

ИЗВЕСТИЯ ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ ПОВОЛЖСКИЙ РЕГИОН

ЕСТЕСТВЕННЫЕ НАУКИ

№ 4 (44)

2023

СОДЕРЖАНИЕ

БОТАНИКА

- Стаменов М. Н.** Организация кроны у генеративных особей
Quercus robur L. на западных отрогах Приволжской возвышенности 3

ЗООЛОГИЯ

- Кукушкин О. В.** Рамки сезонной активности и фенология размножения
двух видов бесхвостых амфибий (Anura: Bufonidae; Hylidae)
Карадагского природного заповедника в Крыму 17
- Рабаданова А. И., Исмаилова З. С., Абдулхалимова А. М.**
Половые различия морфометрического профиля эритроцитов
крови *Eirenis collaris* (Menetries, 1832), обитающего
на Сарыкумском участке заповедника «Дагестанский» 40
- Титов С. В., Чернышова О. В., Картавов Н. А., Зак С. С., Кузьмин А. А.**
Новый случай гибридизации крапчатого (*Spermophilus suslicus* Güld.)
и большого (*Spermophilus major* Pall.) сусликов в зоне симпатрии 54

ЭКОЛОГИЯ

- Сашенкова С. А., Ногаев В. О., Корягин Ю. В., Корягина Н. В.**
Влияние минеральных и микробиологических удобрений
на микробоценоз лугово-черноземных почв 65
- Леонова Н. А., Артемова С. Н., Смирнова О. В.** Широколиственные леса
Окско-Донской равнины в границах Пензенской области 75

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

- Товстыко Д. А., Анисимов А. А., Тараканов И. Г.** Фотоморфогенез
и продукционный процесс растений томата в зависимости
от интеграла суточной радиации 91

UNIVERSITY PROCEEDINGS
VOLGA REGION

NATURAL SCIENCES

№ 4 (44)

2023

CONTENTS

BOTANY

- Stamenov M.N.* Crown organization in reproductive individuals
of *Quercus robur* L. in the western spurs of the Volga upland.....3

ZOOLOGY

- Kukushkin O.V.* Frames of seasonal activity and the reproductive phenology
of two species of anuran amphibians (Anura: Bufonidae; Hylidae)
of the Karadag Nature Reserve in Crimea 17
- Rabadanova A.I., Ismailova Z.S., Abdulkhalimova A.M.* Sexual differences
in the morphometric profile of red blood cells in *Erenis collaris*
(Menetries, 1832), living on the Sarykum site of the reserve “Dagestan”40
- Titov S.V., Chernyshova O.V., Kartavov N.A., Zaks S.S., Kuzmin A.A.*
A new case of hybridization of speckled (*Spermophilus suslicus* Güld.)
and russet (*Spermophilus major* Pall.) ground squirrels in the sympatry zone54

ECOLOGY

- Sashenkova S.A., Nogaev V.O., Koryagin Yu.V., Koryagina N.V.*
The effect of mineral and microbiological fertilizers
on microbocoenosis of meadow-chernozem soils.....65
- Leonova N.A., Artemova S.N., Smirnova O.V.* Broadleaved forests
of the Oka-Don plain within the borders of Penza region..... 75

PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF PLANTS

- Tovstyko D.A., Anisimov A.A., Tarakanov I.G.* Photomorphogenesis and crop
production process of tomato plants depending on daily light integral.....91

УДК 581.412; 581.44; 581.52
doi: 10.21685/2307-9150-2023-4-1

Организация кроны у генеративных особей *Quercus robur* L. на западных отрогах Приволжской возвышенности

М. Н. Стаменов

Государственный природный заповедник «Воронинский»,
п. Инжавино, Тамбовская обл., Россия;
Нижегородский государственный педагогический университет
имени Козьмы Минина, Нижний Новгород, Россия
mslv-eiksb@inbox.ru

Аннотация. *Актуальность.* В последние столетия на Восточно-Европейской равнине происходит массовая деградация дубрав. Это обусловлено комплексом природных и антропогенных факторов. Поскольку *Quercus robur* L. выполняет средообразующие функции, необходимо всесторонне исследовать его особи и популяции на разных уровнях организации живой материи, в том числе с позиций современных концепций биоморфологии. Цель – количественный и структурный анализ организации кроны особей *Q. robur* в генеративном периоде онтогенеза на территории заповедника «Воронинский» и в его охранной зоне. *Материалы и методы.* Анализ строения кроны проводили у 335 молодых и средневозрастных генеративных особей *Q. robur* в плакорных, склоновых и террасных ландшафтах заповедника. Измеряли значения морфометрических параметров особей, устанавливали жизненную форму, описывали набор элементов архитектурных моделей, отношения между иерархическим и полиархическим планами организации и проявления процессов реитерации в кроне особи. *Результаты.* Самые высокие особи *Q. robur* произрастают в сомкнутых широколиственных лесах на плакорах. Самые низкие, но при этом самые раскидистые особи – по опушкам дубрав и в разреженных дубравах на склонах. Во всех типах местобитаний преобладают особи одноствольной жизненной формы, основным элементом конструкции которых выступает архитектурная модель Rauh. Кроме того, у исследованных особей отмечены элементы архитектурных моделей Troll, Leeuwenberg и Koriba. По мере старения особей ствол заменяется системами из дочерних осей с различным направлением роста. Большую роль в организации кроны играют процессы немедленной реитерации. *Выводы.* У особей *Q. robur* во всех типах местообитаний Воронинского заповедника к средневозрастному генеративному состоянию достигается высокий уровень пластичности кроны. Такой уровень прежде всего реализуется за счет усиления полиархического плана организации кроны. Это указывает на широкие адаптивные возможности вида в условиях лесостепи на западе Приволжской возвышенности.

Ключевые слова: *Quercus robur*, биоморфология, жизненная форма, архитектурная модель, план организации, реитерация, Воронинский заповедник

Благодарности: автор выражает благодарность М. А. Лемешевой за помощь в сборе материала и сотрудникам Воронинского заповедника за консультативную и логистическую помощь в организации исследований.

Для цитирования: Стаменов М. Н. Организация кроны у генеративных особей *Quercus robur* L. на западных отрогах Приволжской возвышенности // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 4. С. 3–16. doi: 10.21685/2307-9150-2023-4-1

Crown organization in reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the western spurs of the Volga upland

M.N. Stamenov

Voroninsky Nature Reserve, Inzhavino, Tambov region, Russia;
Nizhny Novgorod State Pedagogical University, Nizhny Novgorod, Russia
mslv-eiksb@inbox.ru

Abstract. *Background.* In recent centuries on the East European Plain massive degeneration of oak forests has been in progress. This is caused by a complex of climatic and anthropogenic factors. Since *Quercus robur* L. is a key species it seems to be necessary to research comprehensively its individuals and populations at different levels including the aspects of modern biomorphology. The purpose of the study is quantitative and structural analysis of crown organization of reproductive individuals of *Q. robur* within the Voroninsky nature reserve and its security zone. *Materials and methods.* The crowns of 335 young and middle-aged reproductive individuals in upland watershed, slope and terrace landscapes of the reserve have been analyzed. We measured meanings of morphometric parameters of individuals, determined its life forms and described a set of elements of architectural models, hierarchic to polyarchic organization plan ratio and expression of reiteration within an individual's crown. *Results.* The tallest individuals of *Q. robur* grow in dense canopy stands on the upland watersheds. The lowest and at the same time the most spread individuals grow in the margins of oakeries and in the sparse oakeries on the slopes. In all habitats the Rauh architectural model-based individuals belonging to the one trunk life forms prevail. Besides in the studied individuals the elements of Troll, Leeuwenberg and Koriba architectural models were detected. In most individuals with aging trunk is replacing with systems of daughter axes having various growth directions. The processes of immediate reiteration contribute significantly to crowns. *Conclusions.* In all habitats of the Voroninsky nature reserve individuals of *Q. robur* reach a high level of crown plasticity when get established in middle-age reproductive ontogenetic state. Such level is realized mainly due to enhancement of polyarchic organization plan of crown. This points to the species' wide adaptive possibilities in terms of the Western Volga upland forest-steppe.

Keywords: *Quercus robur*, biomorphology, life form, architectural model, organization plan, reiteration, Voroninsky nature reserve

Acknowledgements: the author expresses gratitude to M.A. Lemesheva for her help in collecting the material and to the staff of the Voroninsky Reserve for their advisory and logistical assistance in organizing research.

For citation: Stamenov M.N. Crown organization in reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the western spurs of the Volga upland. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennyye nauki* = *University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2023;(4):3–16. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2023-4-1

Введение

Одним из знаменательных процессов в динамике естественного растительного покрова Восточно-Европейской равнины является сокращение площадей, занятых дубовыми лесами различных типов [1]. Этот процесс обу-

словлен как вырубкой дубрав во время хозяйственного освоения Черноземья и Поволжья в XVIII–XX вв., так и комплексом естественных факторов (аридизация климата, серии из нескольких суровых зим подряд, вспышки численности насекомых-филлофагов). Деграция дубовых лесов особенно характерна для лесостепной зоны. При этом в немногочисленных лесных массивах в лесостепи и степи именно *Quercus robur* L. является основным лесообразующим видом. Помимо лесоводственных, геоботанических и популяционно-демографических исследований [2], данный вид также нуждается в комплексном изучении побеговых систем разных иерархических уровней с позиций современной биоморфологии растений [3]. Используя сравнительно-морфологический подход, можно проанализировать адаптивный потенциал вида в различных условиях среды в зависимости от онтогенетического и жизненного состояния особей [4]. В связи с этим целью нашей работы выступил анализ организации надземных конструктивных осей у генеративных особей *Q. robur* в условиях западной части Приволжской возвышенности – на территории государственного природного заповедника «Воронинский» и его охранной зоны.

