛЕНИЯ ОКРАСОЧНОГО ПОЛИМОРФИЗМА У СИЗОГО ГОЛУБЯ – *COLUMBA LIVIA* (COLUMBIDAE, AVES) НА ТЕРРИТОРИИ УРАЛА И ПРЕДУРАЛЬЯ

О. В. Полявина ✉, Ю. О. Зяблова

*Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал)  
ФГАОУ ВО «Уральский государственный педагогический университет»  
Россия, 622031, г. Нижний Тагил, ул. Красногвардейская, д. 57*

Поступила в редакцию 23.09.2024 г., после доработки 14.12.2024 г., принята 17.01.2025 г., опубликована 15.10.2025 г.

**Аннотация.** Проведено исследование хроно-географической изменчивости окраски оперения в синантропных популяциях сизых голубей с апреля 2020 г. по апрель 2022 г. в пяти городах Уральского региона и Предуралья: Челябинске, Екатеринбурге, Нижнем Тагиле, Серове, Перми. В «северной» популяции сизых голубей (г. Серов) достоверно выше средняя доля сизого морфотипа и ниже средняя доля черно-чеканных голубей, по сравнению с более «южными» популяциями. С севера на юг увеличивается доля черно-чеканных голубей в синантропных популяциях и снижается средняя доля сизого морфотипа, что, вероятно, определяется климатическими особенностями локалитета. Достоверных межсезонных различий частот морфотипов за изученный период не выявлено. Однако межгодовая динамика частот большинства морфотипов в отдельных локалитетах имеет сезонные особенности. В «северной» популяции (г. Серов) достоверными являются межгодовые различия частот большинства морфотипов как в весенне-летний, так и осенне-зимний период. В локалитетах, расположенных южнее, достоверная межгодовая динамика проявляется только в весенне-летний период. Представители аберрантных морфотипов характеризуются большей чувствительностью к погодно-климатическим изменениям. Голуби сизого морфотипа более устойчивы к экстремальным климатическим условиям. Голуби преобладающих морфотипов – черно-чеканного и сизого отражают разные поведенческие стратегии при формировании популяционной структуры.

**Ключевые слова:** городской сизый голубь, популяция, морфотипы, географическая изменчивость, хронологическая изменчивость, Урал, Предуралье

*Соблюдение этических норм.* Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

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

✉ Для корреспонденции. Кафедра естественных наук Нижнетагильского государственного социально-педагогического института (филиал) ФГАОУ ВО «Уральский государственный педагогический университет».

ORCID и e-mail адреса: Полявина Ольга Валентиновна: <https://orcid.org/0000-0002-2546-1554>, [polyavnt@rambler.ru](mailto:polyavnt@rambler.ru); Зяблова Юлия Олеговна: [pan.jl99@mail.ru](mailto:pan.jl99@mail.ru).

Для цитирования. Полявина О. В., Зяблова Ю. О. Хроно-географическая изменчивость проявления окрасочного полиморфизма у сизого голубя – *Columba livia* (Columbidae, Aves) на территории Урала и Предуралья // Поволжский экологический журнал. 2025. № 3. С. 334 – 343. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-334-343>

### ВВЕДЕНИЕ

Изучение изменчивости признаков и факторов, определяющих параметры изменчивости, является актуальной задачей биологической науки. Рассмотрение различных аспектов ее формирования создает основу для понимания механизмов функционирования живого во всем многообразии его проявления, а также механизмов микро- и макроэволюции.

Полиморфизм популяций – биологическое явление, характеризующее генотипическую структуру популяций, имеет множество вариантов проявления. Интерес к изучению полиморфных видов и систем не утихает и пополняется не только новыми фактическими данными, но и всесторонним изучением полиморфизма. Например, дискуссии об устойчивости, адаптивной роли, селективной значимости полиморфизма привели к формулированию концепций полифункциональности и пластичности полиморфизма (Sergievsy, 1985), развитию популяционно-мерономических представлений (Vasilyev, 2005).

Среди проявлений полиморфизма – окрасочный полиморфизм не только интересное явление, но и до конца не изученное. Существование фенотипического разнообразия окраски оперения в синантропных популяциях сизых голубей позволяет использовать их как модель для изучения закономерностей проявления полиморфизма и адаптивных механизмов, обеспечивающих устойчивость в пространстве и во времени.

Фундаментальная сводка по феногеографии сизых голубей на территории бывшего СССР и Европы представлена Н. Ю. Обуховой (Obukhova, 2001, 2007). Изменчивость окраски оперения в синантропных популяциях сизого голубя на территории Уральского региона рассмотрена в работах Р. М. Салимова (Salimov, 2007, 2008, 2009), а также в наших предыдущих исследованиях (Polyavina, Dukalskaya, 2020; Polyavina, Lebedeva, 2022).

Несмотря на широкое распространение исследований окрасочного полиморфизма в синантропных популяциях сизого голубя, хроно-географические аспекты формирования «фенооблика» синантропных популяций по-прежнему актуальны.

Цель работы – изучение географической изменчивости и вклада сезонной и межгодовой динамики в общую изменчивость частот окрасочных морфотипов в синантропных популяциях сизого голубя (*Columba livia* Gmelin, 1789) на территории Урала и Предуралья.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование хроно-географической изменчивости окраски оперения в синантропных популяциях сизых голубей проводилось с апреля 2020 г. по апрель 2022 г. в четырех городах Уральского региона, расположенных в южной (г. Челябинск (4 точки учета)), средней (г. Екатеринбург (3 точки учета) и г. Нижний Та-

гил (6 точек учета)) и северной части (г. Серов (3 точки учета)) Урала, а также в Предуралье – г. Пермь (4 точки учета).

Учет осуществлялся на улицах города в дневное время 4 раза в год – в осенне-зимний период (ноябрь, декабрь) и в весенне-летний период (май, июнь). Для большего скопления голубей использовали приманку в виде корма (семечки, пшено). Наблюдения за птицами проводились с использованием биноклей Bresser Hunter (10×50) (Bresser, Германия), а также были проанализированы фото- и видеоматериалы. Данные по количеству особей (объему собранного материала) и географические координаты локалитетов представлены в таблице. Всего за период наблюдений нами были рассмотрены 7792 особи сизых голубей.

Количество проанализированных особей *Columba livia* в исследованных локалитетах

**Table.** Number of *Columba livia* individuals analyzed in the studied localities

| Локалитет, год / Location, year                     | Координаты, с.ш. / в.д. /<br>Coordinates, N/E | Количество особей /<br>Number of individuals |                                 |
|-----------------------------------------------------|-----------------------------------------------|----------------------------------------------|---------------------------------|
|                                                     |                                               | Осень – зима /<br>Fall–Winter                | Весна – лето /<br>Spring–Summer |
| г. Серов, 2020 г. / Serov city, 2020                | 59°36' / 60°35'                               | 248                                          | 247                             |
| г. Серов, 2021 г. / Serov city, 2021                |                                               | 347                                          | 403                             |
| г. Серов, 2022 г. / Serov city, 2022                |                                               | –                                            | 80                              |
| Общее количество / Total number                     |                                               | 1325                                         |                                 |
| г. Нижний Тагил, 2020 г. / Nizhny Tagil city, 2020  | 57°55' / 59°58'                               | 785                                          | 760                             |
| г. Нижний Тагил, 2021 г. / Nizhny Tagil city, 2021  |                                               | 833                                          | 843                             |
| г. Нижний Тагил, 2022 г. / Nizhny Tagil city, 2022  |                                               | –                                            | 518                             |
| Общее количество / Total number                     |                                               | 3739                                         |                                 |
| г. Екатеринбург, 2020 г. / Yekaterinburg city, 2020 | 56°50' / 60°35'                               | 471                                          | 440                             |
| г. Екатеринбург, 2021 г. / Yekaterinburg city, 2021 |                                               | 551                                          | 445                             |
| г. Екатеринбург, 2022 г. / Yekaterinburg city, 2022 |                                               | –                                            | 130                             |
| Общее количество / Total number                     |                                               | 2037                                         |                                 |
| г. Челябинск, 2020 г. / Chelyabinsk city, 2020      | 55°09' / 61°24'                               | 124                                          | 126                             |
| г. Челябинск, 2021 г. / Chelyabinsk city, 2021      |                                               | 131                                          | 135                             |
| г. Челябинск, 2022 г. / Chelyabinsk city, 2022      |                                               | –                                            | 77                              |
| Общее количество / Total number                     |                                               | 593                                          |                                 |
| г. Пермь, 2020 г. / Perm city, 2020                 | 56°15' / 56°15'                               | 51                                           | 77                              |
| г. Пермь, 2021 г. / Perm city, 2021                 |                                               | 52                                           | 62                              |
| г. Пермь, 2022 г. / Perm city, 2022                 |                                               | –                                            | 56                              |
| Общее количество / Total number                     |                                               | 298                                          |                                 |

Окрас оперения устанавливали визуально. Для определения типов окраски оперения была использована методика выделения окрасочных морф, изложенная в работе Л. К. Ваничевой с соавторами (Vanicheva et al., 1996). На основании этой методики были выделены следующие морфотипы окраски оперения сизых голубей: сизый, черно-чеканный, меланистический, красный и пегий.

При статистическом анализе материала использованы непараметрические критерии Краскела – Уоллиса ( $H$ ) для множественных сравнений, Манна – Уитни ( $U$ ) для попарных сравнений.

Статистическую обработку материала проводили с помощью пакета прикладных программ Microsoft Excel (Microsoft Corp.) и Statistica 8 (StatSoft Inc., ОК, США).

# РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

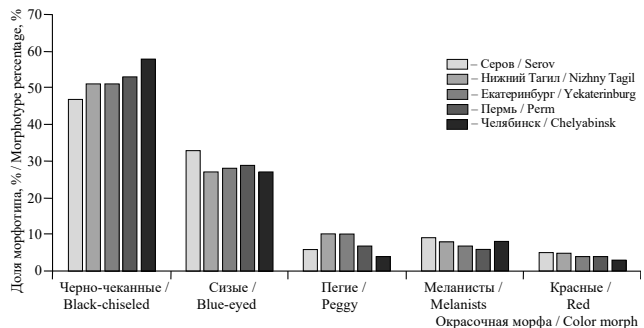
В популяциях синантропных сизых голубей, обитающих в городах Серов, Нижний Тагил, Екатеринбург, Челябинск и Пермь, обнаружены следующие окрасочные морфотипы: черно-чеканный, сизый, пегий, красный и меланистический. Анализ соотношения окрасочных морфотипов сизых голубей в изученных городских популяциях не выявил достоверных различий между отдельными микрорайонами городов ( $H = 0.04 - 7.51$ ,  $p = 0.06 - 0.94$ ), что свидетельствует об их морфологической однородности. Это позволило объединить данные по локалитетам в пределах городов и рассматривать городскую популяцию как единую структурную единицу.

Дальнейший анализ динамики соотношения окрасочных морфотипов проводился с учетом сезонной, межгодовой и межпопуляционной (географической) изменчивости.

Во всех изученных городах преобладают голуби, относящиеся к черно-чеканной морфе, средняя доля этого морфотипа в популяциях варьирует от 47 до 58% (рис. 1).

На втором месте по частоте встречаемости находятся голуби сизого морфотипа, приближенного к «дикому». Его доля в популяциях варьирует от 27 до 33%. К редко встречающимся морфотипам относятся пегий, красный и меланистический. Их доля не превышает 10%. Преобладание черно-чеканных (в интерпретации ряда авторов – переходных) голубей в городских популяциях неоднократно отмечалось в исследованиях окрасочного полиморфизма голубей (например, Dombrovsky, Grichik, 1994; Vanicheva et al., 1996; Obukhova, 2001, 2007; Salimov, 2007; Arinina, Rakhimov, 2008; Handogiy et al., 2017). Авторы связывают этот факт с большей конкурентоспособностью голубей данного морфотипа на урбанизированных территориях, особенно в условиях переуплотнения (Obukhova, 2007). Черно-чеканные голуби отличаются большей жизнеспособностью, успешно размножаются, занимая в первую очередь пригодные для гнездостроения убежища, отличаются более выраженной антропофилностью (Salimov, 2007; Polyavina, Lebedeva, 2022).

Менее конкурентоспособными являются представители аберрантных морфотипов, что может быть обусловлено несколькими причинами. Так, Н. Ю. Обуховой (Obukhova, 2001) показано, что особи, имеющие красную окраску оперения, наиболее восприимчивы к инфекциям. Пегие и меланисты, по-видимому, представляют собой генетически разнородные группы,



**Рис. 1.** Соотношение окрасочных морф синантропных сизых голубей в изученных локалитетах Урала и Предуралья  
**Fig. 1.** Ratio of the color morphs of synanthropic blue rock pigeons in the studied localities of the Urals and Pre-Ural regions



часто являющиеся результатом гибридизации. В результате гибридизации могло происходить «выщепление» мутантных аллелей, в том числе влияющих на плодовитость и жизнеспособность особей (Salimov et al., 2007). Также представители редких окрасочных морфотипов, как правило, менее конкурентоспособны в кормодобывании, часто вынуждены переходить на альтернативные способы, например, обитание на помойках. Именно малочисленные окрасочные морфотипы многие авторы, изучающие проявление окрасочного полиморфизма у синантропных сизых голубей, называют аберрантными (например, Vanicheva et al., 1996; Obukhova, 2001, 2007; Salimov, 2007, 2008, 2009). Данный термин возник не случайно и отражает значительную генетическую гетерогенность этой группы голубей, которая может обеспечиваться постоянным притоком редких генов при гибридизации синантропных голубей, в том числе и с одичавшими домашними голубями, случайно попавшими в стаю (Obukhova, 2001). В результате этого среди аберрантных морфотипов разнообразие окраски оперения (цветности) выражено ярче.

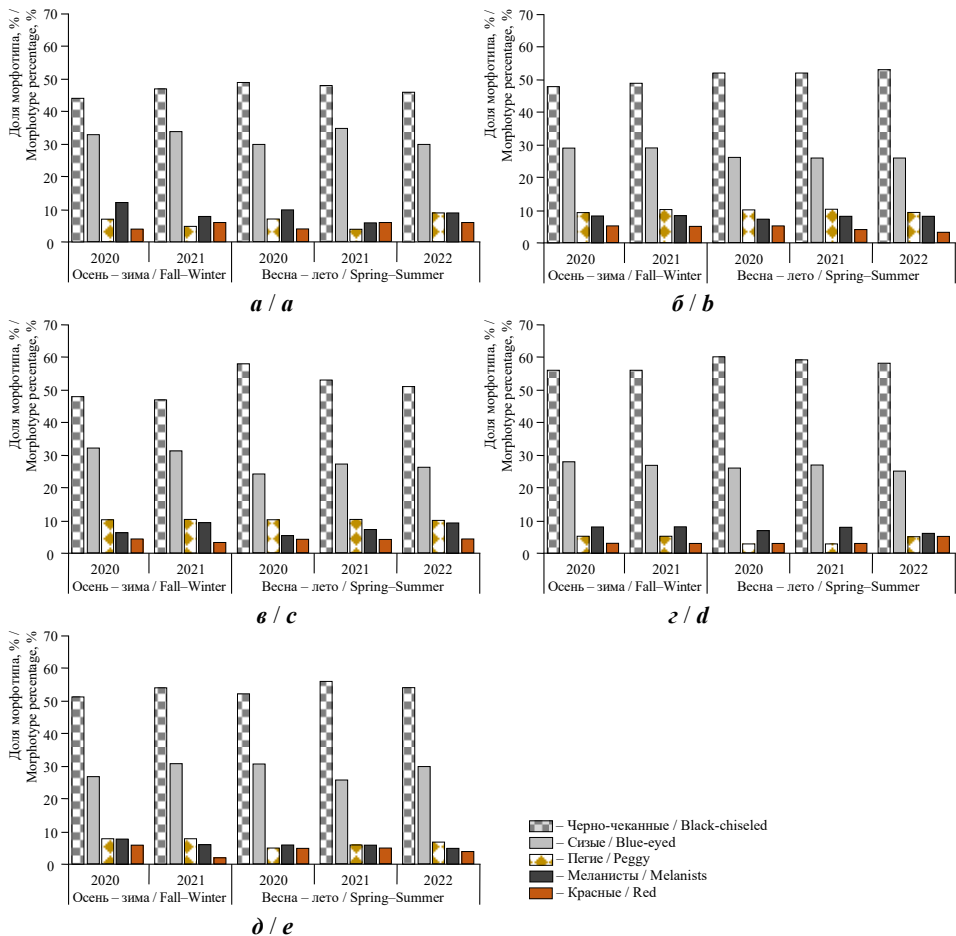
Межпопуляционные (географические) различия по частотам морфотипов высоко значимы ( $H = 16.00 - 41.12$ ,  $p < 0.001$ ). В «северной» популяции сизых голубей (г. Серов) достоверно выше средняя доля сизого морфотипа и ниже средняя доля черно-чеканных голубей, по сравнению с более «южными» популяциями ( $U = 20.0 - 104.0$ ,  $p < 0.01$ ). Причем наблюдается выраженный географический тренд: с севера на юг увеличивается доля черно-чеканных голубей в синантропных популяциях и снижается средняя доля сизого морфотипа (см. рис. 1). Доля аберрантных морфотипов вносит различный вклад в фенотипическую структуру популяций в изученных локалитетах. Встречаемость пегих особей по сравнению с другими редкими морфами выше в городах: Екатеринбург, Нижний Тагил и Пермь. В «северной» популяции (г. Серов) и «южной» популяции (г. Челябинск) среди аберрантных морфотипов преобладают меланисты. По-видимому, формирование фенотипического состава аберрантных морфотипов в городских популяциях идет разными путями.