Материалы и методы

Исследования проводили на территории Инжавинского и Кирсановского массивов заповедника и в его охранной зоне в мае 2022 г. Исследуемая территория расположена в лесостепной зоне на юго-востоке Тамбовской области, на западных отрогах Приволжской возвышенности в бассейне р. Ворона. Абсолютные высоты составляют 115–180 м н. у. м. Климат региона исследований – умеренно-континентальный. Средние температуры января и июля – минус 11° С и 19,7° С соответственно. Среднегодовое количество осадков – 450–570 мм. Суммарная солнечная радиация – 90–93 ккал/см². Подстилающими породами на водоразделах и склонах выступают глины и суглинки, на террасах поймы – аллювиальные суглинки и супеси. Преобладающим типом почв являются деградированные и выщелоченные черноземы¹.

В плакорных, склоновых и террасных элементах рельефа было заложено 22 пробные площади (ПП) размером 20×20 м в следующих типах местобитаний (ТМ):

1. Плакоры (П):

- 1) сомкнутые молодые дубовые культуры лугово-разнотравные (3 ПП);
- 2) разреженные дубравы неморальные с подлеском средней и высокой плотности (2 ПП);
- 3) разреженные выпасаемые дубравы лугово-разнотравные с редким подлеском (2 ПП);
- 4) молодые сомкнутые кленовики неморальные с редким подлеском и с единичными средневозрастными особями *Q. robur* (2 ПП);
- 5) сомкнутые дубравы и дубо-кленовники неморальные с подлеском средней сомкнутости, местами со вторым подъярусом древостоя (5 ПП).

2. Склоны (С):

- 1) дубрава средней сомкнутости с терновыми зарослями в подлеске в верховьях оврага (1 ПП);

¹ Кадастровые сведения о ФГБУ «Государственный заповедник «Воронинский»» (за период 2009–2012 гг.). Инжавино, 2013. 110 с.

2) разреженные дубравы лугово-разнотравные с редким подлеском на склонах, обращенных к ручьям, прудам или бобровым запрудам (4 ПП);

3) сомкнутый дубо-кленовник неморальный с подлеском средней сомкнутости на склоне долины р. Ворона (1 ПП).

3. Террасы р. Ворона (Т):

1) разреженная дубрава ландышевая с редким подлеском (1 ПП);

2) сомкнутая дубрава ландышевая с подлеском средней сомкнутости (1 ПП).

Всего исследовано 335 особей. Строение кроны анализировали с использованием методов, принятых в популяционно-онтогенетических и биоморфологических исследованиях. У каждой особи определяли онтогенетическое состояние (ОС), жизненность и жизненную форму (ЖФ) по принятым методикам [5; 6]. У 5 особей на ПП измеряли высоту, диаметр ствола на высоте груди и радиус кроны по четырем проекциям, а также абсолютный возраст.

При анализе побеговых систем особей руководствовались положениями концепций архитектурных моделей (АМ), плана организации (ПО) и реитерации. АМ отображает наследственно закрепленную программу развития побегового тела растения и реализуется через определенное сочетание модулей [7, 8]. ПО описывает автономность осей в кроне особи [9]. При иерархическом ПО оси соподчинены друг другу и специализированы по выполняемым функциям. Главным «организатором» кроны выступает ствол. Полиархический ПО подразумевает структурно-функциональную эквивалентность осей. В ходе онтогенеза и в зависимости от условий среды архитектура особи «колеблется» между этими крайними состояниями. Реитерация выступает способом полного или частичного «воспроизведения» наследственно закрепленной архитектуры особи [10, 11]. В зависимости от типа почки, из которой развивается ветвь-реитерат (почки возобновления либо спящие почки), выделяют немедленную и отложенную реитерацию. С учетом полноты дублирования исходной архитектуры выделяют полную и частичную реитерацию. При отмирании верхушки побега может наблюдаться травматическая реитерация.

Архитектуру особей рассматривали, прежде всего, на уровне крупных осей кроны: ствола и скелетных, наиболее развитых ветвей от ствола. Выявляли ориентацию в пространстве, преобладающий тип нарастания, особенности ветвления осей. Также отмечали высоту прикрепления кроны, высоту первого дихазияна ствола и наличие вторичного побегообразования. У ЖФ более чем с одним стволом анализировали архитектуру кроны для каждого ствола.

Статистический анализ проводили с использованием t -критерия для независимых выборок при уровне значимости $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение

Онтогенетические состояния и морфометрические показатели. Большинство исследованных особей *Q. robur* относятся к средневозрастному генеративному состоянию. Их календарный возраст составляет 70–100 лет. К молодому генеративному состоянию принадлежат только особи в дубовых культурах, почти достигшие 50 лет. Молодые генеративные особи имеют высоту 14–16 м, диаметр ствола 13–16 / 23–26 см, радиус кроны 1,5–2 / 3–5 м (для пониженной и нормальной жизненности соответственно). В средневоз-

растном генеративном состоянии наибольшей высоты (25–28 м) достигли особи в сомкнутых дубравах и дубо-кленовниках на плакорах. В прочих плакорных, склоновых и террасных дубравах с сомкнутостью не ниже 0,5–0,6 высота особей составляет 20–25 м, по опушкам дубрав – 16–18 м. В разреженных склоновых дубравах произрастают особи высотой 17–22 м. Диаметр ствола у особей нормальной жизненности в средневозрастном генеративном состоянии в большинстве ТМ составляет 30–40 см, у самых старых особей – до 50 см. У особей пониженной жизненности диаметр ствола не превышает 25 см. Радиус кроны у средневозрастных генеративных особей нормальной жизненности во всех сомкнутых ТМ составляет 4–5,5 м, а в разреженных дубравах и по опушкам сомкнутых древостоев – до 8 м. У особей пониженной жизненности радиус кроны составляет 2–4 м. Таким образом, значения морфометрических показателей генеративных особей *Q. robur* хорошо соотносятся с накопленными в лесоводственной науке фактами о более низкой высоте и большей раскидистости свободнорастущих деревьев по сравнению с деревьями в сомкнутых лесах [12].

По мере прохождения онтогенеза у дерева отмирают ветви от ствола в акропетальном направлении [13, 14]. В сомкнутых древостоях крона прикрепляется выше, чем в разреженных ТМ и у отдельно стоящих особей (рис. 1).

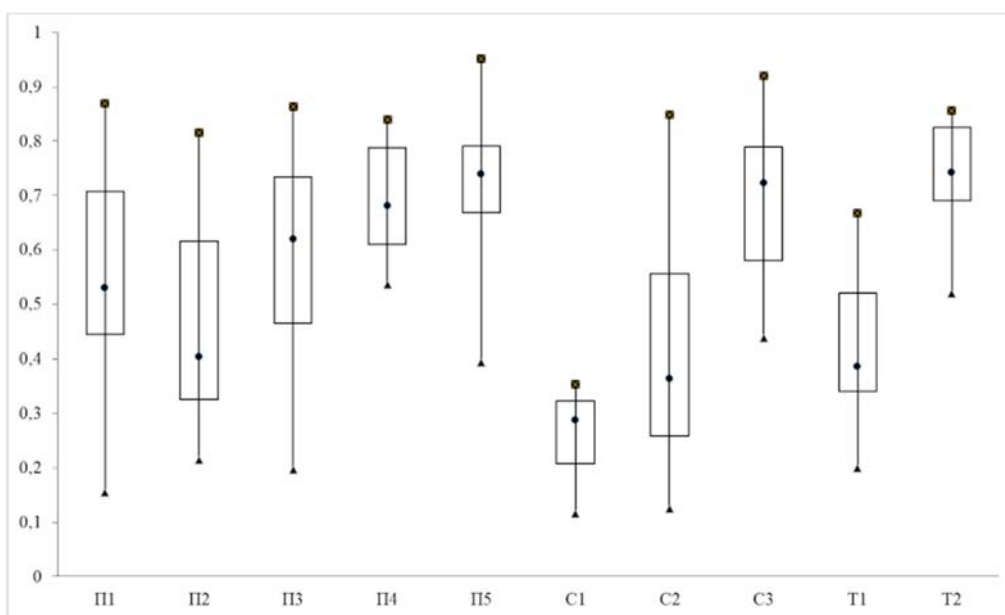


Рис. 1. Нижняя граница живой кроны у генеративных особей *Quercus robur*.

По оси ординат показано отношение высоты прикрепления кроны к общей высоте особи. По оси абсцисс показаны типы местообитаний. П – плакорные: 1 – молодые дубовые культуры; 2 – разреженные дубравы неморальные; 3 – разреженные дубравы лугово-разнотравные; 4 – старые особи *Q. robur* в молодых кленовниках; 5 – сомкнутые дубравы неморальные. С – склоновые: 1 – дубрава с терновыми зарослями; 2 – разреженные дубравы лугово-разнотравные; 3 – сомкнутая дубрава неморальная. Т – террасные: дубравы ландышевые – 1 и 2 – разреженная и сомкнутая соответственно

Средняя высота прикрепления кроны достигает максимальных значений в сомкнутых древостоях во всех элементах рельефа. Высота прикрепления кроны в таких ТМ достоверно выше, чем в любых типах разреженных ТМ и в молодых культурах. Высота прикрепления кроны на склоне вершины оврага достоверно меньше, чем в большинстве разреженных древостоев. В данном ТМ ниже всего крона прикрепляется у многоствольных деревьев в верхней части склона. В целом лучше всего сохраняются нижние ветви у особей в краевых зонах древостоев всех типов. Во внутренней части разреженных древостоев первые несколько ветвей (обычно плагиотропных) отмирают (см. ниже).