О влиянии климатических условий региона на формирование фенотипической структуры популяций сизых голубей отмечено в обзорах Н. Ю. Обуховой (Obukhova, 2001, 2007), изучившей популяции голубей на всем протяжении европейско-азиатского региона, охватив, таким образом, значительную часть ареала распространения сизого голубя. В более благоприятных климатических условиях (европейская часть Евразии) доля черно-чеканных и меланистических вариантов окраски выше, по сравнению с восточными регионами Евразии. Кроме климатических условий на распределение морфотипов, по мнению Н. Ю. Обуховой (Obukhova, 2001), оказывает влияние степень урбанизации местообитания. В городах Старого Света также частота встречаемости особей черно-чеканного морфотипа выше, по сравнению с исторически более «молодыми» городскими поселениями.

В нашем исследовании город Серов является самой северной точкой исследования и одновременно наиболее «молодым» поселением, основанным в 1893 г. Остальные города основаны практически одновременно в период с 1722 г. (г. Нижний Тагил) по 1736 г. (г. Челябинск). В этой связи наше исследование действительно подтверждает ранее высказанное Н. Ю. Обуховой предположение.

Не менее интересным и мало изученным остается вопрос о вкладе различных факторов во внутривидовую морфологическую изменчивость. С этой целью мы проанализировали циклическую (межсезонную и межгодовую) изменчивость частот окрасочных морфотипов в изученных популяциях.

Достоверных межсезонных различий частот морфотипов за изученный период не выявлено ( $U = 1133.5 - 1208.0$ ,  $p = 0.51 - 0.88$ ). Однако во всех рассматриваемых локалитетах наблюдается следующая тенденция: в весенне-летний период увеличивается доля черно-чеканных особей и снижается доля сизых (рис. 2). Аналогичный характер сезонной изменчивости частот морфотипов отмечался нами



**Рис. 2.** Соотношение окрасочных морф синантропных сизых голубей в городах Урала и Предуралья: *a* – Серов, *б* – Нижний Тагил, *в* – Екатеринбург, *г* – Челябинск, *д* – Пермь

**Fig. 2.** Ratio of the color morphs of synanthropic blue rock pigeons in the studied localities of the Urals and Pre-Ural regions: *a* – Serov city, *b* – Nizhny Tagil city, *c* – Yekaterinburg city, *d* – Chelyabinsk city, *e* – Perm city

ранее, что мы связывали с плотностно-зависимыми механизмами изменения поведенческих стереотипов доминирующих морфотипов, а также с сезонными пищевыми миграциями (Polyavina, Dukalskaya, 2020). По-видимому, данная закономерность носит устойчивый характер и обеспечивает выход из внутрипопуляционных конкурентных отношений, снижая давление отбора.

Межгодовая динамика частот большинства морфотипов в более северных локалитетах – города Серов и Нижний Тагил значима ( $H = 6.72 - 17.6$ ,  $p = 0.03 - 0.0002$ ) (см. рис. 2, а, б).

В Екатеринбурге межгодовые различия значимы для сизого, пегого и меланистического морфотипа ( $H = 6.64 - 8.38$ ,  $p = 0.02 - 0.04$ ) (см. рис. 2, в). В Челябинске наблюдается значимая межгодовая динамика пегого морфотипа ( $H = 7.61$ ,  $p = 0.02$ ) (см. рис. 2, г).

В пермской популяции сизых голубей межгодовая динамика частот морфотипов не выявлена ( $H = 0.28 - 3.89$ ,  $p = 0.14 - 0.87$ ) (см. рис. 2, д).

В отдельно взятых локалитетах межгодовая динамика морфотипов имеет сезонные особенности. В «северной» популяции (г. Серов) достоверными являются межгодовые различия частот большинства морфотипов как в весенне-летний, так и осенне-зимний период ( $H = 3.86 - 7.45$ ,  $p = 0.02 - 0.05$ ). В локалитетах, расположенных южнее, достоверная межгодовая динамика проявляется только в весенне-летний период: в Нижнем Тагиле для всех морфотипов сизых голубей кроме пегого ( $H = 5.89 - 12.35$ ,  $p = 0.002 - 0.05$ ), в Екатеринбурге для сизого и пегого морфотипа ( $H = 7.05 - 7.06$ ,  $p = 0.03$ ).

Таким образом, наиболее стабильна фенотипическая структура пермской и челябинской популяций сизых голубей. Возможно, умеренно-континентальные климатические условия равнинной части Предуралья, где расположен г. Пермь, и лесостепной зоны Челябинской области, где расположен г. Челябинск, более благоприятны для выживания сизых голубей и сохранения устойчивой фенотипической структуры популяции.

Мы связываем чаще проявляющуюся межгодовую динамику частот морфотипов у сизых голубей «северных» популяций Уральского региона с более контрастными климатическими условиями, характерными для данных локалитетов. Континентальность климатических условий на Урале возрастает с юга на север, в предгорьях чаще встречаются резкие суточные перепады температур во все сезоны года (Ural i Priural'e..., 1968).

Межгодовые различия чаще проявляются среди редко встречающихся вариантов окраски: пегих, красных и меланистов, что отражает их большую чувствительность к микроклиматическим условиям. Среди доминирующих морфотипов, по-видимому, большей толерантностью к экстремальным климатическим факторам среды обладают особи «дикий» сизой морфы, поскольку в самой северной среди изученных популяций (г. Серов) средняя доля голубей сизой морфы сохраняется стабильной как в «теплый», так и в «холодный» период года ( $H = 1.51 - 1.76$ ,  $p = 0.18 - 0.47$ ), в то время как наблюдаются достоверные межгодовые различия средней доли черно-чеканных голубей ( $H = 3.97 - 7.45$ ,  $p = 0.02 - 0.05$ ).

В целом межгодовая динамика частот морфотипов в разные сезоны года может быть связана с влиянием различных экологических факторов или их комплек-

са, определяющих избирательную гибель представителей отдельных морфотипов, в первую очередь аберрантных: микроклиматическими условиями, кормовыми ресурсами, эпизоотиями и др.

## ВЫВОДЫ

1. В популяциях синантропных сизых голубей во всех изученных локалитетах Урала и Предуралья морфологическое разнообразие характеризуется пятью морфотипами: черно-чеканным, сизым, пегим, меланистическим, красным. Преобладают голуби, относящиеся к черно-чеканному – 51 – 58% и сизому морфотипам – 27 – 33%. К редко встречающимся морфотипам относятся пегий, красный и меланистический. Их доля не превышает 10%.

2. Популяции сизых голубей урбанизированных территорий достаточно однородны: субпопуляционная дифференциация морфотипов не выражена.

3. Межпопуляционные (географические) различия по частотам морфотипов высоко значимы, определяются, вероятно, климатическими особенностями территорий. Наиболее стабильная морфологическая структура синантропной популяции сизых голубей формируется в более «мягких» климатических условиях. С севера на юг увеличивается доля черно-чеканных голубей и снижается средняя доля сизого морфотипа. В отношении аберрантных морф такой закономерности не обнаружено.

4. Циклическая изменчивость морфотипов проявляется в первую очередь в межгодовой динамике, которая в некоторых случаях имеет сезонные особенности. Межгодовые различия в распределении морфотипов выражены в большей степени среди редко встречающихся вариантов окраски: пегих, красных и меланистов. Сезонная изменчивость проявляется на уровне тенденций, имеющих устойчивый характер: в весенне-летний период увеличивается доля черно-чеканных особей и снижается доля сизых.

5. Голуби двух основных морфотипов, представляющих морфологическое ядро городских популяций, по-видимому, отражают разные поведенческие стратегии при формировании популяционной структуры. Черно-чеканные голуби являются доминирующим морфотипом в первую очередь благодаря выработке разнообразных форм поведенческих адаптаций, которые при колониальном образе жизни в урбанизированной среде обеспечивают лучший адаптационный потенциал.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Arinina A. V., Rakhimov I. I. *Adaptive Features of the Blue Rock Pigeons (Columba livia) in Urbanised Environment (on the example of Kazan city)*. Kazan, Novoe znanie, 2008. 162 p. (in Russian).

Dombrovsky V. Ch., Grichik V. V. Features of polymorphism of the urban population of the common pigeon (*Columba livia*) in Minsk. *Bulletin of the Belarusian State University. Series 2: Chemistry. Biology. Geography*, 1994, no. 3, pp. 29–32 (in Russian).

Handogiy I. M., Kulech V. F., Handogiy D. A. Ecological and biological adaptations of a sinantrophy rock pigeon in the city of Minsk. *Journal of the Belarusian State University. Ecology*, 2017, no. 1, pp. 26–34 (in Russian).

Obukhova N. Yu. Geographic variation of color in the synanthropic blue rock pigeon. *Russian Journal of Genetics*, 2001, vol. 37, iss. 6, pp. 649–658. <https://doi.org/10.1023/A:1016625308376>

Obukhova N. Yu. Polymorphism and phene geography of the blue rock pigeon in Europe. *Russian Journal of Genetics*, 2007, vol. 43, iss. 5, pp. 492–501. <https://doi.org/10.1134/S1022795407050031>

Polyavina O. V., Dukalskaya A. V. Intrapopulation and inter-population variability of color polymorphism of synanthropic blue rock pigeon. *Samara Journal of Science*, 2020, vol. 9, no. 3, pp. 107–112 (in Russian). <https://doi.org/10.17816/snv202093118>

Polyavina O. V., Lebedeva M. A. The diversity of plumage coloration and behavioral features of synanthropic blue rock pigeon of urbanized territories. *Samara Journal of Science*, 2022, vol. 11, no. 3, pp. 106–111 (in Russian). <https://doi.org/10.55355/snv2022113112>

Salimov R. M. *Color Polymorphism of Synanthropic Blue Rock Pigeon in the Urals and Neighboring Territories*: Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Yekaterinburg, 2008. 23 p. (in Russian).

Salimov R. M. Colour polymorphism in urban Rock pigeons of the Sverdlovsk region. In: *Evolutionary and Population Ecology (Back to the Future): Proceedings of the Conference of Young Scientists Dedicated to the 90th Anniversary of the Birth of Academician S. S. Shvarts*. Yekaterinburg, Goshchitsky, 2009, pp. 205–209 (in Russian).

Salimov R. M. Colour polymorphism of synanthropic blue pigeons of the Urals and adjacent territories. In: Veselkin D. V., Antonova E. V., Kshnyashev I. A., eds. *Ecology: From the Arctic to the Antarctic: Proceedings of the Conference of Young Scientists*. Yekaterinburg, Akademkniga, 2007, pp. 283 – 292 (in Russian).

Salimov R. M., Gilev A. V., Gileva O. B. Peculiarities of colour polymorphism of the common pigeon in the northern cities of Russia. *Scientific Bulletin of the Yamal-Nenets Autonomous District*, 2007, no. 2, pp. 87–91 (in Russian).

Sergievsy S. O. The multifunctionality and plasticity of genetical polymorphism (the population melanism of *Adalia bipunctata* taken as an example). *Zhurnal Obshchei Biologii*, 1985, vol. 46, no. 4, pp. 491–502 (in Russian).

*Ural i Priural'ye. Otv. Red. I. V. Komar, A. G. Chikishev* [Komar I. V., Chikishev A. G., eds. Ural and Cis-Ural Region]. Moscow, Nauka, 1968. 459 p. (in Russian).

Vanicheva L. K., Moshkin M. P., Ksents A. S., Rodimtsev A. S. Ecological features of synanthropic populations of blue rock pigeons (*Columba livia* Gm.) in industrial centers of Western Siberia and their use for monitoring. *Siberian Journal of Ecology*, 1996, iss. 6, pp. 585–596 (in Russian).

Vasilyev A. G. *Epigenetic Foundations of Phenetics: On the Way to Population Meronomy*. Yekaterinburg, Akademkniga, 2005. 640 p. (in Russian).

**Chrono-geographical variability of color polymorphism manifestation  
in the blue rock pigeon *Columba livia* (Columbidae, Aves)  
in the Ural and Pre-Ural region**

**O. V. Polyavina ✉, Yu. O. Zyblova**

*Nizhny Tagil State Social Pedagogical Institute of Ural State Pedagogical University  
57 Krasnogvardeyskaya St., Nizhny Tagil 622031, Russia*

Received: September 23, 2024 / revised: December 14, 2025 / accepted: January 17, 2025 / published: October 15, 2025

**Abstract.** A study was carried out of the chrono-geographical variability of plumage color polymorphism in synanthropic populations of blue rock pigeons in five cities of the Urals and Pre-Ural regions (Chelyabinsk, Yekaterinburg, Nizhny Tagil, Serov, and Perm) from April 2020 to April 2022. In the northern population of blue rock pigeon (Serov city), the average proportion of the blue morphotype was reliably higher and the average proportion of black-chequer pigeons was lower than in more southern populations. From north to south, the proportion of black-chequer pigeons in the synanthropic populations increased and the average proportion of the blue morphotype decreased, which was probably determined by climatic peculiarities of the locality. No significant inter-seasonal differences in the frequencies of morphotypes were revealed during the studied period. However, the interannual dynamics of frequencies of most morphotypes in separate localities had seasonal peculiarities. In the northern population (Serov city), the interannual differences in the frequencies of most morphotypes were reliable in both the spring–summer and autumn–winter periods. In the localities located to the south, reliable interannual dynamics was manifested in the spring–summer period only. Representatives of aberrant morphotypes were more sensitive to weather-climatic changes. Blue morphotype pigeons were more resistant to extreme climatic conditions. Pigeons of prevailing morphotypes (black-chequer and blue ones) reflected different behavioural strategies in the population structure formation.

**Keywords:** synanthropic blue rock pigeon, population, morphotypes, geographic variability, chronological variability, Urals, Pre-Ural regions

*Ethics approval and consent to participate:* All applicable international, national, and/or institutional guidelines for the care and use of animals were followed.

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

**For citation:** Polyavina O. V., Zyblova Yu. O. Chrono-geographical variability of color polymorphism manifestation in the blue rock pigeon *Columba livia* (Columbidae, Aves) in the Ural and Pre-Ural region. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 3, pp. 334–343 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-334-343>

---

✉ *Corresponding author:* Department of Natural Sciences, Nizhny Tagil State Social Pedagogical Institute of Ural State Pedagogical University, Russia.

*ORCID and e-mail addresses:* Olga V. Polyavina: <https://orcid.org/0000-0002-2546-1554>, polyavnt@rambler.ru; Yulia O. Zyblova: pan.jl99@mail.ru.

Обзорная статья

УДК 631.46: 631.95:579.262

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-344-364>

## БИОУДОБРЕНИЯ И АГЕНТЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО КОНТРОЛЯ НА ОСНОВЕ РИЗОСФЕРНЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ

Н. В. Сырчина <sup>1✉</sup>, Л. В. Пилип <sup>2</sup>, Т. Я. Ашихмина <sup>1,3</sup>

<sup>1</sup> Вятский государственный университет

Россия, 610000, г. Киров, ул. Московская, д. 36

<sup>2</sup> Вятский государственный агротехнологический университет

Россия, 610017, г. Киров, Октябрьский проспект, д. 133

<sup>3</sup> Институт биологии Коми научного центра УрО РАН

Россия, 167982, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28

Поступила в редакцию 27.04.2025 г., после доработки 14.06.2025 г., принята 16.06.2025 г., опубликована 15.10.2025 г.

**Аннотация.** Ориентация на замену синтетических удобрений, регуляторов роста и средств защиты растений препаратами биологического происхождения позволяет снизить экологическую нагрузку на окружающую среду, сохранить биологическое разнообразие и почвенное плодородие, замедлить истощение природных ресурсов. Особый интерес для создания коммерческих биопрепаратов (биоудобрений, биостимуляторов, агентов биологического контроля) представляют дружественные растениям ризосферные микроорганизмы (бактерии, грибы, водоросли). В статье представлен обзор научных публикаций, посвященных вопросам производства и применения биопрепаратов сельскохозяйственного назначения (инокулянтов) на основе способствующих росту растений бактерий (PGPR), грибов (PGPF) и эукариотических микроводорослей. По имеющимся оценкам, объем рынка биоудобрений в 2025 г. должен достигнуть \$ 2.83 млрд. Крупные компании, работающие на рынке биопрепаратов, акцентируют внимание на разработке инновационных продуктов, позволяющих повысить супрессивность и плодородие почв за счет улучшения микробного разнообразия, повышения доступности питательных веществ, подавления опасных фитопатогенов. Ведущей тенденцией последних десятилетий становится ориентация производителей на внедрение технологий генной инженерии, позволяющих адаптировать инокулянты к конкретным потребностям сельскохозяйственных культур, повысить их эффективность и устойчивость к воздействию неблагоприятных факторов, обеспечить успешную интеграцию с аборигенными микробными сообществами. К основным задачам в сфере биотехнологии, которые необходимо решить на современном этапе, следует отнести подтверждение качества биопродуктов, увеличение сроков хранения, гарантию эффективности, снижение себестоимости, обеспечение экологической и санитарной безопасности. Для обеспечения надлежащего качества биопрепаратов и гарантированного эффекта от их применения необходима разработка технологий производства больших количеств чистых (свободных от других микроорганизмов) инокулянтов с высоким потенциалом инфицирования.

**Ключевые слова:** ризосфера, биоудобрения, агенты биологического контроля, инокулянты, производство биоудобрений, грибы арбускулярной микоризы

✉ Для корреспонденции. Лаборатория биомониторинга Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук и Вятского государственного университета.

ORCID и e-mail адреса: Сырчина Надежда Викторовна: <https://orcid.org/0000-0001-9695-7146>, [nvms1956@mail.ru](mailto:nvms1956@mail.ru); Пилип Лариса Валентиновна: <https://orcid.org/0000-0001-8049-6760>, [pilip\\_larisa@mail.ru](mailto:pilip_larisa@mail.ru); Ашихмина Тамара Яковлевна: <https://orcid.org/0000-0003-4919-0047>, [ecolab2@gmail.com](mailto:ecolab2@gmail.com).