Отметим, что низкая нижняя граница прикрепления кроны и длительная сохранность ранних ветвей в условиях разреженных сообществ описана и у хвойных видов деревьев [15].

Жизненные формы. В большинстве ТМ преобладают особи одноствольной ЖФ (рис. 2). Второе место по распространенности занимают особи немногоствольной ЖФ. Эта ЖФ образована либо 2–3 приблизительно одинаково развитыми стволами, либо 1–2 «сильными» и 1–2 «слабыми» стволами. Последние в 1,5–3 раза ниже «сильных» и при этом отклоняются по диагонали. Отклонение от ортотропного роста особенно выражено у особей, растущих в нижней части склона вблизи водоемов. Наиболее редко встречаются особи куртинообразующей и многоствольной ЖФ. У первой ЖФ «слабый» ствол принимает форму приподнятого в виде буквы Г или арки стланика, обычно не выше 2 м. При этом «слабый» ствол расположен в 4–5 м от «сильного». У особой многоствольной ЖФ образуется 4–6 сходно развитых стволов.

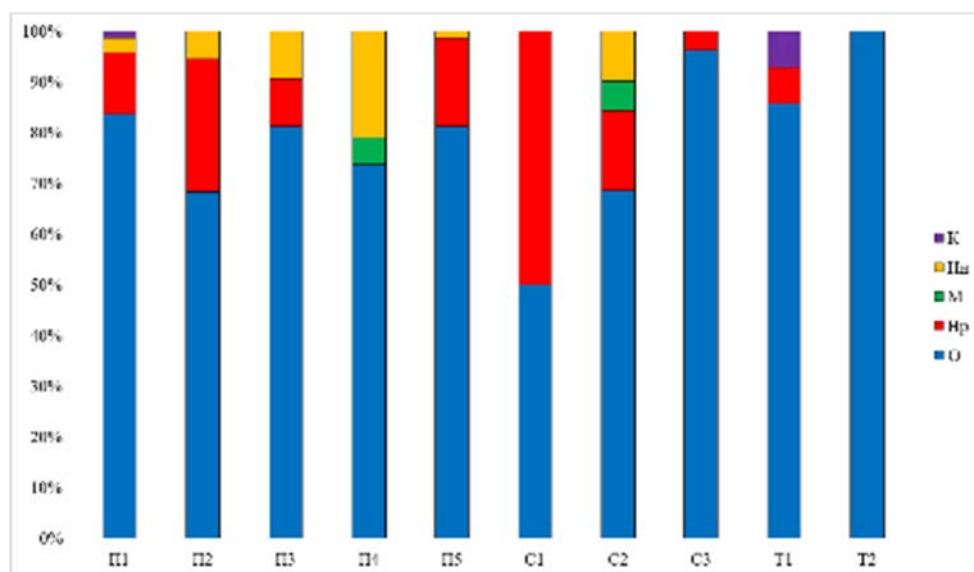


Рис. 2. Жизненные формы генеративных особей *Quercus robur*.

По оси абсцисс показаны типы местообитаний (обозначения см. в подписи к рис. 1). ЖФ: О – одноствольная, Нр – немногоствольная со сходными по развитию стволами, Нн – немногоствольная с различающимися по развитию стволами, М – многоствольная, К – куртинообразующая

У немногоствольной и куртинообразующей ЖФ отставание дополнительных стволов в развитии наблюдается либо у особей с большим календарным возрастом, либо в том случае, когда особь произрастает в экотонных условиях (по освещенности, положению в рельефе, близости к грунтовым водам и т.п.).

Архитектурные модели, план организации и реитерация. У генеративных особей *Q. robur* на территории Воронинского заповедника и его охранной зоны выделены элементы четырех АМ: Rauh, Troll, Leeuwenberg и Koriba. Первые две АМ соответствуют иерархическому ПО (далее – иерархические АМ), третья – полиархическому ПО, четвертая сочетает элементы иерархического и полиархического ПО (далее – полиархические АМ). Рассмотрим реализацию элементов перечисленных АМ у исследованных особей *Q. robur*:

1. АМ Rauh. Ствол растет ортотропно и формирует преимущественно косонаправленные скелетные ветви. В молодом генеративном состоянии ствол и ветви нарастают неустойчиво-моноподiallyно. В средневозрастном генеративном состоянии в составе главной оси ветви формируются симподии. Они представляют собой своего рода волны, извилины, перегибы, расположенные под прямым углом. Также на ветви по мере старения особи образуются дихазии с различным развитием дочерних осей. У особей на опушках древостоев и в разреженных дубравах на склонах нижняя часть кроны образована слоем ветвей с плагиотропной ориентацией (рис. 3). Данный слой занимает 20–40 % от протяженности кроны. Зачастую эти ветви достигают наибольших размеров в кроне. Выше по стволу угол, под которым ветвь отходит от ствола, постепенно сокращается до 25–35°. В сомкнутых древостоях нижние плагиотропные ветви и не менее трети косонаправленных ветвей отмирают. У свободнорастущих особей и у деревьев на опушках и в разреженных дубравах на стволе представлены 1–2 ложные мутовки, из которых отходят 3–5 ветвей, что придает кроне более «плотный» вид. В сомкнутых древостоях ветви развиваются из почек ДПС ствола поодиночке. Более высокая плотность ветвей у особей *Q. robur*, произрастающих на открытых пространствах, по сравнению с сомкнутыми лесами, отмечена и в пойменных древостоях южной тайги [16]. Данная АМ считается наиболее типичной для *Q. robur* [8].

2. АМ Troll реализуется в виде двух основных элементов. К первому относится переключение ортотропного растущего ствола на плагиотропное направление роста. Это явление наблюдается в различных ТМ, причем в более освещенных и разреженных древостоях высота начала плагиотропного роста ствола меньше примерно в 1,5 раза (и в 2–3 раза у «слабых» стволов порослеобразующей ЖФ), чем в сомкнутых древостоях. Переход к плагиотропному направлению роста главной оси выражается не только в горизонтальном, но и в дугообразном (выпуклом наружу) контуре. Второй вариант особенно характерен для вершины ствола в сомкнутых древостоях. Смена направления роста ствола, как правило, сопровождается и изменением симметрии в расположении ветвей от ствола. На наклонном участке ствола наиболее сильные ветви отходят от его верхней стороны и растут ортотропно, а на плагиотропном участке наблюдается редукция скелетных ветвей. Второй элемент модели Troll реализуется через образование плагиотропных ветвей и

ветвей со сводчатым контуром в форме арки, обращенным внутрь кроны. В отличие от AM Rauh, ветви, растущие горизонтально или вниз к земле, не приурочены к нижней части ствола, а распределены вдоль всей его длины. Наибольшее проявление AM Troll отмечено у особи многоствольной ЖФ для более слабых и низких стволов, прежде всего в разреженных дубравах на склонах, обращенных к водотокам и прудам, на опушках древостоев. В условиях неравномерного освещения большинство ветвей особи растет плагиотропно в более освещенную сторону, а ствол рано переключается на рост по диагонали или горизонтали. Поскольку у всех описанных особей *Q. robur* зафиксирована такая фаза развития, в которую на стволе образовывались косо-направленные ветви, в чистом виде AM Troll не реализуется.

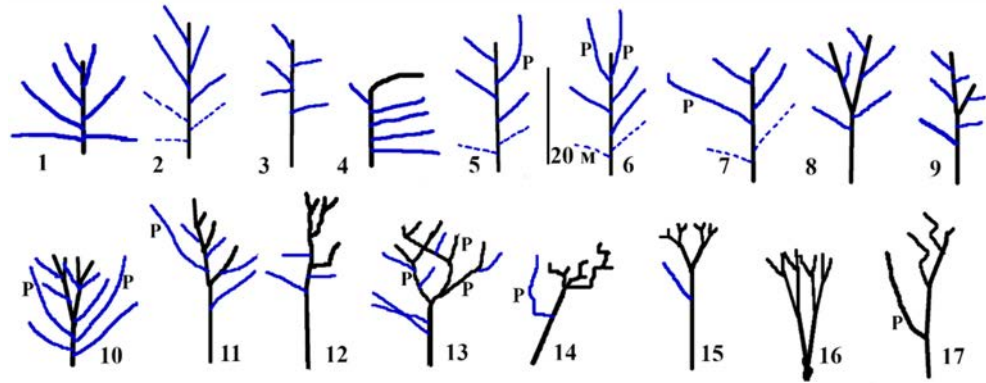


Рис. 3. Схемы сочетания элементов архитектурных моделей, проявления плана организации и реитерации у генеративных особей *Quercus robur*. Черным цветом показаны ствол и замещающие его оси, синим цветом – скелетные ветви и ветви-реитераты (также обозначены буквой P): 1, 4, 10, 14 – особи в разреженных древостоях и на опушках, остальные номера – особи в сомкнутых древостоях; 1 и 2 – AM Rauh; 3 и 4 – сочетание AM Rauh и Troll; 5 и 6 – AM Rauh с ветвями-реитератами; 7 – AM Rauh с проявлением частичной реитерации; 8 – AM Rauh с единственным элементом AM Leeuwenberg; 9 – AM Rauh с единичными элементами AM Troll и Koriba; 10 – AM Rauh с комплексом на основе AM Leeuwenberg и ветвями-реитератами; 11 – AM Rauh с комплексом на основе AM Koriba из V-образных структуры с ветвями-реитератами; 12 – AM Rauh и Troll с комплексом на основе AM Koriba из L-образных структур; 13 – AM Rauh с комплексом на основе AM Koriba из S-образных структур; 14 – AM Troll с комплексом на основе AM Koriba из L-образных структур; 15 – AM Rauh с комплексом на основе AM Leeuwenberg; 16 – AM Leeuwenberg; 17 – AM Koriba

У большинства особей конструкция побегового тела соответствует AM Rauh, что особенно хорошо выражено у молодых генеративных особей (рис. 4,а). По мере старения особи, а также при произрастании в условиях экотонов (опушка, склон к водоему) у нее в той или иной степени проявляются элементы AM Troll (рис. 4,а).