*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.** Сырчина Н. В., Пилип Л. В., Ашихмина Т. Я. Биоудобрения и агенты биологического контроля на основе ризосферных микроорганизмов // Поволжский экологический журнал. 2025. № 3. С. 344 – 364. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-344-364>

### ВВЕДЕНИЕ

На протяжении многих лет ризосфера остается в центре внимания фундаментальной и прикладной науки. Лидирующее положение по количеству публикаций, посвященных ризосферным микроорганизмам (МО) и их использованию в сельском хозяйстве, занимают Индия, Китай, США, Пакистан (Espinoso-Palomeque et al., 2025). Фокус современных исследований направлен на поиск способов контроля над этой средой для улучшения здоровья и продуктивности растений (Minz, Ofek, 2011; Kondakova et al., 2024, 2025). Целенаправленное воздействие на ризосферу с целью формирования дружественной растениям микробиоты рассматривается в качестве наиболее перспективного механизма обеспечения устойчивого развития сельского хозяйства, сохранения биоразнообразия и улучшения экологического состояния окружающей среды (ОС). Основные стратегии оптимизации взаимоотношений в системе почва – растение базируются на применении полезных для роста растений живых микроорганизмов – пробиотиков, продуктов жизнедеятельности пробиотических МО – постбиотиков, а также компонентов, способствующих активному развитию дружественной ризосферной микробиоты – пребиотиков. Композиции, содержащие в своем составе полезные МО и вещества, необходимые для их жизнедеятельности, получили название «синбиотики». К натуральным синбиотикам можно отнести навоз животных, помет птиц, осадки сточных вод (Vassileva et al., 2020). Существенным недостатком соответствующих материалов является высокий риск биологического и химического загрязнения ОС (Pilip et al., 2022; Syrchina et al., 2022, 2024; Kondakova et al., 2023). Микроорганизмы, проявляющие выраженные пробиотические свойства и пригодные для культивирования в искусственных условиях, используются в производстве биопрепаратов для повышения плодородия почвы и выращивания сельскохозяйственных культур экологически чистым способом. В настоящее время накоплен огромный массив экспериментальных данных о положительном влиянии ризосферных микробных сообществ на биодоступность макро- и микроэлементов, иммунитет, устойчивость растений к разнообразным заболеваниям и стрессам, включая стрессы, обусловленные глобальными климатическими изменениями. Применение полезных МО для повышения почвенного плодородия и урожайности активно продвигается в качестве альтернативного средства для смягчения вредного воздействия традиционных синтетических агрохимикатов на ОС (Backer et al., 2018; Chen et al., 2023; Lahlali et al., 2024). Создание условий для поддержания микробного разнообразия ризосферы признано ключевым фактором профилактики заболева-



ний растений и обеспечения здоровья экосистем (Berg et al., 2017). Ежегодно публикуются сотни работ, посвященных оценке пробиотического потенциала выделенных из ризосферы МО, однако лишь немногие полезные МО используются в производстве коммерческих биопрепаратов. Более активному внедрению научных достижений в практику, расширению объемов производства и обеспечению необходимого эффекта от применения биопрепаратов может способствовать повышение осведомленности населения о данной группе товаров.

Цель работы – систематизировать и обобщить опубликованную информацию о достижениях мировой науки и биотехнологии в области обеспечения плодородия почв, повышения урожайности и качества растениеводческой продукции за счет использования дружественных растениям ризосферных микроорганизмов.

Статья представляет собой обзор публикаций, посвященных вопросам производства и применения биопрепаратов сельскохозяйственного назначения на основе ризосферных МО (бактерий, грибов, водорослей). Основу обзора составляют статьи, опубликованные в ведущих рецензируемых научных изданиях в период с 2000 по 2025 гг. Для поиска информации применяли сервисы Scopus, Google Scholar, Web of Science, Академия Google, КиберЛенинка, eLIBRARY, «Scholar.ru». Для систематизации массива опубликованных данных и группировки информационных источников использовали следующие ключевые слова и теги: ризосфера, ризосферные микроорганизмы, микробные комплексы ризосферы, биоудобрения, инокулянты, агенты биологического контроля, а также ключевые слова из публикаций аналогичной тематики. Ключевые слова применяли в русскоязычном и англоязычном вариантах с корректировкой смыслового значения терминов. Электронный поиск дополняли ручным поиском релевантной информации в монографиях, научных и отраслевых журналах, материалах конференций и других изданиях. Основное внимание в статье уделено таким вопросам, как состав ризосферного микробиома, способствующие росту растений ризобактерии, грибы, водоросли, производство, применение и проблемы контроля качества биопрепаратов на основе ризосферных МО.

### **Микробиота ризосферы**

Ризосфера является одной из наиболее сложных и динамичных экологических систем, оказывающих непосредственное влияние на рост и продуктивность растений. Соответствующая система включает сообщества различных организмов (бактерий, грибов, вирусов, оомицетов, простейших, водорослей, нематод, микроартропод и др.), населяющих тонкий слой почвы (2 – 5 мм), прилегающий к поверхности корней и находящийся под влиянием корневых выделений (экссудатов). Для компонентов, входящих в состав ризосферы, характерна высокая степень связанности и интерактивности (Wallenstein, 2017). Между корнями и ризосферной биотой происходит активный обмен веществом и энергией. По имеющимся оценкам, на продуцирование экссудатов растения тратят до 20 – 30% связанного в процессе фотосинтеза углерода. Различные виды растений продуцируют различные экссудаты. Состав корневых выделений служит драйвером микробного разнообразия ризосферы. Благодаря генетически обусловленным механизмам хемотаксиса МО

обнаруживают и колонизируют молодые корни. Под влиянием экссудатов (углеводов, органических кислот, бензоксазиноидов, флавоноидов, терпенов, кумаринов, летучих органических соединений и др.) формируется уникальный ризосферный микробиом (РМ, ризобиом), который модулирует рост и здоровье растения-хозяина (Jones, Hinsinger, 2008; Prashar et al., 2014; Vries, Wallenstein, 2017; Pang, Xu, 2024).

Обитающие в ризосфере МО можно разделить на три основные группы: нейтральные для растений, вредные и полезные. Большинство связанных с растениями МО являются безвредными (нейтральными) комменсалами. Жизнедеятельность таких МО не оказывает заметного влияния на рост хозяина. Вредные (фитопатогенные) МО вырабатывают различные фитотоксины, оказывающие отрицательное влияние на растения. Например, штаммы *Bradyrhizobium* продуцируют ризобитоксин (ингибитор АЦК-синтазы – синтазы 1-аминоциклопропан-1-карбоновой кислоты), *Streptomyces toyacaenis* – габакулин (ингибитор биосинтеза хлорофилла), *Streptomyces sumanensis* – гостатин (ингибитор аминотрансферазы), *Streptomyces hygroscopeus* – биалафос (ингибитор глутаминсинтетазы), некоторые виды *Norcardia* и *Streptomyces* – тиолактомицин (ингибитор синтаз β-кетоацил-ацилпереносящих белков) (Duke, Dayan, 2011; Gusain, Bhandari, 2019). Полезные МО способствуют развитию растений за счет выработки фитогормонов, подавления вредных МО, разрушения фитотоксичных веществ и снижения фитопатогенной нагрузки, стимулирования полезной для растений биоты (например, микоризных грибов), улучшения питания растений, повышения стрессоустойчивости и иммунитета (Santoyo et al., 2016; Wani et al., 2016; Mondal, Sarkar, 2019). Благодаря ризобиому функциональные возможности растений значительно расширяются (Berlec, 2012; Ling et al., 2022). Разнообразие МО, жизнедеятельность которых связана с корнями растений, насчитывает десятки тысяч видов. Каждый грамм корня может содержать до 10<sup>11</sup> микробных клеток (Berendsen et al., 2012). Наиболее широко в ризосфере представлены бактерии и грибы. Самое высокое разнообразие МО наблюдается вблизи ризопланы (Dotaniya, Meena, 2015). Основными факторами, определяющими структуру микробиома, являются вид растения-хозяина, тип и состояние почвы (Garbeva et al., 2008). Загрязнение почв приводит к сокращению видового разнообразия МО (Pritchina et al., 2011). Заметное влияние на состав и численность РМ оказывают сезон, способ обработки почвы, характер севооборота, возраст растения, зона корня и др. Поскольку разные виды растений формируют различные бактериальные сообщества, повторное выращивание одних и тех же растений на одном и том же месте приводит к обогащению почвы специфичными для ризосферы данного вида растений МО («эффект ризосферы») (Smalla et al., 2001). Многочисленные исследования, выполненные в последние десятилетия, убедительно доказывают, что переход к устойчивому сельскому хозяйству и сохранение почвенного плодородия возможны только на основе формирования дружественной растениям почвенной микробиоты.

### Растительные пробиотики

Растительные пробиотики (синонимы: биопрепараты, биоформулы, биоинокулянты, инокулянты) находят все более широкое применение для интродукции в

ризосферу с целью подавления фитопатогенов, улучшения питания, стрессоустойчивости, роста и здоровья растений. Инокулянты являются ключом к гармоничному балансу между урожайностью сельскохозяйственных культур и сохранением ОС. В настоящее время выявлено и изучено значительное количество МО, способствующих росту растений («Plant growth-promoting microorganisms» – PGPM). Соответствующие МО колонизируют ризосферу, проникают внутрь растительных тканей (эндофиты), населяют поверхность растений (эпифиты) или свободно живут в почве. Особый интерес для включения в состав биопрепаратов вызывают ризобактерии, способствующие росту и здоровью растений и не наносящие вреда растению-хозяину и ОС («Plant Growth-Promoting Rhizobacteria» – PGPR), а также дружественные растениям грибы и водоросли.

*Способствующие росту растений бактерии.* В группу PGPR включают штаммы, которые соответствуют по крайней мере двум из трех основных критериев: способность к агрессивной колонизации ризосферы, стимулирующее воздействие на рост растений, биоконтроль фитопатогенов (Kim, Anderson, 2018; Shilev et al., 2019). В зависимости от способа взаимодействия с растениями МО могут быть симбиотическими (*Rhizobium*, *Pseudomonas*, *Bacillus*) или несимбиотическими (*Azotobacter*, *Azospirillum*) (Deng et al., 2020; Soumare et al., 2020). В зависимости от особенностей ризосферной ассоциации PGPR разделяют на две группы: внеклеточные, колонизирующие внешнюю поверхность корня, а именно ризосферу и ризоплану (ePGPR) и внутриклеточные, существующие внутри клеток корня (iPGPR). Внутриклеточные iPGPR приводят к образованию нового специализированного органа растения, называемого клубеньками (Gray, Smith, 2005). Микробы, колонизирующие внутренние ткани растений, в основном принадлежат к родам *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Flavobacterium*. Внесение PGPR в ризосферу обычно осуществляется путем инокуляции (заражения) полезными МО семян или корней растений. Штаммы МО для инокуляции подбирают в зависимости от решаемых задач: оптимизация минерального питания, стимулирование роста или защита от стрессов, патогенов, вредителей и т.п. Следует отметить, что все используемые в качестве инокулянтов МО полифункциональны, т.е. оказывают комплексное воздействие на растения. Кроме того, один и тот же род МО может содержать как полезные, так и вредные для растений виды. Разные штаммы одного вида могут существенно различаться по характеру продуцируемых метаболитов. В то же время представители различных таксонов могут оказывать сходное воздействие на растения и вызывать однотипные физиологические реакции. Яркий пример конвергентной эволюции представляет группа филогенетически неоднородных клубеньковых бактерий (ризобий), играющих важную роль в круговороте азота (Nagy, 2018). Неоднозначное влияние PGPR на растения существенно затрудняет возможность рациональной классификации биопрепаратов.

*Способствующие росту растений грибы.* Оказывающие положительное влияние на рост и устойчивость растений ризосферные грибы обозначают аббревиатурой PGPF – «Plant Growth-Promoting Fungi». Исключительные возможности некоторых PGPF обусловлены их способностью оптимизировать усвоение питательных веществ, стимулировать фотосинтез и выработку фитогормонов, изменять

экспрессию генов растений путем активации сигнальных путей, повышать толерантность к патогенам и устойчивость к воздействию неблагоприятных факторов (Singh et al., 2025). Благодаря грибам формируются дополнительные микрониши для МО – микоризосфера (зона влияния микоризы) и гифосфера (зона влияния свободного мицелия). Соответствующие микрониши, аналогично ризосфере, отличаются от общей массы почвы по количеству и структуре микробных сообществ и могут служить источником потенциальных агентов для создания биоудобрений, регуляторов роста и защитных препаратов (Voronina, Sidorova, 2017). Следует отметить, что понятие PGPF в значительной степени условно и неоднозначно. Гриб, способствующий росту одних видов растений, может не оказывать такого же влияния на рост других. Кроме того, характер воздействия грибов на растения может изменяться в зависимости от условий ОС и состояния самого растения. Согласно опубликованным данным, большинство настоящих грибов, характеризующихся как PGPF, относится к типу Ascomycota (*Aspergillus*, *Aureobasidium*, *Chaetomium*, *Cladosporium*, *Colletotrichum*, *Exophiala*, *Penicillium*, *Trichoderma*, *Fusarium*, *Gliocladium*, *Phoma*, *Phomopsis*, *Purpureocillium* и *Talaromyces*); некоторые являются представителями Basidiomycota (*Limonomyces*, *Rhodotorula*, *Rhizoctonia*) и Zygomycota (*Mucor* и *Rhizopus*). *Fusariumoxysporum*, *Colletotrichum* и двуядерный *Rhizoctonia* филогенетически тесно связаны с фитопатогенами, но не имеют функциональных детерминант вирулентности для многих растений-хозяев, из которых их можно выделить, поэтому также включены в группу PGPF. К данной группе относят и колонизирующие корни непатогенные оомицеты *Pythium oligandrum* и *Phytophthora cryptogea*, действующие как PGPF (Hossain et al., 2017). Инокулянты, содержащие PGPF, находят все более широкое применение в растениеводстве. В настоящее время освоено производство биопрепаратов на основе грибов-эндифитов, относящихся к родам *Trichoderma*, *Clonostachys*, *Penicillium*, *Aspergillus*, а также грибов подотдела Glomeromycota, образующих арбускулярную микоризу (AMF). Следует отметить, что AMF являются облигатными симбиотрофами, получающими органические соединения от растений, что существенно затрудняет возможности их культивирования и коммерческого использования (Sánchez-Gómez et al., 2025).

*Полезные для растений микроводоросли.* Исследования последних лет показали, что для производства биопрепаратов могут найти применение и обитающие в почве эукариотические микроводоросли (МВ). Представители этой группы способны выживать в условиях повышенного содержания ксенобиотиков, что представляет особый интерес для сельского хозяйства, широко использующего пестициды, минеральные удобрения, а также некоторые отходы производства (Win et al., 2018). В отличие от обитающих в ризосфере бактерий и грибов, создание биопрепаратов, содержащих живые МВ, является новым развивающимся направлением. Установлено, что МВ принимают активное участие в круговороте питательных веществ, вырабатывают биоактивные вещества, включая фитогормоны, поддерживают рост полезных бактерий и грибов, улучшают плодородие и повышают супрессивность почвы. Биостимулирующая активность МВ в основном обусловлена их первичными метаболитами: липидами, аминокислотами (аргинин, триптофан,

пролин), белками, полисахаридами ( $\beta$ -глюканами). Биомасса, накопленная МВ, может быть преобразована в доступные для других МО и растений питательные вещества. Опубликованы результаты исследований, согласно которым выделенная из ризосферы эукариотическая микроводоросль *Micractinium rhizosphaerae* sp. nov. способна эффективно связываться с тканями томата и синтезировать широкий спектр соединений, способствующих росту этого растения, включая фитогормоны (ИУК, салициловую, жасмоновую и абсцизовую кислоты) (Quintas-Nunes et al., 2023).

### **Биоудобрения, биостимуляторы и агенты биологического контроля**

В зависимости от решаемых задач, биопрепараты подразделяют на биоудобрения (БУ) и агенты биологического контроля (АБК). Следует отметить, что до настоящего времени корректного и однозначного определения для соответствующих понятий не выработано, поскольку большинство инокулируемых в ризосферу МО выполняют функции и БУ и АБК. Биоудобрениями обычно называют препараты, содержащие живые МО, способствующие повышению плодородия почв путем обогащения ее доступными для растений элементами питания и/или стимулирования (регулирования) роста и развития растений за счет продуцирования фитогормонов. Микроорганизмы, продуцирующие регуляторы роста и не оказывающие заметного влияния на обеспечение растений элементами минерального питания, часто выделяют из группы БУ и позиционируют как биостимуляторы (БС) (Sun et al., 2024). Соответствующий подход создает определенные трудности в определении понятий «биоудобрение» и «биостимулятор». Для удобства регулирования рынка биопрепаратов БС классифицируются как БУ, однако с точки зрения воздействия продуцируемых ими метаболитов на растения, такой подход считается неправильным (Parađiković et al., 2019). Согласно (Yakhin et al., 2017), к БС следует относить сформулированный продукт биологического происхождения, улучшающий продуктивность растений вследствие новых или возникающих свойств комплекса компонентов, а не как единственное следствие наличия известных основных питательных веществ для растений, регуляторов роста растений или защитных соединений для растений.

Агенты биологического контроля представляют собой живые МО (включая вирусы), используемые для борьбы с вредными организмами (фитопатогенными грибами, бактериями, нематодами и др.). Механизмы защитного действия АБК реализуются за счет синтеза антибиотиков (феназина, пиолотеорина, пирролнитрина, бацилломицина, микосубтилина и др. (Wang et al., 2021)), сидерофоров (соединений, способствующих повышению подвижности железа – гидроксаматов, карбоксилатов, катехолатов и др. (Ghosh et al., 2020)), литических ферментов, разрушающих клеточные стенки МО (глюканаз, целлюлаз, хитиназ, протеаз, липаз и др.), или в результате конкуренции за питательные вещества и пространство. Биопрепараты на основе живых МО, используемые в качестве альтернативы синтетическим пестицидам, часто позиционируют как биопестициды (микробные пестициды) (Eilenberg et al., 2001; Bharti, Ibrahim, 2020; Stenberg et al., 2021; Fenibo et al., 2022; Hamrouni et al., 2025). Биопестициды действуют как антифиданты, аттрак-

танты, нематоды, фунгициды, репелленты вредителей, инсектициды и регуляторы роста (Sylvestre et al., 2023; Fusar Poli, Fontefrancesco, 2024).

Биоудобрения и АБК могут содержать один штамм или консорциумы полезных МО (Aloo et al., 2022). В рамках настоящей статьи при обсуждении вопросов, связанных с производством и применением продуктов сельскохозяйственного назначения, содержащих живые ризосферные МО, используются общие понятия – «биопрепараты» и «инокулянты», которые объединяют БУ, БС и АБК.

Эффективность биопрепаратов существенно зависит от климатических условий, а также содержания и доступности питательных веществ в почве. Исследования показывают, что бактериальная инокуляция оказывает более выраженное стимулирующее воздействие на рост растений в бедных питательными веществами почвах. Например, штаммы бактерий *Pseudomonas alcaligenes* PsA15, *Bacillus polymyxa* BcP26 и *Mycobacterium phlei* MbP18 способны активно стимулировать рост кукурузы и усвоение N, P, K в дефицитной по содержанию этих элементов щелочной засоленной почве, при этом в относительно богатой суглинистой почве стимулирующий эффект снижается (Egamberdiyeva, 2007). В сухом климате за счет использования БУ урожайность может быть увеличена на  $20.0 \pm 1.7\%$ , в тропическом – на  $14.9 \pm 1.2$ , в океаническом – на  $10.0 \pm 3.7$ , в континентальном – только на  $8.5 \pm 2.4\%$  (Schütz et al., 2018). По имеющимся оценкам, внедрение БУ в практику сельского хозяйства позволит повысить урожайность различных культур в среднем на 25% и сократить внесение минеральных удобрений до 50% (Demir et al., 2023). Присущая почве неоднородность является ключевым препятствием на пути поиска подходящей для жизнедеятельности инокулянтов ниши и успешной адаптации полезных МО к новым условиям. После внесения бактерий в почву их количество чаще всего быстро снижается, что препятствует достижению целевого эффекта. Решению данной проблемы способствует производство инокулянтов в оптимальной препаративной форме и соблюдение сроков и технологии их внесения. Именно эти факторы определяют потенциальный успех применения биопрепаратов. В научной литературе описано множество потенциально полезных штаммов, которые не появились на рынке из-за того, что для них не удалось разработать эффективную препаративную форму (Bashan et al., 2014).

### Производство биопрепаратов

Коммерческий интерес к биопрепаратам на основе PGPM появился в конце XIX века, когда на рынок было выведено инновационное для того времени БУ «Нитрагин». В настоящее время ассортимент биопрепаратов и масштабы их производства быстро увеличиваются. Доминирующее положение на рынке занимают инокулянты на основе PGPR *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Azotobacter* и *Azospirillum*, а также PGPF, включающие роды *Trichoderma*, *Aspergillus*, *Piriformospora*, *Penicillium*, *Phoma* и микоризообразующие виды *Glomus* (*Rhizophagus*), *Entrophospora*, *Acaulospora* и *Sclerocystis* (Bhattacharya et al., 2024). По имеющимся оценкам, в 2024 г. объем рынка БУ составил \$ 2.53 млрд, в 2025 г. он должен вырасти до \$ 2.83 млрд, к 2032 г. – до \$ 6.34 млрд при среднегодовом темпе роста 12.21% в период 2025 – 2032 г. Самая большая доля рынка принадлежит Северной

Америке (30.83% в 2024 г.), что обусловлено растущим спросом на органические продукты и поддержкой правительством США устойчивых методов ведения сельского хозяйства (Biofertilizers Market Size..., 2024). Поддержка производству и применению БУ оказывается в Китае (China's MARA, 2025), Индии (Bio fertilizer production..., 2019), Евросоюзе (Kurniawati et al., 2023), РФ (Korshunov, 2019) и других странах. Крупные компании акцентируют внимание на разработке биопродуктов, позволяющих повысить супрессивность и плодородие почв за счет оптимизации микробного разнообразия и улучшения доступности питательных веществ (What is covered..., 2025). Ведущей тенденцией последних десятилетий становится ориентация на внедрение технологий генной инженерии, позволяющих адаптировать биоинокулянты к конкретным потребностям сельскохозяйственных культур, повысить их эффективность и устойчивость к воздействию неблагоприятных факторов, обеспечить успешную интеграцию с аборигенными микробными сообществами. Свойства биопрепаратов во многом зависят от того, из каких биотопов был выделен исходный штамм. Недавние исследования показали, что инокулянты на основе местных штаммов имеют более высокий адаптационный потенциал. Например, устойчивые к дефициту влаги штаммы *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* были выделены из почв засушливых регионов (Ham et al., 2016; Kurniawati et al., 2023).

Несмотря на то что потенциально пригодные для применения в качестве инокулянтов МО обитают в природных экосистемах, обязательным условием их коммерческого использования является точная идентификация и объективная оценка патогенности и пробиотического потенциала. Соблюдение данных условий представляет серьезную проблему, обусловленную высокой генетической изменчивостью МО, затрудняющей поддержание стабильности коммерческих штаммов в условиях культивирования и хозяйственного использования (Bharti et al., 2017; Chakraborty, Akhtar, 2021; Yadav, Yadav, 2024). Как правило, обязательные испытания патогенности и биобезопасности RGPB не проводятся. В настоящее время не существует международных согласованных надежных протоколов для оценки безопасности штаммов МО, предназначенных для применения в растениеводстве в качестве инокулянтов. Вместе с тем, некоторые эндофитные RGPB могут вызывать заболевания человека или переносить гены антибиотикорезистентности. Различные роды бактерий, включая *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Herbaspirillum*, *Ochrobactrum*, *Pseudomonas*, *Ralstonia*, *Staphylococcus*, *Stenotrophomonas*, содержат штаммы, которые могут быть полезными для растений, но вредными для человека. К возбудителям заболеваний человека можно отнести такие характерные для ризосферы МО, как *Pseudomonas aeruginosa* и *Stenotrophomonas maltophilia* (внутрибольничные (нозокомиальные) инфекции); *Serratia marcescens*, *Burkholderia cepacia* и *Proteus vulgaris* (инфекции мочевыводящих путей, органов дыхания, ран); *Bacillus cereus* и *Pseudomonas* spp. (кожные и раневые инфекции), *Salmonella enterica* (кишечные инфекции), *Aspergillus* (аспергиллез) и др. (Berg et al., 2005; Kisluk, Yaron, 2012; Morrissey, 2025). Наиболее распространенные методы оценки безопасности включают биохимические исследования метаболитов, отбраковку штаммов, растущих при температуре человеческого тела (+36°C), выявление чувствительности штамма к антибиотикам, тестирование вирулентности на лабора-

торных животных, идентификацию патогенных генов методами секвенирования (Tariq et al., 2022).

Каждый тип биоудобрения готовится путем выделения эффективного микробного штамма, его выращивания в искусственных условиях на определенных субстратах (питательных средах), масштабирования и формулирования (биоформулирования) с использованием твердой или жидкой основы (формулированием в англоязычной литературе называют объединение МО, основы и добавок, а готовый биопрепарат называют «формулой» или «биоформулой»). Правильное формулирование должно обеспечивать простоту обращения и применения биопродукта, хорошую рентабельность, стабильный микробиологический состав и жизнеспособность МО в течение заявленного срока хранения (Çakmakçı, 2019). Разработка методов производства больших количеств чистых (свободных от других МО) инокулянтов с высоким потенциалом инфицирования является основной проблемой, которую необходимо решить, чтобы обеспечить надлежащее качество БУ и гарантированный эффект от их применения (Malusá et al., 2012). В настоящее время качество коммерческих инокулянтов, выпускаемых многими производителями, остается на низком уровне, что не позволяет получить заявленный эффект и дискредитирует саму идею перехода к устойчивому сельскохозяйственному производству за счет частичной или полной замены химических удобрений биологическими. Многие биопрепараты содержат слишком низкое для успешной колонизации ризосферы число полезных МО, кроме того, препараты бывают загрязнены посторонней микробиотой, включающей условно-патогенные виды (Mishra, Barolia, 2020; Ullah et al., 2023). В качестве примера можно привести данные исследований 13 коммерческих БУ, проведенных в Индии. Согласно полученным результатам, только в 5 препаратах были обнаружены все или некоторые МО, указанные на этикетке, в 8 продуктах состав МО полностью не соответствовал заявленному (Raimi et al., 2020). Следует отметить, что большинство инокулянтов снижают жизнеспособность при длительном хранении и под воздействием неблагоприятных условий ОС. Для обеспечения устойчивости МО в составе биопрепаратов применяют такие передовые технологии, как лиофилизация (сублимационная сушка), сушка в псевдооживленном слое, инкапсулирование и др. Лيوфилизация сохраняет жизнеспособность МО за счет быстрого замораживания образца и удаления образующегося льда путем сублимации. Быстрая сушка в псевдооживленном слое повышает выживаемость и стрессоустойчивость МО, обеспечивает более высокую чистоту готовой формы. При инкапсулировании небольшие частицы активного агента (бактерий, клеток грибов, гифальных сегментов) полностью или частично покрываются защитной оболочкой. В результате образуются нано- (1 – 100 нм) или микро- (100 нм – 1000 мкм) капсулы. Оболочка защищает МО от воздействия вредных факторов и повышает их выживаемость. Например, срок хранения инкапсулированной хитозаном культуры *Pseudomonas fluorescens* ( $7 \times 10^{10}$  КОЕ/мл) достигал 10 месяцев (Isabel et al., 2024). При внесении в почву капсулирующий состав постепенно разрушается и МО начинают развиваться в новой среде. Чаще всего для создания защитных оболочек используют натуральные или синтетические полимеры, а также другие компоненты, способствующие сохранению жизне-



способности МО, обеспечивающие необходимую форму и прочность гранул, а также оптимальную скорость деградации и высвобождения МО в почве (Sahu et al., 2018; Kaur et al., 2023; Fadji et al., 2024).

В качестве носителей для бактериальных инокулянтов используют различные минералы, торф, растительные остатки, натуральные и синтетические полимеры, уголь и др. Носитель должен быть дешевым, доступным, пригодным для стерилизации, химически и физически однородным, обладать хорошей влагоудерживающей способностью и, по возможности, быть пригодным для большого числа видов или штаммов МО. Согласно опубликованным данным, рисовая солома, пшеничные и рисовые отруби, жом широко используют в производстве биоудобрений на основе *Rhizobium*, *Burkholderia*, *Bacillus*; инертные материалы (вермикулит, альгинат, перлит, фосфатная руда, полиакриламидные гели) – для биоудобрений на основе *Rhizobium*, *Azospirillum lipoferum*, *Bacillus megaterium* и *Pseudomonas*. Хорошим носителем для большинства МО является торф (Yakanto, Shutsrirung, 2017; Kaur, Kaur, 2023). Для создания биопродуктов в твердой форме используют твердые носители, для жидкой или пастообразной формы – жидкие.

Современные технологии позволяют увеличить срок годности жидких биопрепаратов до 15 – 24 месяцев, твердых – до 8 – 12 месяцев. Более короткий срок хранения твердых форм в основном обусловлен гибелью МО из-за обезвоживания. Жидкие формы более устойчивы к воздействию повышенных температур (до 45°C), имеют более низкий уровень загрязнения и более высокое содержание полезных МО ( $>10^8$  КОЕ/мл), удобны в использовании и экономичны в производстве (John et al., 2011; Dey, 2021). Для производства жидких форм используют питательные бульоны, воду, растительные и минеральные масла, эмульсии типа «масло в воде», загустители (крахмал, гуммиарабик, КМЦ и др.), защитные агенты (диметилсульфоксид, глицерин, поливинилпирролидон) и другие компоненты. В качестве стабилизаторов суспензий и эмульсий применяют поверхностно-активные вещества (до 3 – 8% от массы удобрения). Обязательным компонентом жидких биоформул являются защитные добавки, способствующие образованию цист и спящих спор. В жидкой форме производят препараты, содержащие *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Rhizobium*, *Acetobacter*, фосфат и калий мобилизующие бактерии (*Bacillus* spp., *Pseudomonas* spp., *Frateruria aurentia*) и др. Качественный биопрепарат должен содержать до  $10^7$  –  $10^8$  и более жизнеспособных клеток, или КОЕ/г. Примеси недопустимы при разведении до  $10^{-5}$  –  $10^{-6}$  (Mohod et al., 2015; Raimi et al., 2021; Allouzi et al., 2022; Jaiswal et al., 2023). Твердые биопрепараты выпускают в форме гранул, микрогранул, порошков, смачиваемых порошков, вододиспергируемых гранул. Такие препараты характеризуются химической стабильностью, их удобно транспортировать, хранить и смешивать с сыпучими материалами (Miranda et al., 2024).

Исследования последних лет показали, что значительные перспективы для повышения эффективности биопрепаратов и снижения экологического давления на экосистемы открывают нанотехнологии (Saber-Rise, Moradi-Pour, 2020). Наноразмерные частицы легко поглощаются корнями и листьями растений и усваиваются более эффективно. Инновационные нанобиоудобрения состоят из наномате-

риалов, связанных с полезными МО (например, бактериальные клетки, прикрепленные к поверхности наночастиц). Приготовление нанобиодобрений включает три основных этапа: подготовку микробной культуры, инкапсулирование МО с наночастицами и тестирование эффективности, качества и срока годности (Patel et al., 2023).

В качестве примера нанобиодобрения можно привести состав, содержащий бактерии *Pseudomonas* sp. DN18, заключенные в альгинатные шарики с добавкой салициловой кислоты, наночастиц оксида цинка, азота и фосфора (ZnONP). Испытания показали, что данный состав проявлял более выраженный фунгицидный эффект (подавлял *Sclerotium rolfii*) и оказывал более выраженное стимулирующее воздействие на рост растений, чем препараты содержащие свободные бактерии (Panichikkal et al., 2021).

Отдельную группу биопрепаратов составляют препараты, содержащие AMF. Технология производства биопрепаратов на основе AMF существенно отличается от технологии производства биопрепаратов на основе других МО. Поскольку AMF являются облигатными симбионтами, они не могут культивироваться в чистых культурах, изолированно от растений-хозяев. Эта особенность существенно затрудняет крупномасштабное производство AMF для сельского хозяйства, ограничивает объемы их выпуска и затрудняет обеспечение надлежащего качества. Низкое качество является главной проблемой данной группы биопрепаратов. Независимая оценка коммерческих AMF-инокулянтов, выпускаемых в Европе, Австралии и Северной Америке, показала, что в нестерилизованной почве их применение не привело к усилению микоризной колонизации. Инокуляция увеличила биомассу растений только в 1 случае из 25. В стерилизованной почве не вызвали колонизацию корней 84% инокулянтов. Полученные результаты свидетельствуют о том, что изученные коммерческие формы биопрепаратов не содержали достаточного количества жизнеспособных пропагул (Salomon, Demarmels et al., 2022). Аналогичные результаты были получены и в ряде других исследований, то есть неэффективные коммерческие AMF-инокулянты пока являются обычным явлением, а не исключением. Часто в состав инокулянтов, заявляемых производителями как AMF, включают другие полезные МО, а также биологически активные и/или питательные вещества. Положительное действие соответствующих добавок может быть ложно приписано результату воздействия AMF (Salomon et al., 2022). В настоящее время Европейский комитет по стандартизации CEN TC 455 «Биостимуляторы растений» устанавливает стандартные методы сертификации AMF-инокулянтов. Основное внимание в этих методах уделяется количественной оценке жизнеспособных МО в коммерческих продуктах и подтверждению заявленных преимуществ с помощью стандартизированных испытаний (например, повышенное усвоение питательных веществ, устойчивость к абиотическому стрессу и стимулирование роста растений) (CEN/TC, 2019).

В последние годы фокус прикладных исследований направлен на технологические аспекты производства и применения эффективных AMF-инокулянтов. Для инокуляции обычно используют почву из корневой зоны растений-хозяев, содержащую колонизированные фрагменты корней, споры AMF и гифы; сырые иноку-

лянты (совместно выращенные в инертной среде изоляты AMF и растение-хозяин) или зараженные фрагменты корней растения-хозяина, которые могут служить источником инокулята. Необходимость совместного культивирования AMF с растением-хозяином требует не только значительного времени и пространства, но и затрудняет создание референтных коллекций AMF. Не менее сложную проблему представляет выделение чистой культуры и оценка уровня колонизации корней растения-хозяина соответствующими грибами (Berruti et al., 2016; Kumar, Dubey, 2020; Anand et al., 2022). Для крупномасштабного асептического производства AMF-препаратов *in vitro* используют специальные биореакторы, позволяющие выращивать AMF-споры в волосатом корне растения, трансформированного с помощью Т-ДНК из плазмиды *Agrobacterium rhizogenes*. Биореактор включает распылительное устройство, систему инокуляции, культуральную сетку и рециркуляцию питательных веществ, обеспечивает оптимальное распределение кислорода, минимизирует сдвиговое повреждение чувствительных трансформированных корней, что приводит к получению высококачественных, незагрязненных спор AMF. Совершенствование конструкций биореакторов обещает повысить рентабельность и масштабируемость производства, а также качество AMF биопрепаратов (Ghorui et al., 2025).