Особи, основанные на полиархических AM, редки (менее 20 %) во всех ТМ (рис. 4,а). Тем не менее элементы полиархического плана организации в той или иной степени представлены у большинства особей.

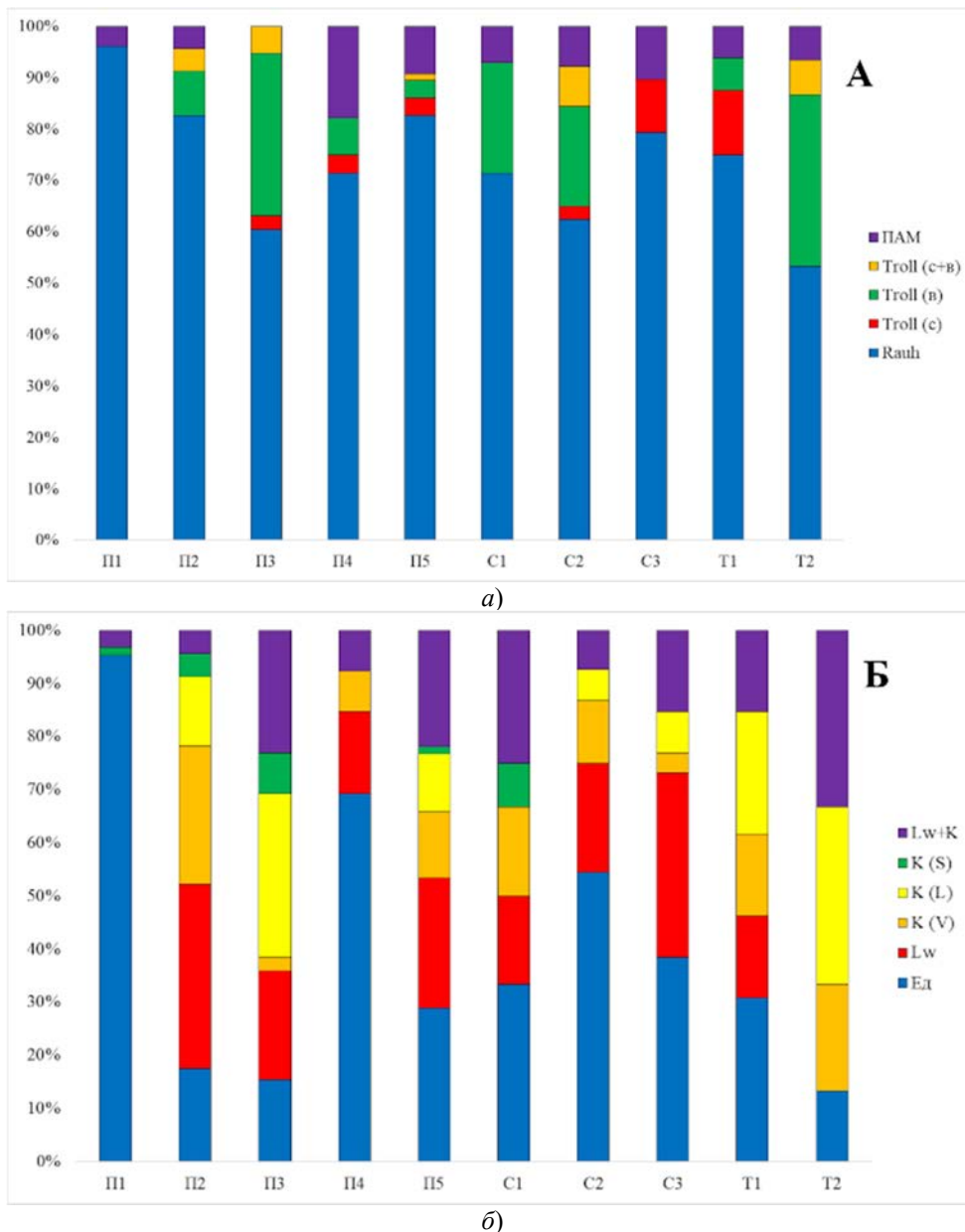


Рис. 4. Элементы архитектурных моделей в конструкции генеративных особей *Quercus robur*. По оси абсцисс показаны типы местообитаний (обозначения см. в подписи к рис. 1): *а* – иерархические АМ с элементами полиархических АМ и полиархические АМ с элементами иерархических АМ; Troll (с), Troll (в) и Troll (с + в) – АМ Troll реализуется на уровне ствола, ветвей и совместно ствола и ветвей соответственно; ПАМ – «основной» АМ является одна из полиархических АМ или их сочетание; *б* – проявления полиархического плана организации у иерархических АМ; Ед – единичные дихазии или трихазии; Lw – комплекс на основе архитектурной модели Leeuwenberg; K (V), K (L) и K (S) – комплексы на основе АМ Koriba с преобладанием V / L(V)-, L- и S-образных структур; Lw + K – комплекс на основе сочетания АМ Leeuwenberg и Koriba

Отмечены следующие варианты формирования полиархического плана организации:

1. В различных частях ствола образуются единичные изотомные или анизотомные дихазии или трихазии. Из изотомных дихазиев развиваются Y- или V-образные структуры на основе в целом эквивалентных осей, замещающих ствол (элемент АМ Leeuwenberg). Из анизотомных дихазиев развивается широкий спектр L(V)-образных структур, одна из осей в составе которых в той или иной степени принимает на себя роль ствола и растет ортотропно, а другая растет плагиотропно или по диагонали (элемент АМ Koriba). У молодых генеративных особей дочерние оси из дихазия сохраняют неустойчиво-моноподиальное нарастание. У средневозрастных генеративных особей, напротив, оси, замещающие ствол, нарастают в основном симподиально и обладают волнистым или зигзагообразным контуром. Единичные разделения ствола наиболее характерны для молодых генеративных особей и тех средневозрастных генеративных особей, которые начинали онтогенез в условиях свободного роста (рис. 4,б).

2. В средней или верхней части ствола у большинства средневозрастных генеративных особей во всех ТМ (рис. 4,б) образуется сложный комплекс на основе осей из дихазиев. Если реализуется только АМ Leeuwenberg, то комплекс приобретает вид ложнодихотомической системы с серией последовательных дихазиев. В сомкнутых ТМ развитие в высоту у такой системы превосходит развитие в ширину. Реализация АМ Koriba приводит к формированию последовательности из L-, L(V)- и S-образных структур, при этом ортотропная функционально главная ось между дихазиями зачастую принимает зигзагообразный облик (в форме буквы S). На плагиотропных и наклонных осях из дихазиев могут формироваться сложные лестнично-ступенчатые комплексы с переходами от горизонтально растущих осей к вертикальным, и наоборот. Такие комплексы особенно характерны для особей, растущих в краевых зонах древостоев с элементом АМ Troll (плагиотропный загиб ствола). Сочетание элементов обеих АМ приводит к образованию структур с разнонаправленными осями. Порядок разделения ствола у таких комплексов может достигать 10.

3. Ствол многократно раздваивается по типу ложной дихотомии. Ветви от ствола функционально уступают осям, замещающим ствол. Последние частично принимают на себя функцию захвата бокового пространства. У особей наблюдается наиболее полное из описанного соответствие АМ Leeuwenberg, в меньшей степени – АМ Koriba. Такие особи единично встречаются в большинстве ТМ.

Усиление полиархического плана организации по мере старения особи у *Q. robur* хорошо отражает модульную природу растений в целом, которая в ходе онтогенеза проявляется в постоянной потере целостности и переходе к избирательному доминированию у крупных осей [17, 18]. При этом в отличие от упоминавшихся ранее хвойных переключение с иерархического ПО на полиархический у *Q. robur* не детерминировано онтогенетически [18] и может происходить на любой стадии развития. Тем не менее формирование последовательных систем из осей, замещающих ствол, сопутствует именно возрастным изменениям. С другой стороны, чрезмерное усиление полиархического плана организации отражает и влияние экологических условий, по-

сколько оно наблюдается при сильном боковом затенении в высокополотных древостоях, как и у генеративных особей *Q. robur* в южной тайге [16].