Более 90% коммерческих продуктов, содержащих AMF, выпускается в твердой форме и около 10% – в жидкой. Наиболее активно для производства инокулянтов используют *Rhizophagus irregularis* (39%), *Funneliformis mosseae* (21%) и *Claroideoglomus etunicatum* (16%). Повышению эффективности AMF-препаратов способствует применение стриголактонов, а также низких доз флавоноа хризина и флавонолов кверцетина и рутина, которые в качестве пресимбиотических сигнальных молекул стимулируют прорастание спор и облегчают колонизацию корней (Vurro et al., 2016; Lidoy et al., 2023).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ориентация на частичную или полную замену синтетических агрохимикатов продуктами биологического происхождения, содержащими дружественные растениям живые МО, является важным фактором экологизации земледелия. Экологически безопасные биопрепараты на основе PGPM способствуют улучшению минерального питания, снижению фитопатогенной нагрузки, повышению стрессоустойчивости растений. В научной литературе описаны сотни эффективных штаммов МО (бактерий, грибов, водорослей) потенциально пригодных для создания экологически безопасных биоудобрений, регуляторов (стимуляторов) роста, АБК, однако лишь немногие из этих МО применяются в производстве коммерческих инокулянтов, что в значительной степени обусловлено несовершенством биотехнологических процессов массового производства ценных штаммов, низкой выживаемостью полезных МО в период хранения и внесения биопрепаратов, недостаточным адаптационным потенциалом инокулянтов к новым условиям. Особые сложности возникают при производстве инокулянтов на основе АБК.

К числу важнейших задач, которые необходимо решить производителям коммерческих биопрепаратов, на современном этапе следует отнести внедрение си-

стемы обеспечения надлежащего качества соответствующих товаров, а также их санитарной и экологической безопасности. Особую остроту данная задача приобретает в условиях активного внедрения в практику нанотехнологий и технологий генной инженерии, существенно изменяющих естественные свойства МО.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Allouzi M. M. A., Allouzi S. M. A., Keng Z. X., Supramaniam C. V., Singh A., Chong S. Liquid biofertilizers as a sustainable solution for agriculture. *Heliyon*, 2022, vol. 8, iss. 12, article no. e12609. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2022.e12609>
- Aloo B. N., Tripathi V., Makumba B. A., Mbega E. R. Plant growth-promoting rhizobacterial biofertilizers for crop production: The past, present, and future. *Frontiers in Plant Science*, 2022, vol. 13, article no. 1002448. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1002448>
- Anand K., Pandey G. K., Kaur T., Pericak O., Yadav A. N. Arbuscular mycorrhizal fungi as a potential biofertilizers for agricultural sustainability. *Journal of Applied Biology and Biotechnology*, 2022, vol. 10, suppl. 1, pp. 90–107. <https://doi.org/10.7324/JABB.2022.10s111>
- Backer R., Rokem J. S., Ilangumaran G., Lamont J., Smith D. L. Plant growth-promoting rhizobacteria: Context, mechanisms of action, and roadmap to commercialization of biostimulants for sustainable agriculture. *Frontiers in Plant Science*, 2018, vol. 9, pp. 1473–1481. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01473>
- Bashan Y., de-Bashan L. E., Prabhu S. R., Hernandez J. P. Advances in plant growth-promoting bacterial inoculant technology: Formulations and practical perspectives (1998–2013). *Plant and Soil*, 2014, vol. 378, pp. 1–33. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1956-x>
- Berendsen R. L., Pieterse C. M. J., Bakker P. A. H. M. The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science*, 2012, vol. 17, iss. 8, pp. 478–486. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.04.001>
- Berg G., Eberl L., Hartmann A. The rhizosphere as a reservoir for opportunistic human pathogenic bacteria. *Environmental Microbiology*, 2005, vol. 7, iss. 11, pp. 1673–1685. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2005.00891.x>
- Berg G., Köberl M., Rybakova D., Müller H., Grosch R., Smalla K. Plant microbial diversity is suggested as the key to future biocontrol and health trends. *FEMS Microbiology Ecology*, 2017, vol. 93, iss. 5, article no. fix050. <https://doi.org/10.1093/femsec/fix050>
- Berlec A. Novel techniques and findings in the study of plant microbiota: Search for plant probiotics. *Plant Science*, 2012, vol. 193–194, pp. 96–102. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.05.010>
- Berruti A., Lumini E., Balestrini R., Bianciotto V. Arbuscular mycorrhizal fungi as natural biofertilizers: Let's benefit from past successes. *Frontiers in Microbiology*, 2016, vol. 6, article no. 1559. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01559>
- Bharti N., Sharma S. K., Saini S., Verma A., Nimonkar Y., Prakash O. Microbial plant probiotics: Problems in application and formulation. In: *Probiotics and Plant Health*. Singapore, Springer Nature Singapore Pte Ltd., 2017, pp. 317–335. [https://doi.org/10.1007/978-981-10-3473-2\\_13](https://doi.org/10.1007/978-981-10-3473-2_13)
- Bharti V., Ibrahim S. Biopesticides: Production, formulation and application systems. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 2020, vol. 9, iss. 10, pp. 3931–3946. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2020.910.453>
- Bhattacharya A., Mishra P., Mishra I., Arora P., Arora N. K. Microbe-based biostimulants: Latest developments and future perspectives. *Microbial Biotechnology for Sustainable Agriculture*. Singapore, Springer Nature Singapore Pte Ltd., 2024, vol. 2, pp. 29–54.
- Bio fertilizer production and marketing. *MIT Mega Food Park*. Odisha, India, 2019. Available at: [http://mitsmegafoodpark.com/mobile/documents/project\\_report/Bio%20Fertilizer%20Production%20and%20marketing.pdf](http://mitsmegafoodpark.com/mobile/documents/project_report/Bio%20Fertilizer%20Production%20and%20marketing.pdf) (accessed April 7, 2025).

*Biofertilizers Market Size, Share & Industry Analysis, By Type (Nitrogen Fixing, Phosphate Solubilizers, and Others), By Microorganism (Rhizobium, Azotobacter, Azospirillum, Pseudomonas, Bacillus, VAN, and Others), By Application (Seed Treatment, Soil Treatment, and Others), By Crop Type (Cereals, Pulses & Oilseeds, Fruits & Vegetables, and Others), and Regional Forecast, 2025–2032. Fortune Business Insights. Pune, India, 2024. 249 p. Available at: <http://www.fortunebusinessinsights.com/industry-reports/biofertilizers-market-100413> (accessed April 7, 2025).*

Çakmakçı R. A review of biological fertilizers current use, new approaches, and future perspectives. *International Journal of Innovative Studies in Sciences and Engineering Technology*, 2019, vol. 5, no. 7, pp. 83–92.

CEN/TC 455 “Plant Biostimulants”, 2019. Available at: <http://fertilgest.imagelinenetwork.com/sitocommon/UserFiles/Image/biostimolanti-conference2020/session1/01-Benoit-Planques-Presentation-CEN-TC-455-Bari.pdf> (accessed April 7, 2025).

Chakraborty T., Akhtar N. Biofertilizers: Prospects and challenges for future. In: *Biofertilizers: Study and Impact*. Beverly, Scrivener Publishing, 2021, pp. 575–590. <https://doi.org/10.1002/9781119724995.ch20>

Chen W., Modi D., Picot A. Soil and phytomicrobiome for plant disease suppression and management under climate change: A review. *Plants*, 2023, vol. 12, no. 14, article no. 2736. <https://doi.org/10.3390/plants12142736>

China’s MARA to Streamline Approval and Promote High-Efficiency Bio-Pesticides. Available at: <http://www.reach24h.com/en/news/industry-news/agrochemical/chinas-mara-to-streamline-approval-and-promote-high-efficiency-bio-pesticides.html> (accessed April 7, 2025).

Demir H., Sönmez İ., Uçan U., Akgün İ. H. Biofertilizers improve the plant growth, yield, and mineral concentration of lettuce and broccoli. *Agronomy*, 2023, vol. 13, no. 8, article no. 2031. <https://doi.org/10.3390/agronomy13082031>

Deng Z. S., Kong Z. Y., Zhang B. C., Zhao L. F. Insights into non-symbiotic plant growth promotion bacteria associated with nodules of *Sphaerophysa salsula* growing in northwestern China. *Archives of Microbiology*, 2020, vol. 202, pp. 399–409. <https://doi.org/10.1007/s00203-019-01752-7>

Dey A. Liquid biofertilizers and their applications: an overview. In: *Environmental and Agricultural Microbiology: Applications for Sustainability*. Beverly, Scrivener Publishing LLC, 2021, pp. 275–292. <https://doi.org/10.1002/9781119525899>

Dotaniya M. L., Meena V. D. Rhizosphere effect on nutrient availability in soil and its uptake by plants: A review. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences*, 2015, vol. 85, iss. 1, pp. 1–12. <https://doi.org/10.1007/s40011-013-0297-0>

Duke S. O., Dayan F. E. Modes of action of microbially-produced phytotoxins. *Toxins*, 2011, vol. 3, no. 8, pp. 1038–1064. <https://doi.org/10.3390/toxins3081038>

Egamberdiyeva D. The effect of plant growth promoting bacteria on growth and nutrient uptake of maize in two different soils. *Applied Soil Ecology*, 2007, vol. 36, iss. 2–3, pp. 184–189. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.02.005>

Eilenberg J., Hajek A., Lomer C. Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, 2001, vol. 46, iss. 4, pp. 387–400. <https://doi.org/10.1023/A:1014193329979>

Espinosa-Palomeque B., Jiménez-Pérez O., Ramírez-Gottfried R. I., Preciado-Rangel P., Rivas-García T. Biocontrol of phytopathogens using plant growth promoting Rhizobacteria: Bibliometric analysis and systematic review. *Horticulturae*, 2025, vol. 11, no. 3, pp. 271–280. <https://doi.org/10.3390/horticulturae11030271>

Fadiji A. E., Xiong C., Egidi E., Singh B. K. Formulation challenges associated with microbial biofertilizers in sustainable agriculture and paths forward. *Journal of Sustainable Agriculture and Environment*, 2024, vol. 3, iss. 3, article no. e70006. <https://doi.org/10.1002/sae2.70006>

Fenibo E. O., Ijoma G. N., Matambo T. Biopesticides in sustainable agriculture: Current status and future prospects. In: *New and Future Development in Biopesticide Research: Biotechnological Exploration*. Singapore, Springer Nature Singapore Pte Ltd., 2022, pp. 1–53. [https://doi.org/10.1007/978-981-16-3989-0\\_1](https://doi.org/10.1007/978-981-16-3989-0_1)

Fusar Poli E., Fontefrancesco M. F. Trends in the implementation of biopesticides in the Euro-Mediterranean region: A narrative literary review. *Sustainable Earth Reviews*, 2024, vol. 7, iss. 1, article no. 14. <https://doi.org/10.1186/s42055-024-00085-8>

Garbeva P., Van Elsas J. D., Van Veen J. A. Rhizosphere microbial community and its response to plant species and soil history. *Plant and Soil*, 2008, vol. 302, pp. 19–32. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9432-0>

Ghorui M., Chowdhury S., Burla S. Recent advances in the commercial formulation of arbuscular mycorrhizal inoculants. *Frontiers in Industrial Microbiology*, 2025, vol. 3, article no. 1553472. <https://doi.org/10.3389/finmi.2025.1553472>

Ghosh S. K., Bera T., Chakrabarty A. M. Microbial siderophore – A boon to agricultural sciences. *Biological Control*, 2020, vol. 144, article no. 104214. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104214>

Gray E. J., Smith D. L. Intracellular and extracellular PGPR: Commonalities and distinctions in the plant–bacterium signaling processes. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, vol. 37, iss. 3, pp. 395–412. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.08.030>

Gusain P., Bhandari B. S. Rhizosphere associated PGPR functioning. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 2019, vol. 8, iss. 5, pp. 1181–1191.

Ham R., O’Callaghan M., Geurts R., Ridgway H. J., Ballard R., Noble A., Wakelin S. A. Soil moisture deficit selects for desiccation tolerant *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii*. *Applied Soil Ecology*, 2016, vol. 108, pp. 371–380. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.09.016>

Hamrouni R., Regus F., Farnet Da Silva A. M., Orsiere T., Hamrouni R. Current status and future trends of microbial and nematode-based biopesticides for biocontrol of crop pathogens. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2025, vol. 45, iss. 2, pp. 333–352. <https://doi.org/10.1080/07388551.2024.2370370>

Hossain M. M., Sultana F., Islam S. Plant growth-promoting fungi (PGPF): Phytostimulation and induced systemic resistance. In: *Plant-Microbe Interactions in Agro-Ecological Perspectives*. Singapore, Springer Nature Singapore Pte Ltd., 2017, vol. 2, pp. 135–191. [https://doi.org/10.1007/978-981-10-6593-4\\_6](https://doi.org/10.1007/978-981-10-6593-4_6)

Isabel J. B., Balamurugan A., Devi P. R., Periyasamy S. Chitosan-encapsulated microbial biofertilizer: A breakthrough for enhanced tomato crop productivity. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2024, vol. 260, article no. 129462. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2024.129462>

Jaiswal A., Kumari G., Upadhyay V. K., Pradhan J., Pramanik H. S. K. A methodology to develop liquid formulation of biofertilizer technology. *The Pharma Innovation Journal*, 2023, vol. 12, no. 11, pp. 875–881.

John R. P., Tyag R. D., Brar S. K., Surampalli R. Y., Prévost D. Bio-encapsulation of microbial cells for targeted agricultural delivery. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2011, vol. 31, iss. 3, pp. 211–226. <https://doi.org/10.3109/07388551.2019.513327>

Jones D. L., Hinsinger P. The rhizosphere: Complex by design. *Plant and Soil*, 2008, vol. 312, pp. 1–6. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9774-2>

Kaur R., Kaur S. Carrier-Based Biofertilizers. In: *Metabolomics, Proteomes and Gene Editing Approaches in Biofertilizer Industry*. Singapore, Springer Nature Singapore Pte Ltd., 2023, pp. 57–75.

Kaur R., Kaur S., Dwibedi V., Kaur C., Akhtar N., Alzahrani A. Development and characterization of rice bran-gum Arabic based encapsulated biofertilizer for enhanced shelf life and con-

trolled bacterial release. *Frontiers in Microbiology*, 2023, vol. 14, article no. 1267730. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1267730>

Kim Y. C., Anderson A. J. Rhizosphere pseudomonads as probiotics improving plant health. *Molecular Plant Pathology*, 2018, vol. 19, iss. 10, pp. 2349–2359. <https://doi.org/10.1111/mpp.12693>

Kisluk G., Yaron S. Presence and persistence of *Salmonella enterica* serotype typhimurium in the phyllosphere and rhizosphere of spray-irrigated parsley. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, vol. 78, iss. 11, pp. 4030–4036. <https://doi.org/10.1128/AEM.00087-12>

Kondakova L. V., Syrchina N. V., Kondakova I. A. Soil algocyanoflora specificity under anthropogenic pressure. *Theoretical and Applied Ecology*, 2025, no. 1, pp. 202–209 (in Russian). <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2024-4-202-209>

Kondakova L. V., Syrchina N. V., Kondakova I. A. The ground sulphur effect on algocyanoflora of alkali-saline soil. *Theoretical and Applied Ecology*, 2024, no. 1, pp. 131–140 (in Russian). <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2024-1-131-140>

Kondakova L. V., Syrchina N. V., Pilip L. V., Kondakova I. A. Manure runoff impact on soil phototrophic microorganisms. *Theoretical and Applied Ecology*, 2023, no. 2, pp. 190–197 (in Russian). <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2023-2-190-197>

Korshunov S. New contexts of organic agriculture. *Agrarian Science*, 2019, no. 3, pp. 10–11 (in Russian).

Kumar P., Dubey K. K. Biotechnological interventions for arbuscular mycorrhiza fungi (AMF) based biofertilizer: Technological perspectives. In: *Microbial Enzymes and Biotechniques: Interdisciplinary Perspectives*. Singapore, Springer Nature Singapore Pte Ltd., 2020, pp. 161–191. [https://doi.org/10.1007/978-981-15-6895-4\\_9](https://doi.org/10.1007/978-981-15-6895-4_9)

Kurniawati A., Stankovics P., Hilmi Y. S., Toth G., Smol M., Toth Z. Understanding the future of bio-based fertilisers: The EU's policy and implementation. *Sustainable Chemistry for Climate Action*, 2023, vol. 3, article no. 100033. <https://doi.org/10.1016/j.scca.2023.100033>

Lahlali R., Taoussi M., Laasli S. E., Gachara G., Barka E. A. Effects of climate change on plant pathogens and host-pathogen interactions. *Crop and Environment*, 2024, vol. 3, iss. 3, pp. 159–170. <https://doi.org/10.1016/j.crope.2024.05.003>

Lidoy J., Berrio E., García M., España-Luque L., Pozo M. & López-Ráez J. A. Flavonoids promote *Rhizophagus irregularis* spore germination and tomato root colonization: A target for sustainable agriculture. *Frontiers in Plant Science*, 2023, vol. 13, article no. 1094194. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1094194>

Ling N., Wang T., Kuzyakov Y. Rhizosphere bacteriome structure and functions. *Nature Communications*, 2022, vol. 13, no. 1, article no. 836. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-28448-9>

Malusá E., Sas-Paszt L., Ciesielska J. Technologies for beneficial microorganisms inocula used as biofertilizers. *The Scientific World Journal*, 2012, vol. 2012, no. 1, article no. 491206. <https://doi.org/10.1100/2012/491206>

Minz D., Ofek M. Rhizosphere microorganisms. In: *Beneficial Microorganisms in Multicellular Life Forms*. Berlin, Springer-Verlag, 2011, pp. 105–121. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-21680-0\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-642-21680-0_7)

Miranda A. M., Hernandez-Tenorio F., Villalta F., Vargas G. J., Sáez A. A. Advances in the development of biofertilizers and biostimulants from microalgae. *Biology*, 2024, vol. 13, no. 3, article no. 199. <https://doi.org/10.3390/biology13030199>

Mishra B. K., Barolia S. K. Quality assessment of microbial inoculants as biofertilizer. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 2020, vol. 9, no. 10, pp. 3715–3729. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2020.910.428>

Mohod S., Lakhawat G. P., Deshmukh S. K., Ugwekar R. P. Production of liquid biofertilizers and its quality control. *International Journal of Emerging Trends in Science and Technology*, 2015, vol. 2, iss. 2, pp. 158–165.