Помимо комбинирования элементов АМ, высокий уровень пластичности кроны у *Q. robur* определяется процессами реитерации. В обследованных ТМ преобладают особи с немедленной реитерацией (40–70 % от общего числа особей каждого ТМ). У единичных особей в разреженных дубравах (на террасе р. Ворона и на склоне к бобровой запруде) отмечена травматическая реитерация. Она выражается в образовании неустойчиво-моноподиально нарастающей ортотропной оси из почки возобновления ниже облома материнского побега. В дубраве на террасе р. Ворона также описаны процессы травматической реитерации на ветвях от ствола.

Структура ветви-реитерата при немедленной реитерации различается в зависимости от того, при каком ПО началось развитие ветви. Так, частичная реитерация при иерархическом ПО выражается в том, что на стволе образуется скелетная ветвь, в 1,5–3 раза превосходящая по длине прочие ветви, но растущая преимущественно по диагонали. Выпрямляется она только в дистальной трети. При полиархическом ПО функцию ветви-реитерата выполняет более слабая ось из дихазия. Полная реитерация при иерархическом ПО заключается в образовании мощной ветви от ствола, которая сразу растет ортотропно. Такая ветвь-реитерат достигает от 30 до 70 % от высоты всей особи. Как и у других видов деревьев [11], наибольшая протяженность и наиболее низкое расположение ветви наблюдается у особей в разреженных ТМ или на опушках. Если 2–3 ветви-реитерата отходят из одного яруса кроны, то образуется структура в виде узкого зонтика, напоминающая соцветие «щиток». При полиархическом ПО ветви-реитераты развиваются на основе осей из анизотомных V-образных дихазиев и из L-образных дихазиев на S-образных изгибах ствола.

Массовое вторичное побегообразование отмечено только у особей *Q. robur* в разреженной дубраве на террасе р. Ворона. Оси из спящих почек локализуются преимущественно на ветвях от ствола. Возможно, вторичное побегообразование в этих условиях связано с более ранним старением особей при произрастании на песчаных отложениях.

Таким образом, в генеративном периоде онтогенеза в ТМ Воронинского заповедника особи *Q. robur* демонстрируют высокий уровень пластичности кроны, что указывает на широкие адаптивные возможности вида.

Заключение

1. В исследованных типах местообитаний (ТМ) *Q. robur* в пределах Воронинского заповедника и его охранной зоны преобладают средневозрастные генеративные особи. Наиболее высокие особи произрастают в сомкнутых плакорных местообитаниях, а наиболее низкие и при этом наиболее раскидистые – по опушкам сомкнутых дубрав и в разреженных склоновых дубравах.

2. Во всех ТМ у *Q. robur* преобладает одноствольная жизненная форма. Кроме того, отмечены особи немногоствольной, многоствольной и куртинообразующей ЖФ.

3. В кронах исследованных особей *Q. robur* в разных соотношениях представлены элементы четырех архитектурных моделей (АМ): Rauh, Troll, Leeuwenberg и Koriba. Во всех ТМ преобладают особи, конструкция которых основана на АМ Rauh. Элементы АМ Troll характерны для верхней части

крон деревьев в сомкнутых древостоях и для особей, произрастающих на опушках и на склонах, особенно для слабо развитых дополнительных стволов у немногоствольной ЖФ. Элементы AM *Leeuwenberg* и *Koriba* участвуют в образовании широкого спектра структур: от единичных дишазиев до сложных многоуровневых систем с разнонаправленными осями и симподиальным нарастанием. Последние особенно характерны для разреженных выпасаемых дубрав на плакорах и сомкнутой дубравы на террасе р. Ворона.

4. Архитектуру кроны генеративных особей *Q. robur* в значительной степени определяют различные структурные варианты немедленной реитерации. При этом травматическая реитерация, а также нереитеративное вторичное побегообразование наблюдаются преимущественно в дубравах на террасе р. Ворона.

5. В онтогенезе у *Q. robur* усиливается полиархический план организации, что вносит наибольший вклад в высокий уровень пластичности кроны особей.

Список литературы

1. Бугаев В. А., Мусиевский А. Л., Царалунга В. В. Дубравы Европейской части России // Лесной журнал. 2004. № 2. С. 7–13.
2. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность : в 2 кн. / отв. ред. О. В. Смирнова. М. : Наука, 2004. Кн. 1. 479 с. ; Кн. 2. 575 с.
3. Антонова И. С., Фатьянова Е. В. О системе уровней строения кроны деревьев умеренной зоны // Ботанический журнал. 2016. Т. 101, № 6. С. 628–649. doi: 10.1134/S000681361606003X
4. Антонова И. С., Фатьянова Е. В. Необходимость использования знаний о строении и развитии кроны деревьев в различных фундаментальных и прикладных разделах геоботаники // Ботанический журнал. 1999. Т. 99, № 12. С. 1305–1316.
5. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники / сост. М. М. Старостенкова [и др.]. М. : Прометей, 1989. 102 с.
6. Evstigneev O. I., Korotkov V. N. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. № 1. P. 1–31. doi: 10.21685/2500-0578-2016-2-1
7. Halle F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin ; Heidelberg ; New York : Springer-Verlag, 1978. 445 p.
8. Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А. Биоморфология растений : иллюстрированный словарь. М., 2005. 256 с.
9. Édelin C. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation // L'Arbre: Biologie et Développement: Proceedings of the Naturalia Monspeliensia, 2nd International Tree Conference. Montpellier, 1991. P. 127–154.
10. Barthélemy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Annals of botany. 2007. Vol. 99. P. 375–407. doi: 10.1093/aob/mcl260
11. Костина М. В., Барабанщикова Н. С., Битюгова Г. В. [и др.]. Структурные модификации кроны берёзы повислой (*Betula pendula* Roth.) в зависимости от экологических условий произрастания // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 22, № 5. С. 710–724. doi: 10.15372/SEJ20150505
12. Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.-Л. : Гослесбумиздат, 1949. 453 с.
13. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М. : Высш. шк., 1962. 378 с.
14. Raimbault P., Tanguy M. La gestion des arbres d'ornement. Ire partie: Une méthode d'analyse et de diagnostic de la partie aérienne // Revue forestière française. 1993. Vol. 25, № 2. P. 97–117.

15. Николаева С. А., Савчук Д. А. Морфологические формы кедр сибирского (*Pinus sibirica* du Tour) в высокогорных лесах Северо-Чуйского хребта: 1. Морфологический аспект // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 101–114.
16. Дятлов В. В. Поливариантность структуры особей *Quercus robur* в условиях фитоценозов речных пойм некоторых районов Костромской области // Вестник Костромского государственного университета им. Н. А. Некрасова. 2006. № 4. С. 11–15.
17. Антонова И. С., Лагунова Н. Г. О модульной организации некоторых групп высших растений // Журнал общей биологии. 1999. № 1. С. 49–59.
18. Попов А. Г., Горошкевич С. Н., Хуторной О. В. Стелющиеся биоморфы в семействе Сосновые как продукт номогенеза и конвергенции // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2019. № 3 (43). С. 73–89. doi: 10.25686/2306-2827.2019.3.73

References

1. Bugaev V.A., Musievskiy A.L., Tsaralunga V.V. Oak forests of the European part of Russia. *Lesnoy zhurnal = Forest journal*. 2004;(2):7–13. (In Russ.)
2. Smirnova O.V. (ed.). *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost': v 2 kn. = Eastern European forests: history in the Holocene and modern times: in 2 books*. Moscow: Nauka, 2004;Bk.1:479,Bk.2:575. (In Russ.)
3. Antonova I.S., Fat'yanova E.V. On the system of tree crown structure levels in the temperate zone. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 2016;101(6):628–649. (In Russ.). doi: 10.1134/S000681361606003X
4. Antonova I.S., Fat'yanova E.V. The need of using knowledge about the structure and development of tree crowns in various fundamental and applied areas of geobotany. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 1999;99(12):1305–1316. (In Russ.)
5. Starostenkova M.M. (comp.) et al. *Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyaniy lesnykh rasteniy. Derev'ya i kustarniki = Diagnoses and keys of age conditions of forest plants. Trees and shrubs*. Moscow: Prometey, 1989:102. (In Russ.)
6. Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Ontogenetic stages of trees: an overview. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016;(1):1–31. doi: 10.21685/2500-0578-2016-2-1
7. Halle F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 1978:445.
8. Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.E., Karpukhina E.A., Balandin S.A. *Biomorfologiya rasteniy: illyustrirovannyy slovar' = Plant biomorphology: illustrated dictionary*. Moscow, 2005:256. (In Russ.)
9. Édelin C. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation. *L'Arbre: Biologie et Développement: Proceedings of the Naturalia Monspelienis, 2nd International Tree Conference*. Montpellier, 1991:127–154.
10. Barthélemy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of botany*. 2007;99:375–407. doi: 10.1093/aob/mcl260
11. Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Bityugova G.V. et al. Structural modifications of the crown of silver birch (*Betula pendula* Roth.) depending on the environmental conditions of growth. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal = Siberian Ecological Journal*. 2015;22(5):710–724. (In Russ.). doi: 10.15372/SEJ20150505
12. Morozov G.F. *Uchenie o lese = Studying forest*. Moscow; Leningrad: Goslesbumizdat, 1949:453. (In Russ.)
13. Serebryakov I.G. *Ekologicheskaya morfologiya rasteniy = Ecological plant morphology*. Moscow: Vyssh. shk., 1962:378. (In Russ.)
14. Raimbault P., Tanguy M. La gestion des arbres d'ornement. Ire partie: Une méthode d'analyse et de diagnostic de la partie aérienne. *Revue forestière française*. 1993;25(2):97–117.

15. Nikolaeva S.A., Savchuk D.A. Morphological forms of Siberian pine (*Pinus sibirica* du Tour) in the high mountain forests of the North Chuysky ridge: 1. Morphological aspect. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Bulletin of Tomsk State University. Biology*. 2013;(2):101–114. (In Russ.)
16. Dyatlov V.V. Polyvariation of the structure of *Quercus robur* in the conditions of phytocenoses of river floodplains in some areas of the Kostroma region. *Vestnik Kostromskogo gosudarstvennogo universiteta im. N.A. Nekrasova = Bulletin of Kostroma State University named after N.A. Nekrasov*. 2006;(4):11–15. (In Russ.)
17. Antonova I.S., Lagunova N.G. On the modular organization of some groups of higher plants. *Zhurnal obshchey biologii = Journal of general biology*. 1999;(1):49–59. (In Russ.)
18. Попов А.Г., Goroshkevich S.N., Khutornoy O.V. Creeping biormorphs in the Pine family as a product of nomogenesis and convergence. *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo univertsiteta. Ser.: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie = Bulletin of Volga State University of Technology. Series: Forest. Ecology. Nature management*. 2019;(3):73–89. (In Russ.). doi: 10.25686/2306-2827.2019.3.73

Информация об авторах / Information about the authors

Мирослав Найчев Стаменов

кандидат биологических наук, заместитель директора по научной работе, Государственный природный заповедник «Воронинский» (Россия, Тамбовская область, п. Инжавино, ул. Братская, 23); доцент кафедры биологии, химии, экологии и методик обучения, Нижегородский государственный педагогический университет имени Козьмы Минина (Россия, г. Нижний Новгород, пл. Минина и Пожарского, 7)

E-mail: mslv-eiksb@inbox.ru

Miroslav N. Stamenov

Candidate of biological sciences, deputy director of science, Voroninsky Nature Reserve (23 Bratskaya street, Inzhavino, Tambov region, Russia); associate professor of the sub-department of biology, chemistry, ecology and teaching methods, Nizhny Novgorod State Pedagogical University (7 Minina and Pozharskogo square, Nizhny Novgorod, Russia)

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / The author declares no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 27.09.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 30.10.2023

Принята к публикации / Accepted 25.11.2023

УДК 597.8:591.543.4

doi: 10.21685/2307-9150-2023-4-2

Рамки сезонной активности и фенология размножения двух видов бесхвостых амфибий (Anura: Bufonidae; Hylidae) Карадагского природного заповедника в Крыму

О. В. Кукушкин

Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского –
Природный заповедник РАН – филиал ФИЦ «Институт биологии
жужных морей имени А. О. Ковалевского РАН», Феодосия, Россия;
Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия
mtasketi2018@gmail.com

Аннотация. *Актуальность и цели.* Современный тренд к потеплению и аридизации климата оказывает негативное влияние на популяции амфибий в общемировом масштабе. На этом фоне приобретают высокую актуальность многолетние наблюдения над сроками фаз жизненного цикла и динамикой численности локальных популяций амфибий. Высокий интерес в этом ключе представляют территории на стыке различных ландшафтно-климатических зон, где общие закономерности должны проявляться наиболее рельефно. Целью исследования было изучение сезонных рамок активности и размножения в популяциях зеленой жабы (*Bufo viridis*) и восточной квакши (*Hyla orientalis*) и выявление связи сроков сезонных явлений с климатическими характеристиками местности и погодными явлениями. *Материалы и методы.* Работа выполнялась в 2002–2023 гг. в природном заповеднике «Карадагский». Сведения о жизненных циклах амфибий базируются на круглогодичных стационарных наблюдениях. Для оценки силы и характера связи фенологических явлений с климатическими показателями района (по данным метеопоста близ п. Биостанция) применяли корреляционный анализ. *Результаты.* Представлена обобщенная траектория популяций двух фоновых видов амфибий в начале XXI в., уточнены сведения о рамках фаз их жизненного цикла. Некоторые феноявления скоррелированы с климатическими параметрами на статистически значимом уровне, во многих случаях выявлена связь на уровне тенденции. Для обоих видов установлено смещение сроков феноявлений, сопряженное с изменением режима увлажнения территории заповедника. Преобладание малоснежных зим и сухих весен на фоне роста температур привело к деградации нерестовых водоемов. Продолжительность весенней фазы нереста сократилась, а длительность его «летней» фазы, приуроченной к периодам выпадения ливневых осадков в мае – июле, компенсаторно возросла. *Выводы.* Несмотря на гибкость сроков размножения изучаемых видов, аридизация ландшафтов Карадага, непрерывно усугубляющаяся с середины 2000-х гг., обусловила катастрофическое снижение численности амфибий. Предложены практические меры по поддержанию их популяций в заповеднике.

Ключевые слова: зеленая жаба, восточная квакша, летний нерест, мезоклимат, аридизация, Средиземноморье

Финансирование: работа выполнена в рамках научных тем Госзадания № 1022061600227-9-1.6.20 и № 122031100282-2 с использованием ресурса УНУ ГПЗ «Карадагский».

Благодарности: автор признателен А. В. Зуеву (КНС – ПЗ РАН, Феодосия) за предоставление данных о погодно-климатических условиях полигона КЛЭС и консультации, И. В. Доронину (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) за полезную критику. Моя особая благодарность адресована Екатерине и Евгении Грининг (Киев), оказывавшим любезное содействие при организации наблюдений за амфибиями на придомовом участке в п. Биостанция в 2011–2017 гг.

Для цитирования: Кукушкин О. В. Рамки сезонной активности и фенология размножения двух видов бесхвостых амфибий (Anura: Bufonidae; Hylidae) Карадагского природного заповедника в Крыму // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 4. С. 17–39. doi: 10.21685/2307-9150-2023-4-2

Frames of seasonal activity and the reproductive phenology of two species of anuran amphibians (Anura: Bufonidae; Hylidae) of the Karadag Nature Reserve in Crimea

O.V. Kukushkin

T.I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of the Russian Academy of Sciences – branch of the A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the Russian Academy of Sciences, Feodosia, Russia;
Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia
mtasketi2018@gmail.com

Abstract. Background. The current climatic trend towards warming and aridization has a negative impact on amphibian populations on a global scale. Against this background, long-term monitoring the time frame of life cycle phases and the dynamics of abundance in local amphibian populations become highly relevant. Territories located at the junction of different landscape-climatic zones, where general patterns should emerge most clearly, are gaining great interest in this vein. The purpose of the research is to study the seasonal patterns of activity and time frames of the reproduction in populations of the Green Toad (*Bufo viridis*) and the Eastern Tree Frog (*Hyla orientalis*) and also the detection the relationship of the timing of seasonal phenomena with local climate and observed weather conditions. **Materials and methods.** The work was carried out in 2002–2023 in the Karadag State Nature Reserve. The data about the life cycles of amphibians is based on year-round stationary observations. To assess the strength and character of the relationship between phenological phenomena and climatic indicators of the area (according to the data of meteorological station near Biostantsiya settlement), correlation analysis was used. **Results.** A generalized trajectory of populations of two common amphibian species at the beginning of the 21st century was presented and the data about the phases of their life cycle has been updated. Some phenological phenomena correlate with climatic parameters at a statistically significant level; in many cases, a relationship at the trend level was found. For both species, a shift in the timing of phenological phenomena associated with a change in the moisture regime of the territory of the Karadag reserve, was recorded. The predominance of little snow winters and dry springs against the backdrop of rising temperatures has led to the degradation of spawning reservoirs. The duration of the spring spawning phase has decreased, but the duration of its “summer” phase, coinciding with periods of heavy rainfall in May – July, has increased compensatorily. **Conclusions.** Despite the flexibility of the time frame of reproduction in the studied species, aridization of Karadag’s landscapes which has been continuously increase since the mid-2000s, caused a catastrophic decline in the am-

phibian abundance. Practical measures for the conservation of anuran populations on protected territory are proposed.

Keywords: Green Toad, Eastern Tree Frog, summer spawning, mesoclimate, aridization, Mediterranean

Financing: the work was performed in the framework of research topics of the State Order No. 1022061600227-9-1.6.20 and 122031100282-2 using the resources of an Unique Scientific Facility of the State Nature Reserve “Karadagsky”.

Acknowledgements: the author extends gratitude to A.V. Zuyev (Karadag Scientific Station – Nature Reserve of the Russian Academy of Sciences, Feodosia) for providing data on the weather and climatic conditions of the ““KLES” weather station and consultations, to I.V. Doronin (Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences) for useful criticism. I am especially grateful to Ekaterina and Evgenia Grining (Kyiv), who provided kind assistance in organizing the observations in 2011–2017.

For citation: Kukushkin O.V. Frames of seasonal activity and the reproductive phenology of two species of anuran amphibians (Anura: Bufonidae; Hylidae) of the Karadag Nature Reserve in Crimea. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences. 2023;(4):17–39.* (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2023-4-2

Введение

Государственный природный заповедник «Карадагский» (далее – Карадагский заповедник, или Карадаг) охватывает территорию одноименной горной группы площадью около 21 км², расположенной близ северо-восточного рубежа Крымских гор. Древневулканическое происхождение приморской части этой системы низкогорных (до 576 м над уровнем моря) хребтов, ее компактное расположение почти на 45° с.ш. близ границы горно-лесной и равнинно-степной зон полуострова определяют своеобразие ее рельефа, мозаичность мезо- и микроклиматов, разнообразие ландшафтов и типов растительности [1, 2].