Mondal S., Sarkar S. Role of plant growth promoting rhizobacteria in sustainable agriculture: A review. *Journal Pharmacognosy and Phytochemistry*, 2019, vol. 8, pp. 2821–2831.

Morrissey C. O. Diagnosis and management of invasive fungal infections due to non-*Aspergillus* moulds. *Journal of Antimicrobial Chemotherapy*, 2025, vol. 80, suppl. 1, pp. 117–139. <https://doi.org/10.1093/jac/dkaf005>

Nagy L. G. Many roads to convergence. *Science*, 2018, vol. 361, no. 6398, pp. 125–126. <https://doi.org/10.1126/science.aau2409>

Pang Z., Xu P. Probiotic model for studying rhizosphere interactions of root exudates and the functional microbiome. *The ISME Journal*, 2024, vol. 18, no. 1, article no. 223. <https://doi.org/10.1093/ismejo/wrae223>

Panichikkal J., Prathap G., Nair R. A., Krishnankutty R. E. Evaluation of plant probiotic performance of *Pseudomonas* sp. encapsulated in alginate supplemented with salicylic acid and zinc oxide nanoparticles. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2021, vol. 166, pp. 138–143. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2020.10.110>

Paradić N., Teklić T., Zeljković S., Lisjak M., Špoljarević M. Biostimulants research in some horticultural plant species – A review. *Food Energy Security*, 2019, vol. 8, iss. 2, article no. e00162. <https://doi.org/10.1002/fes3.162>

Patel C., Singh J., Karunakaran A., Ramakrishna W. Evolution of nano-biofertilizer as a green technology for agriculture. *Agriculture*, 2023, vol. 13, no. 10, article no. 1865. <https://doi.org/10.3390/agriculture13101865>

Pilip L. V., Syrchina N. V., Kozvonin V. A., Kolevatykh E. P., Ashikhmina T. Ya., Sazonov A. V. Biological contamination of arable land with pig waste. *Theoretical and Applied Ecology*, 2022, no. 3, pp. 199–205 (in Russian). <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2022-3-199-205>

Prashar P., Kapoor N., Sachdeva S. Rhizosphere: Its structure, bacterial diversity and significance. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 2014, vol. 13, iss. 1, pp. 63–77. <https://doi.org/10.1007/s11157-013-9317-z>

Pritchina O., Ely C., Smets B. F. Effects of PAH-contaminated soil on rhizosphere microbial communities. *Water, Air, & Soil Pollution*, 2011, vol. 222, pp. 17–25. <https://doi.org/10.1007/s11270-011-0800-2>

Quintas-Nunes F., Brandão P. R., Barreto Crespo M. T., Glick B. R., Nascimento F. X. Plant growth promotion, phytohormone production and genomics of the rhizosphere-associated microalga, *Micractinium rhizosphaerae* sp. nov. *Plants*, 2023, vol. 12, no. 3, article no. 651. <https://doi.org/10.3390/plants12030651>

Raimi A., Roopnarain A., Adeleke R. Biofertilizer production in Africa: Current status, factors impeding adoption and strategies for success. *Scientific African*, 2021, vol. 11, article no. e00694. <https://doi.org/10.1016/j.sciaf.2021.e00694>

Raimi A., Roopnarain A., Chirima G. J., Adeleke R. Insights into the microbial composition and potential efficiency of selected commercial biofertilisers. *Heliyon*, 2020, vol. 6, iss. 7, article no. 7. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2020.e04342>

Saberi-Rise R., Moradi-Pour M. The effect of *Bacillus subtilis* Vru1 encapsulated in alginate-Bentonite coating enriched with titanium nanoparticles against *Rhizoctonia solani* on bean. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2020, vol. 152, pp. 1089–1097. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2019.10.197>

Sahu P. K., Gupta A., Singh M., Mehrotra P., Brahmaprakash G. P. Bioformulation and fluid bed drying: A new approach towards an improved biofertilizer formulation. In: *Eco-friendly Agro-biological Techniques for Enhancing Crop Productivity*. Singapore, Springer Nature Singapore Pte Ltd., 2018, pp. 47–62. [https://doi.org/10.1007/978-981-10-6934-5\\_3](https://doi.org/10.1007/978-981-10-6934-5_3)

Salomon M. J., Demarmels R., Watts-Williams S. J., McLaughlin M. J., Kafle A., Ketelsen C., van der Heijden M. G. Global evaluation of commercial arbuscular mycorrhizal inoculants under



greenhouse and field conditions. *Applied Soil Ecology*, 2022, vol. 169, article no. 104225. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104225>

Salomon M. J., Watts-Williams S. J., McLaughlin M. J., Bücking H., Singh B. K., Hutter I., van der Heijden M. G. Establishing a quality management framework for commercial inoculants containing arbuscular mycorrhizal fungi. *iScience*, 2022, vol. 25, iss. 7, article no. 104636. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.104636>

Sánchez-Gómez T., Santamaría Ó., Martín-García J. & Poveda J. Fungal metabolites as plant growth promoters in crops. In: *Fungal Metabolites for Agricultural Applications: Biostimulation and Crop Protection by Fungal Biotechnology*. Cham, Springer Nature Switzerland, 2025, pp. 59–84. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-76587-2\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-031-76587-2_4)

Santoyo G., Moreno-Hagelsieb G., del Carmen Orozco-Mosqueda M., Glick B. R. Plant growth-promoting bacterial endophytes. *Microbiological Research*, 2016, vol. 183, pp. 92–99. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.11.008>

Schütz L., Gattinger A., Meier M., Müller A., Boller T., Mäder P., Mathimaran N. Improving crop yield and nutrient use efficiency via biofertilization – A global meta-analysis. *Frontiers in Plant Science*, 2018, vol. 8, article no. 2204. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02204>

Shilev S., Azaizeh H., Vassilev N., Georgiev D., Babrikova I. Interactions in soil-microbe-plant system: Adaptation to stressed agriculture. In: *Microbial Interventions in Agriculture and Environment. Vol. 1: Research Trends, Priorities and Prospects*. Singapore, Springer Nature Singapore Pte Ltd., 2019, pp. 131–171. [https://doi.org/10.1007/978-981-13-8391-5\\_6](https://doi.org/10.1007/978-981-13-8391-5_6)

Singh B., Tripathi S., Tyagi S., Tripathi A., Dubey P., Kumar S. Phytostimulation and induction of systemic resistance by plant growth promoting fungi. In: *Plant Microbiome and Biological Control: Emerging Trends and Applications*. Cham, Springer Nature Switzerland, 2025, pp. 221–238. <https://doi.org/10.1007/978-3-031-75845-4>

Smalla K., Wieland G., Buchner A., Zock A., Parzy J., Kaiser S., Roskot N., Heuer H., Berg G. Bulk and rhizosphere soil bacterial communities studied by denaturing gradient gel electrophoresis: Plant-dependent enrichment and seasonal shifts revealed. *Applied and Environmental Microbiology*, 2001, vol. 67, no. 10, pp. 4742–4751. <https://doi.org/10.1128/AEM.67.10.4742-4751.2001>

Soumare A., Diedhiou A. G., Thuita M., Hafidi M., Kouisni L. Exploiting biological nitrogen fixation: a route towards a sustainable agriculture. *Plants*, 2020, vol. 9, no. 8, article no. 1011. <https://doi.org/10.3390/plants9081011>

Stenberg J. A., Sundh I., Becher P. G., Björkman C., Viketoft M. When is it biological control? A framework of definitions, mechanisms, and classifications. *Journal of Pest Science*, 2021, vol. 94, iss. 3, pp. 665–676. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01354-7>

Sun W., Shahrajabian M. H., Soleymani A. The roles of Plant-Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR) – Based biostimulants for agricultural production systems. *Plants*, 2024, no. 13, article no. 613. <https://doi.org/10.3390/plants13050613>

Sylvestre M. N., Adou A. I., Brudey A., Sylvestre M., Pruneau L., Gaspard S., Cebrian-Torrejón G. Plant-derived pesticides (Alternative approaches to pesticide use). In: *Biodiversity, Functional Ecosystems and Sustainable Food Production*. Cham, Springer International Publ., 2023, pp. 141–182. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-07434-9\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-031-07434-9_5)

Syrchina N. V., Pilip L. V., Ashikhmina T. Ya. Chemical land degradation under the influence of animal husbandry waste. *Theoretical and Applied Ecology*, 2022, no. 3, pp. 219–225 (in Russian). <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2022-3-219-225>

Syrchina N. V., Pilip L. V., Kolevatykh E. P., Ashikhmina T. Ya. Biological contamination of soils by livestock by-products. *Theoretical and Applied Ecology*, 2024, no. 2, pp. 201–210 (in Russian). <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2024-2-201-210>

Tariq M., Jameel F., Ijaz U., Abdullah M. Biofertilizer microorganisms accompanying pathogenic attributes: A potential threat. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2022, vol. 28, iss. 1, pp. 77–90. <https://doi.org/10.1007/s12298-022-01138-y>

Ullah R., Junaid M., Kanwal M., Adnan M., Nawaz T., Ahmed N., Hassan S. Status of research and applications of bio-fertilizers: Global scenario. In: *Biofertilizers for Sustainable Soil Management*. Boca Raton, CRC Press, 2023, pp. 225–247.

Vassileva M., Flor-Peregrin E., Malusá E., Vassilev N. Towards better understanding of the interactions and efficient application of plant beneficial prebiotics, probiotics, postbiotics and synbiotics. *Frontiers in Plant Science*, 2020, vol. 11, pp. 1068–1076. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01068>

Voronina E., Sidorova I. Rhizosphere, mycorrhizosphere and hyphosphere as unique niches for soil-inhabiting bacteria and micromycetes. In: *Advances in PGPR Research*. Boston, CABI, 2017, pp. 165–186. <https://doi.org/10.1079/9781786390325.0165>

Vries F. T., Wallenstein M. D. Below-ground connections underlying above-ground food production: A framework for optimising ecological connections in the rhizosphere. *Journal of Ecology*, 2017, vol. 105, iss. 4, pp. 913–920. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12783>

Vurro M., Prandi C., Baroccio F. Strigolactones: How far is their commercial use for agricultural purposes? *Pest Management Science*, 2016, vol. 72, iss. 11, pp. 2026–2034. <https://doi.org/10.1002/ps.4254>

Wallenstein M. D. Managing and manipulating the rhizosphere microbiome for plant health: A systems approach. *Rhizosphere*, 2017, vol. 3, pt. 2, pp. 230–232. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2017.04.004>

Wang H., Liu R., You M. P., Barbetti M. J., Chen Y. Pathogen biocontrol using plant growth-promoting bacteria (PGPR): Role of bacterial diversity. *Microorganisms*, 2021, vol. 9, iss. 9, article no. 1988. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9091988>

Wani S. H., Kumar V., Shriram V., Sah S. K. Phytohormones and their metabolic engineering for abiotic stress tolerance in crop plants. *The Crop Journal*, 2016, vol. 4, iss. 3, pp. 162–176. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2016.01.010>

Win T. T., Barone G. D., Secundo F., Fu P. Algal biofertilizers and plant growth stimulants for sustainable agriculture. *Industrial Biotechnology*, 2018, vol. 14, iss. 4, pp. 203–211. <https://doi.org/10.1089/ind.2018.0010>

Yadav A., Yadav K. Challenges and opportunities in biofertilizer commercialization. *SVOA Microbiology*, 2024, vol. 5, iss. 1, pp. 1–14. <https://doi.org/10.58624/SVOAMB.2024.05.037>

Yakanto K., Shutsrirung A. Use of different materials as a carrier for plant growth promoting bacteria. *Asia-Pacific Journal of Science and Technology*, 2017, vol. 22, no. 1, pp. 1–7. <https://doi.org/10.14456/apst.2017.26>

Yakhin O. I., Lubyantsev A. A., Yakhin I. A., Brown P. H. Biostimulants in plant science: A global perspective. *Frontiers in Plant Science*, 2017, vol. 7, article no. 2049. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.02049>

What is covered under biofertilizers market? *The Business Research Company*, 2025. Available at: <http://www.thebusinessresearchcompany.com/report/biofertilizers-global-market-report> (accessed April 7, 2025).

## Biofertilizers and biological control agents based on rhizosphere microorganisms

N. V. Syrchina <sup>1✉</sup>, L. V. Pilip <sup>2</sup>, T. Ya. Ashikhmina <sup>1,3</sup>

<sup>1</sup> Vyatka State University

36 Moskovskaya St., Kirov 610000, Russia

<sup>2</sup> Vyatka State Agrotechnological University

133 Oktyabrsky Pr., Kirov 610017, Russia

<sup>3</sup> Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of RAS

28 Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Republic of Komi 167982, Russia

Received: April 27, 2025 / revised: June 14, 2025 / accepted: June 16, 2025 / published: October 15, 2025

**Abstract.** Focus on replacing synthetic fertilizers, growth regulators and plant protection products with biological products helps reducing the environmental impact, preserving biological diversity and soil fertility, and slowing down the depletion of natural resources. Plant-friendly rhizosphere microorganisms (bacteria, fungi, and algae) are of particular interest for the creation of commercial biopreparations (biofertilizers, biostimulants, and biological control agents). The article provides a review of research publications devoted to the production and use of agricultural biopreparations (inoculants) based on plant growth-promoting microorganisms (PGPR), plant growth-promoting fungi (PGPF) and eukaryotic microalgae. According to available estimates, the biofertilizer market volume should reach \$ 2.83 billion in 2025. Large companies operating in the biopreparation market focus on the development of innovative products that can increase the suppressive capacity and fertility of soils by improving microbial diversity, increasing the availability of nutrients, and suppressing dangerous phytopathogens. The leading trend of recent decades has been the orientation of producers toward the introduction of genetic engineering technologies that allow inoculants to be adapted to the specific needs of agricultural crops, to increase their efficiency and resistance to adverse factors, and to ensure successful integration with indigenous microbial communities. The main tasks in the field of biotechnology in modern science include confirmation of the quality of bioproducts, increase in their shelf life, guarantee of their efficiency, cost price reduction, and provision of environmental and sanitary safety. To ensure the proper quality of biopreparations and the guaranteed effect of their use, it is necessary to develop technologies for the production of large quantities of pure (free from other microorganisms) inoculants with a high infection potential.

**Keywords:** rhizosphere, biofertilizers, biological control agents, inoculants, biofertilizer production, arbuscular mycorrhiza fungi

*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:** Syrchina N. V., Pilip L. V., Ashikhmina T. Ya. Biofertilizers and biological control agents based on rhizosphere microorganisms. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 3, pp. 344–364 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-344-364>

---

✉ *Corresponding author:* Laboratory of Biomonitoring of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences and Vyatka State University, Russia.

*ORCID and e-mail addresses:* Nadezhda V. Syrchina: <https://orcid.org/0000-0001-9695-7146>, [nvms1956@mail.ru](mailto:nvms1956@mail.ru); Larisa V. Pilip: <https://orcid.org/0000-0001-8049-6760>, [pilip\\_larisa@mail.ru](mailto:pilip_larisa@mail.ru); Tamara Ya. Ashikhmina: <https://orcid.org/0000-0003-4919-0047>, [ecolab2@gmail.com](mailto:ecolab2@gmail.com).

## SHORT COMMUNICATIONS

Short Communication

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-365-373>

### **Invasive goldfish *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) (Cyprinidae, Actinopterygii) is spreading in freshwater ecosystems of Morocco through aquarium trade**

**S. El Caidi <sup>1</sup>, A. F. Taybi <sup>2</sup>, Y. Mabrouki <sup>1✉</sup>**

<sup>1</sup> Faculty of Sciences Dhar El Mehraz, University Sidi Mohamed Ben Abdellah  
B.P. 1796, Fès-Atlas 30003, Fez, Morocco

<sup>2</sup> Nador Multidisciplinary Faculty, Mohammed First University  
B.P. 524, Oujda 60000, Morocco

Received: December 1, 2024 / revised: August 2, 2025 / accepted: August 4, 2025 / published: October 15, 2025

**Abstract.** Biological invasions are a serious global challenge of our time, with invasive species causing significant losses of biodiversity and ecological services. The aquarium and ornamental pet trade is one of the major sources of alien species worldwide. One of the most popular aquarium fish is the goldfish *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758), an ornamental fish native to East Asia that has become cosmopolitan due to aquarium hobbyists. This notorious invasive fish was known from only few localities in natural ecosystems of North Africa. In this paper, we provide new information on the current distribution and presence of this invasive species in Morocco, as well as we discuss the role of aquarium trade in its introduction into new freshwater ecosystems of the country.

**Keywords:** invasive species, aquarium trade, ornamental fish, North Africa, freshwater ecosystems, distribution range

*Ethics approval and consent to participate:* The sampling of fish for the current research was performed in accordance with the legislation of Morocco and was approved by the Sidi Mohammed Ben Abdellah University, Faculty of Sciences Dhar El Mehraz (Fez, Morocco).

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

**For citation:** El Caidi S., Taybi A. F., Mabrouki Y. Invasive goldfish *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) (Cyprinidae, Actinopterygii) is spreading in freshwater ecosystems of Morocco through aquarium trade. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 3, pp. 365–373. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-365-373>

✉ *Corresponding author:* Conservation and Development of Bioresources Laboratory, Biology Department, Faculty of Sciences Dhar El Mehraz, University Sidi Mohamed Ben Abdellah, Morocco.