На Карадаге обитают четыре вида бесхвостых амфибий: чесночница Палласа, *Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771), зеленая жаба, *Bufo viridis* (Laurenti, 1768), восточная квакша, *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890, и озерная лягушка, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) [1, 3–5]. Экотонный характер биоты Карадага прослеживается и в видовом составе батрахофауны. Так, *P. vespertinus*, равнинно-степной фаунистический элемент, в Горном Крыму найдена только на Карадаге и его окрестностях, в то время как ареал *H. orientalis* в Крыму, напротив, ограничен исключительно горно-лесной частью, причем вид обитает в заповеднике близ северной и восточной границ ареала. Чесночница на Карадаге является редким видом, тогда как остальные могут считаться фоновыми [1, 4, 5]. Зеленая жаба и восточная квакша в заповеднике распространены практически повсеместно, хотя последняя более стенопна и тяготеет к лесостепным ландшафтам. Оба вида связаны с водной средой только во время размножения и характеризуются сравнительно коротким периодом личиночного развития [3, 4]. В силу выраженной у этих амфибий способности к синантропизации они населяют даже наиболее жаркие и сухие, ныне почти безлесные местности на юго-востоке Горного Крыма. Очевидно однако, что даже на Карадаге, где в настоящее время проходит восточная граница распространения лесной растительности, популяции этих видов существуют в «напряженных» экологических условиях по причине бедности территории пресными водами.

Сокращение популяций амфибий вследствие изменения климата, деградации местообитаний, всплеск эпизоотий и синергетического действия разнообразных факторов в современную эпоху приобрело общемировой масштаб [6]. Особенно уязвима в отношении климатических изменений биота Средиземноморского региона [7], к которому по своим ландшафтно-климатическим характеристикам примыкает и Горный Крым. Не вызывает сомнения, что наблюдаемый на Карадаге тренд к потеплению и иссушению климата [8–10] способен оказать влияние на состояние популяций амфибий. Численность зеленой жабы и восточной квакши, являвшихся обычными или массовыми видами Карадага в XX – первом десятилетии XXI в. [4, 5, 11–13], в последние годы значительно сократилась.

Фенология размножения амфибий тесно связана с условиями окружающей среды: особенностями ландшафта, гидрологическим режимом водоемов, температурой и осадками [7, 14]. Целью исследования было изучение сезонных рамок активности и сроков размножения в популяциях *B. viridis* и *H. orientalis* в одной из долин Карадага и выявление связи сроков сезонных явлений с климатическими характеристиками местности и погодными условиями конкретных лет.

Материалы и методы

В основу данной работы лег непрерывный ряд наблюдений в период с декабря 2002 г. по ноябрь 2023 г. Большая часть сведений о жизненных циклах амфибий получена на юго-западном склоне Карадага, в нижней части Карадагской балки – на участке размерами около $1,0 \times 0,5$ км. Большую часть этой территории занимает п. Биостанция (44.918° с.ш., 35.203° в.д.) – расположенная в границах заповедника часть пгт. Курортное, городской округ Феодосия (рис. 1). Естественная растительность участка представлена дубово-фисташковыми редколесьями, кустарниковыми зарослями, саванноидными, ковыльно-типчаковыми и фриганоидными степями.

Нерестовые водоемы амфибий в п. Биостанция (рис. 1) немногочисленны и обычно пересыхают в жаркое время года; крупнейшим из них является заросший тростником пруд в долине Карадагского ручья, в устье оврага, берущего начало на хребте Беш-Таш, формирующем правый борт Карадагской балки: площадь водяного зеркала при максимальном наполнении – 0,07 га, глубина – до 0,8 м. Еще одно озерцо диаметром около 5 м и глубиной до 0,5 м, расположено на склоне этого же хребта над поселком. Остальные водоемы представляют собой искусственные резервуары площадью 0,44–2,1 м², наполняющиеся преимущественно или полностью за счет атмосферных осадков: бетонный бассейн в верхней части поселка (максимальный уровень воды 0,65 м); засыпанный колодец и кирпичная цистерна в устье балки Бачинского (уровень – до 0,25 м). Все они находятся в пределах участка площадью около 0,1 км² в диапазоне высот 28–72 м над уровнем моря. В отдельные годы нерест амфибий отмечался также на отдельных участках Карадагского ручья, в своем нижнем течении заключенного в бетонированное русло, но в этом случае размножение, как правило, не бывало успешным, хотя именно ручей являлся основным местом нереста зеленой жабы в поселке в первой половине XX в. [11].

Климат Карадага характеризуется как жаркий, очень засушливый, с очень мягкой зимой без устойчивого перехода среднесуточных температур ниже 0 °С [1]. Выделяются два сезонных максимума осадков: в ноябре –

декабре и июне, но преобладает зимний режим увлажнения – количество осадков за холодное полугодие больше, чем за теплое [8]. Коэффициент Иванова – Высоцкого (отношение годовых величин осадков к испаряемости) равен 0,33 [2]. Сумма активных температур выше 10 °С в среднем за период 2003–2022 гг. ($4005 \pm 61,0$ °С) превысила значение, принимаемое в качестве нижней границы субтропического климата [10]. Однако поскольку температура самого холодного месяца (февраля – 1,5 °С) на Карадаге ниже пороговой для субтропиков (4 °С), климат заповедника считают переходным от субсредиземноморского к умеренно-континентальному степному либо частично субтропическим [8].



а)



б)

Рис. 1. Район исследований в Карадагском заповеднике и местоположение крупнейшего нерестового водоема в п. Биостанция: а – вид на верхнюю часть п. Биостанция с хребта Беш-Таш и локализация водоемов (выделены синими эллипсами): озерцо (1); бассейн (2); засыпанный колодец и цистерна (3); пруд в долине Карадагского ручья (4); б – пруд в долине Карадагского ручья (4), на заднем плане – скала Зуб на хребте Беш-Таш

Сведения о жизненных циклах амфибий основываются на круглогодичных стационарных наблюдениях. В процессе исследования использовались стандартные методики [15]. Для обоих видов регистрировали даты первой и последней встреч активных особей, начала и окончания первой (весенней) и второй («летней») фаз размножения, первой и последней регистрации вокализирующих самцов, а также сроки преднерестовых миграций (если они имели место), появления личинок и выхода на сушу метаморфизировавших сеголеток. День наблюдения конвертировался в порядковый номер года с учетом високосных лет; полученные средние значения округлялись до целых чисел. Факт размножения устанавливали по наблюдениям пар в амплексусе и последующему икротетанию. Весенняя и «летняя» фазы нереста выделены нами в известной мере условно, в целях удобства анализа, поскольку начало второй фазы нередко относится к маю – тоже к весне. У *B. viridis* начало второй фазы нереста пришлось на май в 55 % случаев (в двух случаях – на вторую декаду месяца, в четырех – на третью; $n = 11$), у *H. orientalis* – только в 30 % случаев (всегда на третью декаду; $n = 10$). Кроме того, сами эти фазы могут подразделяться на более короткие периоды в зависимости от погодных условий. Минимальный интервал между основными фазами составил всего 9 дней у обоих видов. Однако в норме оба сезонных пика размножения хорошо обособлены друг от друга, интервал между ними, как правило, больше 20 дней и может достигать 96 дней у *B. viridis* (в среднем $42 \pm 8,35$; $n = 9$) и 68 – у *H. orientalis* (в среднем $30 \pm 7,51$ дней; $n = 5$). Общая продолжительность периода размножения рассчитывалась как сумма длин весенней и «летней» фаз нереста, без учета разрывов внутри каждой из фаз. В некоторые годы отследить завершение первой фазы нереста не удалось либо он вовсе не происходил вовсе ввиду быстрого пересыхания водоемов и/или низкой численности амфибий. Продолжительность периода активности представляет собой разность дат последней встречи вида перед уходом на зимовку и первой его регистрации весной или зимой [14].

Температура воздуха в приземном слое (на высоте 0,2 м) и воды (на глубине 0,1–0,15 м) в биотопах амфибий измерялась электронным термометром фирмы EchoTerra (Германия) и/или ртутным термометром от психрометра Ассмана с точностью $\pm 0,2$ °С. Впрочем, в нашем исследовании мы концентрируемся не на фактических значениях температуры в местах нерестовых скоплений амфибий, а на показаниях метеопоста, характеризующих местный климат (мезоклимат) в целом. Климатические характеристики района исследований, значимые при изучении жизненных циклов амфибий, приводятся по данным Карадагского ландшафтно-экологического стационара (КЛЭС), расположенного у подножья юго-восточного склона хребта Беш-Таш в 1,2 км к северу – северо-востоку от верхней границы пос. Биостанция (44.928° с.ш., 35.208° в.д.; 130 м над уровнем моря). При сравнении десятилетних периодов (2003–2012 и 2013–2022 гг.) заметны существенные изменения климатических показателей, суть которых сводится к увеличению температур (особенно, зимних), уменьшению осадков холодного периода года и увеличению летних осадков (табл. 1).

Фотографии в данной работе сделаны автором.