*ORCID and e-mail addresses:* Soufyane El Caidi: <https://orcid.org/0009-0004-4151-3475>, [Soufyane.elcaidi@ump.ac.ma](mailto:Soufyane.elcaidi@ump.ac.ma); Abdelkhaleq Fouzi Taybi: <https://orcid.org/0000-0001-9652-5407>, [a.taybi@ump.ac.ma](mailto:a.taybi@ump.ac.ma); Youness Mabrouki: <https://orcid.org/0000-0002-7336-8717>, [youness.mabrouki@usmba.ac.ma](mailto:youness.mabrouki@usmba.ac.ma).

**Introduction.** Species introductions and their subsequent dispersal can alter the structure and composition of entire communities (Huxel et al., 2002; Strayer, 2010). In addition, alien species tend to interact and occupy different trophic levels, leading to often unpredictable effects (Peckarsky, MacIntosh, 1998; Pringle, Hamazaki, 1998; Sih et al., 1998; Mabrouki et al., 2019). Introductions of freshwater fish species are among the most numerous among vertebrates (Crivelli, 1995; Macdonald, Tonkin, 2008). They can sometimes lead to numerous changes in biological systems, including the disappearance of several native species (Lévêque, 1997; Rowe et al., 2008). These introductions are made for a variety of reasons: to improve angling catches and commercial fishing yields; accidental releases (fish farm escapes, live bait, aquarium fish); wetland management; and mosquito control (Crivelli, 1995; Gamradt, Kats, 1996). The aquarium and ornamental pet trade is another important vector for the introduction of invasive species worldwide (Soubeyran et al., 2012; Patoka et al., 2016).

Originally from East Asia, the goldfish *Carassius auratus* is an ornamental species belonging to the Cyprinidae family and has successfully established populations in Europe, North and South America, New Zealand, Australia and North Africa (Furnestin et al., 1958; Jenkins, Burkhead, 1993; Gomez et al., 1997; Kottelat, Freyhof, 2007; Kara, 2012; Clavero et al., 2015).

The goldfish was first recorded in Morocco in the 1950s, in the estuary of Oued Ksob (Furnestin et al., 1958), then in the early 1990s in Oued Sebou (Doadrio, 1994) and recently in the Ghir basin (Clavero et al., 2015). In this paper, we provide further records of *C. auratus* in Morocco, along the Oued Fez (central Morocco), where important populations have been reported, occupying poor water conditions, as this trait is one of the main reasons for its expansion success.

**Material and Methods.** *Study area.* The study area (Oued Fez) corresponds to a boundary watershed with an area of 879 km<sup>2</sup>. The Oued Fez is a tributary of the Sebou River and historically the main source of water for the city of Fez, hence its name. The river is made up of a number of different streams that originate in the Saïss plain to the south and west of Fez before joining in the area of Fez el-Bali, the old city (medina) of Fez. After leaving the city, the river heads east for a short distance before joining the Sebou. The river originates at Ras Al-Ma, 12 kilometres south-west of the city, from a lacustrine limestone basin with a flow of approximately 500 litres/second (Madani, 1999).

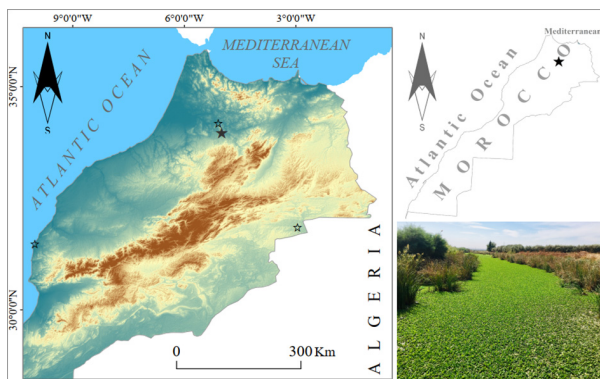
*Sampling.* Sampling took place in November 2021. Specimens were caught using traps and fishing rods at four sampling sites in the river. Standard length (*SL*) and total length (*TL*) of specimens were measured to the nearest 1 mm; total individual weight (*W*) was recorded to the nearest 0.1 g (Anderson, Neumann, 1996). Invasive fish were first fixed in ice after being preserved in formalin solution or in the freezer, while native fish (especially juveniles) were returned to the water.

The measurement of morphometric variables was performed using a digital caliper. The use of callipers requires precise handling to minimise the risk of error (Azeroual, 2003). We selected 29 morphometric variables to describe the shape of the fish in a relevant way. In addition, we measured 9 meristic variables using a binocular loupe.

Measurements of temperature, pH, electrical conductivity and dissolved oxygen are carried out in situ by a multi-parameter device (WTW, Multi-Line P4). Nitrate, orthophosphate and ammonium were measured in the laboratory, and turbidity was measured

in the laboratory by the HACH 2100N Turbidimeter.

**Results.** The goldfish *C. auratus* is recorded for the first time from different localities along the river Fez, from 34°01'49.4"N 5°04'16.1"W to 34°03'31.8"N 4°59'47.8"W (Fig. 1). A total of 25 goldfish were captured for morphometric and meristic measurements. According to the results of morphometric and meristic measurements, the goldfish was identified as *C. auratus* (Table 1).



**Fig. 1.** Distribution of *Carassius auratus* in Morocco (old records transparent stars, new record black) and its habitat in the Fez River invaded by the aquatic plant *Pistia stratiotes* (Linnaeus, 1753)

**Table 1.** Morphological data of some specimens of *Carassius auratus* found in the Fez River

| Morphometric parameter    | Specimens studied | <i>C. auratus</i> | <i>C. langsdorfii</i> | <i>C. gibelio</i> | <i>C. carassius</i> |
|---------------------------|-------------------|-------------------|-----------------------|-------------------|---------------------|
| Dorsal fin rays           | III–IV 17–20      | III–IV 14–20      | IV 15–18              | II–IV 16–19       | III–IV 13–25        |
| Anal fin rays             | II–III 6–7        | II–IV 4–7         | III 5                 | III 6             | II– III 5–8         |
| Caudal fin rays           | 16–19             | 17–19             | –                     | –                 | 18–20               |
| Pectoral fin rays         | 16–19             | –                 | –                     | –                 | –                   |
| Pelvic fin rays           | 8–9               | –                 | –                     | –                 | –                   |
| Scales in lateral line    | 26–29             | 21–36             | 28–31                 | 28–33             | 21–38               |
| Scales above lateral line | 6–8               | 5–7               | 6–7                   | 5–6               | 6–8                 |
| Scales below lateral line | 7                 | 5–8               | 5–6                   | 5–6               | 5–7                 |
| Number of gill rakers     | 39–56             | 37–47             | 41–57                 | 37–54             | 23–33               |

*Note.* Diagnostic characters of *C. langsdorfii* (Temminck & Schlegel, 1846) follow Nakabo (2002) and Kawanabe & Mizuno (1989); diagnostic characters of *C. gibelio* (Bloch, 1782), *C. carassius* (Linnaeus, 1758) and *C. auratus* follow Lusk & Barus (1978), Szczerbowski (2002) and Froese & Pauly (2021).

We have found individuals with a wild morphotype with olive green, olive brown, bronze or silver reflections. There are also bright orange-red individuals with white or black spots (Fig. 2). Most of these individuals are small in size due to the traps used, the access opening for the fish was small, hence the size selection. Larger fish could be found in the river. As a result, the analysis of the physico-chemical parameters of the



**Fig. 2.** Different morphotypes and colors of *Carassius auratus* captured in the Oued Fez River

water, such as turbidity and orthophosphate concentration, revealed a mediocre to poor environmental quality of the habitat (Table 2).

**Table 2.** Results of analysis of the physicochemical parameters of water in the Fez River

| Parameter  | pH   | Conductivity electric ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ) | Dissolved oxygen ( $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ ) | Turbidity (UTN) | Nitrate ( $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ ) | Orthophosphate ( $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ ) | Ammonium ( $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ ) |
|------------|------|------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------|-----------------|-------------------------------------------|--------------------------------------------------|--------------------------------------------|
| Mean value | 7.76 | 1029                                                       | 5.14                                               | 17.01           | 1.08                                      | 0.64                                             | 0.96                                       |

**Discussion.** The morphometric and meristic measurements of the captured specimens, which allow the identification of the species, are similar to the previous descriptions. However, some specimens differ in some variables, i.e. the number of gill arches and the number of scales between the dorsal and lateral line were higher than previously known. While the number of caudal fin rays in some specimens is lower than previously described, the number of dorsal fin rays is higher than previously described. *C. auratus* has a wide interorbital space, a snout longer than the diameter of the eye (Okada, 1960), but this is not always the case, our measurements show that there are several specimens with a snout shorter than the diameter of the eye.

Despite the poor water quality of the river where the invasive species was found, the population of *C. auratus* appears to be well adapted and reproducing naturally. The river is also known for the presence of the invasive aquatic plant *Pistia stratiotes* L., 1753 (Khabbach et al., 2019). This floating plant forms a large, dense mat in the Fez River, resulting in a decrease in water velocity, providing an ideal habitat for the goldfish.

The success of an invasive species depends on both its own characteristics and those of the ecosystem into which it is introduced (Taylor et al., 1984). *Carassius auratus* is ranked among the species with the highest risk of invasion (Bomford, Glover 2004; Magalhães, Jacobi, 2013). The species has become cosmopolitan, occupying a wide range of habitats around the world (Billard, Monod, 1997; Bruslé, Quignard, 2001; Keith, Allardi, 2001). Goldfish have a very high fecundity, with females capable of laying multiple eggs during the spawning season (Teletchea et al., 2009). This invasive fish is thought to be omnivorous, feeding on a variety of aquatic organisms and vegetation (Scott, Crossman, 1973). It can also tolerate wide variations in abiotic parameters, including poor water quality (Bruslé, Quignard, 2001; Kang et al., 2015).

It is extremely difficult to identify and quantify the effects of fish introductions on ecosystems (Werner, 1980). Introduced species may compete with and eventually displace native species if they use the same trophic resources (Lévêque, 1997). The introduction of the genus *Carassius* presents a threat to native fish communities (Crivelli, 1995; Frazer, Adams, 1998). Goldfish are known not only to increase turbidity and deplete aquatic vegetation, thereby reducing spawning habitat for native fish, but they also feed on eggs, larvae and adults of native fish (Richardson et al., 1994; Rowe, Smith, 2001; Morgan, Beatty, 2004). Goldfish are also known to transmit pathogens and parasites to native fish communities (Fletcher, Whittington, 1998).

The ornamental pet and aquarium trade is most likely the main vector for the introduction of *C. auratus* in the world in general and in Morocco (Magalhães, Jacobi, 2013). This is also the case for other ornamental fishes such as the mummichog *Fundulus he-*

*teroclitus* (Linnaeus, 1766) and the swordfish *Xyphophorus hellerii* Heckel, 1848 (Mabrouki et al., 2020; Taybi et al., 2020). In fact, most alien species in Moroccan freshwater ecosystems are recent introductions from aquariums or other sources related to the ornamental and pet trade, accounting for 72% of all alien species introduced in the last 20 years (Taybi et al., 2023a), bringing the total number of aquatic alien taxa with a confirmed presence in the country's continental waters to 44 species (Mabrouki et al., 2023a, b, 2024; Taybi et al., 2023b, c, 2024).

Further surveys of goldfish habitat preferences are needed to predict the potential risk of goldfish invasion in North Africa in the future. To prevent future aquatic invasions via the aquarium trade, it is necessary to identify ornamental fish species at high risk of invasion and to monitor events that may lead to such introductions, such as new species being offered on the market (Magalhães, Jacobi, 2013). Procedures for assessing the impact of new introductions should be included in these plans (Townsend, Winterbourn, 1992). Intra-basin transfers of non-native fish by fishermen should be prohibited to limit the spread of these species.

It is worth noting that during the COVID-19 pandemic and the closure of the country's borders, the aquarium market experienced a severe shortage of fish. Fishing for goldfish is seen as a source of income for aquarists. As a result, the Fez River became the supplier of the regional market instead of importing these fish from abroad. This scenario could be repeated in other water bodies in Morocco. Information, public awareness of the dangers posed by goldfish and other non-native species should therefore be a priority, including dissemination of knowledge on goldfish identification and their ecological impact on ecosystems through national media such as newspapers.

**Acknowledgements.** We would like to express our sincere thanks to the editor and reviewers, whose helpful comments have greatly improved this paper.

## REFERENCES

- Anderson R. O., Neumann R. M. Length, weight and associated structural indices. In: Murphy B. R., Willis D. W., eds. *Fisheries Techniques*. Bethesda, American Fisheries Society, 1996, pp. 447–482.
- Azeroual A. *Monograph of the Fishes of the Continental Waters of Morocco: Systematics, Distribution and Ecology*. PhD thesis. Rabat, Morocco, Mohammed V University, 2003. 181 p.
- Billard R., Monod T. *Les poissons d'eau douce des rivières de France. Identification, inventaire et répartition des 83 espèces*. Lausanne, Delachaux & Niestlé, 1997. 192 p.
- Bomford M., Glover J. *Risk Assessment Model for Import and Keeping of Exotic Freshwater and Estuarine Finfish*. Canberra, Australia, Bureau of Rural Sciences, 2004. 125 p.
- Bruslé J., Quignard J. P. *Biologie des poissons d'eau douce européens. Technique et documentation édition*. Paris, France, Lavoisier, 2001. 625 p.
- Clavero M., Esquivias J., Qninba A., Riesco M., Calzada J., Ribeiro F., Fernández N., Delibes M. Fish invading deserts: Non-native species in arid Moroccan rivers. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 2015, vol. 25, iss. 1, pp. 49–60. <https://doi.org/10.1002/aqc.2487>
- Crivelli A. J. Are fish introductions a threat to endemic freshwater fishes in the northern Mediterranean region? *Biological Conservation*, 1995, vol. 72, pp. 311–319.
- Doadrio I. Freshwater fish fauna of North Africa and its biogeography. *Annales-Musee Royal de l'Afrique Centrale*, 1994, vol. 8, pp. 21–34.



Fletcher A. S., Whittington D. I. A parasite-host checklist for Monogenea from freshwater fishes in Australia, with comments on biodiversity. *Systematic Parasitology*, 1998, vol. 41, no. 3, pp. 159–168.

Frazer D., Adams C. E. A crucian carp *Carassius carassius* (L.) in Loch Rannoch, Scotland: Further evidence of the threat posed to unique fish communities by introduction of alien fish species. *Aquatic Conservation*, 1998, vol. 7, pp. 323–326.

Froese R., Pauly D. *FishBase. Electronic publication onPublication électronique sur: le World Wide Web*. Available at: [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), (08/2021) (accessed January 27, 2022).

Furnestin J., Dardignac J., Maurin L., Vincent A., Coupe R., Boutiere H. Données nouvelles sur les poissons du Maroc atlantique. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 1958, vol. 22, pp. 378–493

Gamradt S. C., Kats L. B. Effect of introduced crayfish and mosquitofish on California newts. *Conservation Biology*, 1996, vol. 10, iss. 4, pp. 1155–1162. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10041155.x>

Gomez S. E., Ferrè H., Cassarà H., Bordone S. Cultivo de peces ornamentales (*Carassius auratus* y *Cyprinus carpio*) en sistemas semiintensivos en la Argentina. *Aquatec*, 1997, vol. 4, pp. 1–13.

Huxel G. R., McCann K., Polis G. A. Effects of partitioning allochthonous and autochthonous resources on food web stability. *Ecological Research*, 2002, vol. 17, iss. 4, pp. 419–432. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2002.00501.x>

Jenkins R. E., Burkhead N. M. *Freshwater Fishes of Virginia*. Bethesda, American Fisheries Society, Florida Integrated Science Center, 1993. 1079 p.

Kang S. G., Choi J. W., An K. G. Physicochemical tolerance ranges and ecological characteristics in two different populations of *Carassius auratus* and *Cyprinus carpio*. *Journal of Ecology and Environment*, 2015, vol. 38, iss. 2, pp. 195–211. <https://doi.org/10.5141/ecoenv.2015.021>

Kara H. M. Freshwater fish diversity in Algeria with emphasis on alien species. *European Journal of Wildlife Research*, 2012, vol. 58, pp. 243–253.

Kawanabe H., Mizuno N. *Freshwater Fishes of Japan*. Tokyo, Yama-Kei Publishers Co. Ltd, 1989. 720 p.

Keith P., Allardi J. C. *Atlas des poissons d'eau douce de France, Patrimoines naturels édition*. Cédérom, France, 2001. 387 p.

Khabbach A., Libiad M., Ennabili A. Invasion increasing risk of Al Jawahir Wadi lentic habitats by *Pistia stratiotes* L. (North-Central Morocco). *Botanica Complutensis*, 2019, vol. 43, pp. 97–107. <https://doi.org/10.5209/bocm.64280>

Kottelat M., Freyhof J. *Handbook of European Freshwater Fishes*. Berlin, Germany, 2007. 648 p.

Lévêque C. Introductions de nouvelles espèces de poissons dans les eaux douces tropicales: objectifs et conséquences. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 1997, vol. 344–345, pp. 79–91. <https://doi.org/10.1051/kmae:1997012>

Lusk S., Barus V. Morphometric features of *Carassius auratus* from the drainage area of the Morava River. *Folia Zoologica*, 1978, vol. 27, pp. 177–190.

Mabrouki Y., Taybi A. F., Skalli A., Sánchez-Vialas A. Amphibians of the Oriental Region and the Moulouya River basin of Morocco: Distribution and conservation notes. *Basic and Applied Herpetology*, 2019, vol. 33, pp. 19–32. <https://doi.org/10.11160/bah.134>

Mabrouki Y., Taybi A. F., Bahhou J., Doadrio I. The first record of the green swordtail *Xiphophorus helleri* (Miller, 1966) (Poeciliidae) established in the wild from Morocco. *Journal of Applied Ichthyology*, 2020, vol. 36, iss. 6, pp. 795–800. <https://doi.org/10.1111/jai.14105>

Mabrouki Y., Taybi A. F., Glöer P. The first record of the North American fresh-water limpet *Ferrissia californica* (Mollusca, Gastropoda) in Morocco. *Nature Conservation Research*, 2023a, vol. 8, no. 1, pp. 108–112. <https://doi.org/10.24189/ncr.2023.004>

- Mabrouki Y., Taybi A. F., Vila-Farré M. First record of the globally invasive planarian *Girardia tigrina* (Girard, 1850) sensu lato in Morocco. *Bioinvasion Records*, 2023b, vol. 12, no. 1, pp. 257–264. <https://doi.org/10.3391/bir.2023.12.1.21>
- Mabrouki Y., Taybi A. F., Glöer P. First record of Fountain bladder snail *Physa fontinalis* (Linnaeus, 1758) in Morocco. *Folia Malacologica*, 2024, vol. 32, iss. 1, pp. 71–75. <https://doi.org/10.12657/folmal.032.007>
- Macdonald J., Tonkin Z. *A Review of the Impact of Eastern Gambusia on Native Fishes of the Murray–Darling Basin*. Canberra, Published by Murray–Darling Basin Authority, 2008. 52 p.
- Madani T. Le réseau hydraulique de la ville de Fès. *Archéologie islamique*, 1999, vol. 8, pp. 119–142.
- Magalhães A. L. B., Jacobi C. M. Invasion risks posed by ornamental freshwater fish trade to southeastern Brazilian rivers. *Neotropical Ichthyology*, 2013, vol. 11, no. 2, pp. 433–441. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252013005000003>
- Morgan D., Beatty S. *Fish Fauna of the Vasse River and the Colonisation by Feral Goldfish (Carassius auratus)*. Western Australia, Murdoch University. 2004. 35 p.
- Nakabo T. *Fishes of Japan with Pictorial Keys to the Species*. Tokyo, Tokai University Press, 2002. 1749 p.
- Okada Y. Studies of the freshwater fishes of Japan, II, special part. *Journal of the Faculty of Fisheries Prefectural University of Mie*, 1960, vol. 4, pp. 31–860.
- Patoka J., Bláha M., Devetter M., Rylková K., Čadková Z., Kalous L. Aquarium hitchhikers: Attached commensals imported with freshwater shrimps via the pet trade. *Biological Invasions*, 2016, vol. 18, iss. 2, pp. 457–461. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-1018-9>
- Peckarsky B. L., McIntosh A. R. Fitness and community consequences of avoiding multiple predators. *Oecologia*, 1998, vol. 113, iss. 4, pp. 565–576. <https://doi.org/10.1007/s004420050410>
- Pringle C. M., Hamazaki T. The role of omnivory in a neotropical stream: Separating diurnal and nocturnal effects. *Ecology*, 1998, vol. 79, iss. 1, pp. 269–280. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[0269:TROOIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0269:TROOIA]2.0.CO;2)
- Richardson M. J., Whoriskey F. G., Roy H. L. Turbidity generation and biological impacts of an exotic fish *Carassius auratus*, introduced into shallow seasonally anoxic ponds. *Journal of Fish Biology*, 1994, vol. 47, pp. 576–585.
- Rowe D. K., Smith P. J. *The Role of Exotic Fish in the Loss of Macrophytes and Increased Turbidity of Lake Wainamu*. Auckland, NIWA Client Report, 2001. 32 p.
- Rowe D. K., Moore A., Giorgetti A. *Review of the Impacts of Gambusia, Redfin Perch, Tench, Roach, Yellowfin Goby and Streaked Goby in Australia*. Canberra, Department of the Environment, Water, Heritage and the Arts, Canberra. Australia, 2008. 245 p.
- Scott W. C., Crossman E. J. Freshwater fishes of Canada. *Bulletin of the Fisheries Research Board*, 1973, vol. 184, pp. 1–966.
- Sih A., Englund G., Wooster D. Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in Ecology & Evolution*, 1998, vol. 13, iss. 9, pp. 350–355.
- Soubeyran A., Goarant A., Lavergne C., Manry C., Malau A., Meyer Y.J., Thoisy B., Urtizberea F. Bilan des espèces exotiques envahissantes en milieux aquatiques sur le territoire français: Bilan synthétique pour l'outre-mer. *Sciences Eaux & Territoires*, 2012, vol. 1, no. 6, pp. 64–67. <https://doi.org/10.3917/set.006.0064>
- Strayer D. L. Alien species in fresh waters: Ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology*, 2010, vol. 55, pp. 152–174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02380.x>
- Szczerbowski J. A. *Carassius*. In: Banarescu P. M., Paepke H. J., eds. *The Freshwater Fishes of Europe*. Wiesbaden, Aula-Verlag, 2002, pp. 5–41.

Taybi A. F., Mabrouki Y., Doadrio I. The occurrence, distribution and biology of invasive fish species in fresh and brackish water bodies of NE Morocco. *Arxius De Miscellania Zoologica*, 2020, vol. 18, pp. 59–73. <https://doi.org/10.32800/amz.2020.18.0059>

Taybi A. F., Mabrouki Y., Christophe P. Distribution of freshwater alien animal species in Morocco: Current knowledge and management issues. *Diversity*, 2023a, vol. 15, no. 2, article no. e169. <https://doi.org/10.3390/d15020169>

Taybi A. F., Mabrouki Y., Glöer P. First record of the exotic Seminole rams-horn *Helisoma duryi* (Wetherby, 1879) (Gastropoda, Planorbidae) in Morocco. *Graellsia*, 2023b, vol. 79, no. 1, article no. e181. <https://doi.org/10.3989/graellsia.2023.v79.362>

Taybi A. F., Mabrouki Y., Haaren T. V. Distribution of the alien Tubificid worm *Branchiura sowerbyi* (Beddard, 1892) in Morocco. *Arxius de Miscellania Zoologica*, 2023c, vol. 21, pp. 253–260. <https://doi.org/10.32800/amz.2023.21.0253>

Taybi A. F., Mabrouki Y., Glöer P., Piscart C. Factors explaining the distribution of *Physella acuta* (Draparnaud, 1805) in freshwaters of Morocco. *Water*, 2024, vol. 16, no. 6, article no. 803. <https://doi.org/10.3390/w16060803>

Taylor J. N., Courtenay W. R. Jr., McCann J. A. Known impact of exotic fishes in the continental United States. In: Courtenay W. R. Jr., Stauffer J. R., eds. *Distribution, Biology, and Management of Exotic Fish*. Baltimore, Johns Hopkins Press, 1984, pp. 322–373.

Teletchea F., Alexis E., Fostier E., Kamler E., Gardeur J. N., Le Bail P. Y., Jalabert B., Fontaine P. Comparative analysis of reproductive traits in 65 freshwater fish species: Application to the domestication of new fish species. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2009, vol. 19, iss. 4, pp. 403–430. <https://doi.org/10.1007/s11160-008-9102-1>

Townsend C. R., Winterbourn M. J. Assessment of the environmental risk posed by an exotic fish: the proposed introduction of channel catfish (*Ictalurus punctatus*) to New Zealand. *Conservation Biology*, 1992, vol. 6, no. 2, pp. 273–282.

Werner E. E. Niche theory in fisheries ecology. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1980, vol. 109, pp. 257–260.

Краткое сообщение

УДК 595.384.62(64)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-365-373>

**Инвазивная золотая рыбка *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) (Cyprinidae, Actinopterygii) распространяется в пресноводных экосистемах Марокко через торговлю аквариумными рыбами**

**С. Эль Кайди <sup>1</sup>, А. Ф. Тайби <sup>2</sup>, Ю. Мабруки <sup>1✉</sup>**

<sup>1</sup> Факультет естественных наук Дхар Эль Мехраз, Университет Сиди Мохамед Бен Абделла Марокко, Фес, 30003, г. Фес-Атлас, В.Р. 179

<sup>2</sup> Многопрофильный факультет Надора, Первый университет Мохаммеда Марокко, 60000, г. Уджда, В.Р. 524

Поступила в редакцию 01.12.2024 г., после доработки 02.08.2025 г., принята 04.08.2025 г., опубликована 15.10.2025 г.

**Аннотация.** Биологические инвазии являются серьезной глобальной проблемой нашего времени, поскольку инвазивные виды приводят к значительной утрате биоразнообразия и экологических функций. Торговля аквариумными и декоративными животными является одним из основных источников появления чужеродных видов во всем мире. Одной из самых популярных аквариумных пород рыб является золотая рыбка *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758), декоративная рыба, родом из Восточной Азии, которая стала космополитичной благодаря аквариумистам-любителям. Эта инвазивная рыба была известна только в нескольких местах в природных экосистемах Северной Африки. В данной статье мы предоставляем новую информацию о текущем распространении и присутствии этого инвазивного вида в Марокко, а также обсуждаем роль торговли аквариумными рыбами в его интродукции в новые пресноводные экосистемы страны.

**Ключевые слова:** инвазивные виды, торговля аквариумными рыбами, декоративные рыбы, Северная Африка, пресноводные экосистемы, ареал распространения

**Соблюдение этических норм.** Отлов рыб для настоящего исследования проводился в соответствии с законодательством Марокко и был одобрен факультетом естественных наук Дхар Эль Мехраз Университета Сиди Мохамед Бен Абделла (Фес, Марокко).

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

**Для цитирования.** El Caidi S., Taybi A. F., Mabrouki Y. The invasive goldfish *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) (Cyprinidae, Actinopterygii) is spreading in freshwater ecosystems of Morocco through aquarium trade [Эль Кайди С., Тайби А. Ф., Мабруки Ю. Инвазивная золотая рыбка *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) (Cyprinidae, Actinopterygii) распространяется в пресноводных экосистемах Марокко через торговлю аквариумными рыбами] // Поволжский экологический журнал. 2025. № 3. С. 365 – 373. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-365-373>

✉ Для корреспонденции. Лаборатория биотехнологии, сохранения и развития природных ресурсов кафедры биологии факультета естественных наук Дхар Эль Мехраз Университета Сиди Мохамед Бен Абделла, Марокко.

ORCID и e-mail адреса: Эль Кайди Суфиан: <https://orcid.org/0009-0004-4151-3475>, Soufyane.elcaidi@ump.ac.ma; Тайби Абдельхалек Фузи: <https://orcid.org/0000-0001-9652-5407>, a.taybi@ump.ac.ma; Мабруки Юнесс: <https://orcid.org/0000-0002-7336-8717>, youness.mabrouki@usmba.ac.ma.

## ЮБИЛЕИ

### Илья Александрович Трофимов

(к семидесятипятилетию со дня рождения)

28 сентября 2025 г. исполняется 75 лет со дня рождения Ильи Александровича Трофимова, доктора географических наук, кандидата биологических наук, старшего научного сотрудника по специальности «Кормопроизводство и луговое хозяйство», заведующего лабораторией геоботаники и агроэкологии ФГБНУ «Федеральный научный центр кормопроизводства и агроэкологии им. В. Р. Вильямса».

И. А. Трофимов родился в с. Горелое Тамбовского района Тамбовской области. В 1968 г. окончил Горельскую среднюю школу с медалью, в 1974 г. – Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова (кафедра геоботаники биологического факультета) по специальности «Биолог-ботаник, геоботаник» (руководитель Т. А. Работнов), в 1982 г. – аспирантуру Всероссийского НИИ кормов имени В. Р. Вильямса.

С 1974 г. работает в лаборатории геоботаники и агроэкологии Всесоюзного, затем Всероссийского НИИ кормов им. В. Р. Вильямса (в настоящее время ФНЦ «ВИК им. В. Р. Вильямса»). В 1985 г. защитил кандидатскую диссертацию на тему «Геоботаническое картографирование природных кормовых угодий с использованием космических фотоснимков (на примере Калмыцкой АССР)» (биологические науки). В 1989 г. ему присвоено ученое звание старшего научного сотрудника по специальности «Кормопроизводство и луговое хозяйство». В 2000 г. на географическом факультете МГУ им. М. В. Ломоносова он защитил докторскую диссертацию на тему «Аэрокосмическое картографирование и мониторинг природных кормовых угодий аридных территорий России» (географические науки). С 2001 по 2020 г. занимал должности ученого секретаря института и заместителя директора по научной работе. В настоящее время является заведующим лабораторией геоботаники и агроэкологии.



Илья Александрович Трофимов  
Ilya A. Trofimov

Еще во время учебы в МГУ им. М. В. Ломоносова Илья Александрович участвовал в длительных экспедициях (во время летних каникул) по изучению и картированию природных кормовых угодий Тувы (1972, 1973 гг.). Распределение во Всесоюзный НИИ кормов им. В. Р. Вильямса после окончания учебы в 1974 г. определило всю дальнейшую научную деятельность И. А. Трофимова. Он многократно выезжал в экспедиции по изучению природных кормовых угодий и комплексному изучению природных ресурсов, организованные Всероссийским (Всесоюзным) НИИ кормов им. В. Р. Вильямса, Госцентром «Природа», Московской сельскохозяйственной академией имени К. А. Тимирязева, Институтом географии РАН, Российским институтом мониторинга земель и экосистем в разные регионы СССР и России. В экспедициях проводились междисциплинарные работы на аэрокосмических полигонах с целью изучения природных кормовых угодий и комплексного изучения природных ресурсов. Результатом его исследований стала защита в 1985 г. кандидатской диссертации, а в 2000 г. – докторской диссертации.

Илья Александрович родился в семье участника Великой Отечественной войны Александра Ильича Трофимова, прошедшего воинский путь от рядового в 1941 г. до капитана в 1945 г. Дед Илья Александрович Трофимов был защитником Родины во время Первой мировой войны. Пример жизненной позиции деда и отца всегда определял и позицию нашего юбиляра в жизни.

Одной из характерных черт Ильи Александровича является целеустремленность в решении поставленных задач. Именно эта черта характера позволила завершить многолетнюю работу по агроландшафтно-экологическому районированию кормовых угодий во всех 11 природно-экономических районах России. И. А. Трофимов возглавил эту масштабную работу, осуществив научное обоснование, методические основы районирования и всю организационную часть проекта. Результатом стало создание 11 карт (масштаб 1:2500000) для Северного, Северо-Западного, Центрального, Центрально-Черноземного, Поволжского, Северо-Кавказского, Волго-Вятского, Уральского, Западно-Сибирского, Восточно-Сибирского и Дальневосточного природно-экономических районов. В дополнение к картам разработаны легенда, классификация природных кормовых угодий, классификация



И. А. Трофимов в составе экспедиции ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса в Рязанской области, 1978 г.

Ilya A. Trofimov as part of an expedition by the V. R. Williams All-Union Scientific Research Institute of Animal Feed in the Ryazan Region, 1978



И. А. Трофимов в составе делегации РАН России в Индии, 2009 г.

Ilya A. Trofimov as part of the Russian Academy of Sciences delegation to India, 2009

оленьих пастбищ, базы данных по земельным угодьям, по кормовым угодьям, по негативным процессам. В настоящее время стоит задача использования этих разработок совместно с МГУ им. М. В. Ломоносова для создания информационной системы «Почвенно-географическая база данных России» для выполнения различных проектов в масштабах страны в целом и отдельных регионов.

На основе агроландшафтно-экологического районирования разработаны и опубликованы коллективные монографии по районированию, агроландшафтам и кормопроизводству Центрального района, Центрального Черноземья, Поволжья и других регионов России.

И. А. Трофимов является автором более 800 публикаций, в том числе 28 книг и монографий, 22 карт, 24 методик и рекомендаций.

Он участвует в подготовке мировых сводок по природным кормовым угодьям и агроландшафтам, активно выступает с докладами и презентациями на международных, всероссийских, региональных конференциях. Опыт ФНЦ «ВИК имени В. Р. Вильямса» по изучению и картографированию природных кормовых угодий и агроландшафтов востребован в России и в мире.

И. А. Трофимов – член редколлегии 5 журналов (4 из них входят в список ВАК): «Поволжский экологический журнал», «Вопросы степеведения», «Использование и охрана природных ресурсов в России», «Кормопроизводство», «Адаптивное кормопроизводство».

Илья Александрович ведет большую работу с молодежью. Он организует и проводит лекции, практики и конференции со школьниками и студентами, преподавателями школ и ВУЗов с целью привлечения их к научно-исследовательской и практической деятельности в области сельского хозяйства, агроэкологии, рационального природопользования.

Свидетельство активной научной деятельности Ильи Александровича Трофимова – многие награды и почётные звания, в том числе Почетная грамота Российской академии сельскохозяйственных наук (2010), Почетный работник АПК России (2011), Большая золотая медаль имени М. В. Ломоносова (2018), Почетный работник науки и высоких технологий России (2020), Орден В. И. Вернадского (2022), медаль «300 лет Российской академии наук» (2024) и другие.

## ЮБИЛЕИ

Пожелаем Илье Александровичу крепкого здоровья, реализации всех его планов и проектов, включая междисциплинарную интеграцию учёных в сфере агро-ландшафтно-экологического районирования России – хорошую основу для координации исследований по рациональному природопользованию в нашей стране.

*Л. С. Трофимова, Е. П. Яковлева*

Федеральный научный центр кормопроизводства  
и агроэкологии им. В. Р. Вильямса  
141055, Московская обл., г. Лобня, Научный городок, д. 1  
E-mail: lstrofi@mail.ru

*Редакционная коллегия «Поволжского экологического журнала»*  
присоединяется к поздравлению и желает Илье Александровичу Трофимову  
крепкого здоровья и реализации всех его творческих замыслов.





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](mailto: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 08.10.2025. Подписано в свет 15.10.2025.

Формат 70х100/16. Объём 8 печ.л. Бум. мелов. Тираж 50 экз. Цена свободная.

Индекс 9729г (каталог «Пресса России»)



ISSN 1684-7318 ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2025 №3



ТОВАРИЩЕСТВО  
НАУЧНЫХ  
ИЗДАНИЙ КМК