Статистическая обработка данных производилась с использованием пакетов Microsoft Office Excel 97-2003 и Statistica 6.1. Для оценки силы и харак-

тера сопряженности фенологических явлений с климатическими показателями применялся корреляционный анализ [16]. Статистическая значимость отличий между выборками и коэффициентами корреляции тестировались с использованием критерия Стьюдента (t_{St}) [17].

Таблица 1

Климатические показатели Карадага
за последние два десятилетия ($lim.$; $X \pm S_x$)

Показатель	Все годы (2003–2022)	Периоды наблюдений	
		2003–2012	2013–2022
Безморозный период, сут	286–331	286–324	304–331
	$315 \pm 2,53$	$309 \pm 3,82$	$320 \pm 2,46$
Период вегетации, сут	178–224	178–224	202–223
	$211 \pm 2,90$	$208 \pm 5,42$	$213 \pm 2,10$
Среднегодовая температура, °С	10,9–13,6	10,9–13,5	12,5–13,6
	$12,7 \pm 0,17$	$12,3 \pm 0,27$	$13,1 \pm 0,13$
Температура самого холодного месяца (январь или февраль), °С	–3,8–4,1	–3,8–2,6	0,0–4,1
	$1,24 \pm 0,52$	$-0,01 \pm 0,81$	$2,48 \pm 0,37$
Годовая сумма осадков, мм	275–714	344–714	275–619
	$469 \pm 25,2$	$486 \pm 36,8$	$452 \pm 35,5$
Сумма осадков в виде снега, мм	5,4–100,7	14,6–100,7	5,4–63,0
	$47,9 \pm 2,92$	$61,6 \pm 9,48$	$34,2 \pm 6,64$
Средняя температура марта, °С	1,5–8,2	1,5–7,0	2,5–8,2
	$5,40 \pm 0,43$	$4,64 \pm 0,59$	$6,15 \pm 0,55$
Средняя температура июня, °С	18,0–24,6	18,0–23,0	20,0–24,6
	$21,5 \pm 0,35$	$21,0 \pm 0,54$	$22,0 \pm 0,41$
Сумма осадков июня, мм	2,7–212,3	2,7–130,7	3,4–212,3
	$63,2 \pm 12,8$	$40,8 \pm 12,0$	$85,5 \pm 21,0$
Осадки первого квартала года (I–III), мм	38,8–199,1	38,8–199,9	40,6–187,3
	$121 \pm 10,4$	$136 \pm 16,3$	$107 \pm 11,9$
Осадки второго квартала года (IV–VI), мм	40,6–270,8	46,5–173,8	40,6–270,8
	$120 \pm 13,5$	$102 \pm 11,9$	$137 \pm 23,5$
Осадки последнего квартала года (X–XII), мм	50,5–293,1	50,5–293,1	66,1–190,4
	$129 \pm 14,3$	$152 \pm 24,9$	$106 \pm 11,2$

Результаты и обсуждение

Состояние водоемов Карадага и динамика численности амфибий

Начало наших наблюдений пришлось на период максимального наполнения водоемов Карадага. Помимо упоминавшихся выше небольших водоемов в п. Биостанция, в заповеднике имеются и другие, обследованные нами с периодичностью 5–10 раз за год: 4 из них находятся на северо-восточном склоне горы Святая и у ее подножья на границе с пгт. Коктебель, еще один – в долине Беш-Таш, в 1 км на север от пгт. Курортное. Водоемы располагаются в различных типах ландшафтов на высотах 30–170 м над уровнем моря; крупнейшие из них (близ Коктебеля и Курортного) при максимальном наполнении имели площадь 0,3–2,2 га, глубину – 1,2–2,5 м. После засушливого периода 1998–2001 гг. наполнение всех водоемов Карадага, включая самые незначительные, давно не существовавшие, произошло вследствие сочетания нескольких факторов. По данным КЛЭС, в 2002 г. выпало 608,2 мм

осадков (превышение среднемноголетней нормы на 46 %); необычайно влажными были август, сентябрь и октябрь – за эти месяцы выпало 434,4 мм. Зимы 2002–2003 гг. и 2003–2004 гг. выдались исключительно снежными, при этом что летние месяцы 2003 и 2004 гг. характеризовались резко пониженными температурами. В конце 2003 – начале 2004 г. начался процесс подъема уровня грунтовых вод, продолжавшийся до 2007 г. (в последующий период их уровень в основном опускался). Таким образом, именно 2003 и 2004 гг. наиболее благоприятствовали размножению амфибий. Даже небольшие водоемы существовали на протяжении всего жаркого периода года (при этом их уровень достигал высоких отметок), тогда как крупнейшие – сохраняли проточность даже в середине лета. Процесс усыхания начался в 2005–2006 гг. С этого времени небольшие водоемы перестали наполняться весной или пересыхали в летнее время; период их существования сократился до нескольких недель – иногда лишь в ранневесеннее время. В дальнейшем усыхание прогрессировало, хотя в отдельные влажные периоды с большим количеством осадков (2010 и 2014 гг.) ситуация нормализовалась, но только на короткое время. В 2009–2011 гг. исчезли ручьи в долине Беш-Таш и верховьях Карадагской балки, берущие питание, соответственно, на горе Легенер (498 м над уровнем моря) и хребте Сюрю-Кая (507 м). После 2016 г. высохли даже крупнейшие водоемы Карадага. Как это ни парадоксально, ничтожных размеров искусственные водоемы п. Биостанция сохраняли функцию нерестилищ амфибий дольше прочих (особенно бассейн, который в 2012–2015 гг. изредка наполнялся человеком), однако после 2017 г. и они перестали удерживать влагу дольше нескольких дней, хотя амфибии продолжали в них нереститься в короткие периоды (кладки при этом погибали). К 2023 г. в заповеднике, по существу, сохранился единственный небольшой (0,05 га) водоем на северо-восточном склоне горы Святая, где происходит размножение всех видов амфибий Карадага.

По оценкам 2009 г., общая численность половозрелого контингента популяций каждого из фоновых видов амфибий в Карадагском заповеднике составляла порядка 1000 особей [5]. В крупнейшем водоеме Биостанции в апреле – мае 2003 и 2004 гг. на нересте одновременно наблюдали до 40–50 особей *B. viridis* и до 53–70 – *H. orientalis*. По нашим подсчетам, в течение сезона водоем посещало не менее 200 взрослых жаб. Суровая малоснежная зима 2005–2006 гг., когда температура падала до минус 24 °С, не оказала заметного влияния на численность амфибий. В ночь с 21.03 на 22.03.2006 в этом водоеме находилось до 100 взрослых жаб и 150 квакш.

Встречаемость *B. viridis* в п. Биостанция резко снизилась в конце лета и осенью 2010 г. В течение 2011 г. здесь были встречены немногочисленные особи вида (всего 12), а его размножение не происходило. Причины депрессии численности *B. viridis*, затронувшей в основном юго-западные склоны заповедника, остались невыясненными. Однако этому событию предшествовали аномально обильные осадки 2010 г. – 714,5 мм за год (абсолютный максимум за столетие наблюдений). При этом 2010 г. выделялся жарким летом и очень теплыми погодными условиями поздней осени. Среднегодовая температура воздуха на КЛЭС составила 13,5 °С. Предположительно, падение численности *B. viridis* могло быть обусловлено эпизоотией, вспышка которой произошла на фоне высоких температур и повышенной влажности почвы, хотя под-

твердить либо опровергнуть данное предположение в настоящее время не представляется возможным. Не исключено, что на других участках заповедника гибель жаб началась несколькими годами ранее. Так, в апреле 2005 г. в большом водоеме на границе с пгт. Коктебель наблюдали мертвых взрослых жаб (до 4 экз./100 м береговой линии) без видимых повреждений.

Засуха 2011–2013 гг. усугубила угнетенность популяции зеленой жабы вследствие низкого успеха размножения. Нельзя исключать и возможность миграции части популяции п. Биостанция на более обводненные территории – в пойму реки Отузка к западу от Карадага. К этому же периоду относится заметное снижение численности квакши. Некоторое увеличение встречаемости обоих видов было отмечено в 2014 г. после обильных осадков в начале лета (в июне выпало 4,4 среднемесячных нормы), но количество встреч (50–100 особей за год) далеко не достигало прежних величин. Новая засуха, начавшаяся в 2016 г., привела к дальнейшему сокращению численности. По оценкам 2016 и 2017 гг., в п. Биостанция обитало не более 30 взрослых особей каждого из видов амфибий. В 2018 – 2022 гг. здесь встречалось от 9 до 11 особей зеленой жабы за год, в 2023 г. найдено всего 6 особей. Следует отметить, что депрессия численности *B. viridis* не затронула большую часть Судакско-Карадагского низкогорья, вид продолжает оставаться обычным в антропогенных и естественных ландшафтах Отузской и Коктебельской долин и всюду на территории городского округа Судак, где имеются крупные водоемы. В то же время встречаемость *H. orientalis* снизилась, по-видимому, повсеместно, о чем можно судить, в частности, по отсутствию в последнее десятилетие наблюдений массового выхода сеголеток в Отузской долине.

Рамки сезонной активности и сроки размножения

Первые встречи *B. viridis* относятся к периоду со 2 января по 23 апреля, средняя дата – 7 марта. В 24 % случаев первая находка вида пришлась на январь, в 9 % – на февраль, 38 % – на март, 29 % – на апрель ($n = 21$), однако необходимо отметить, что большинство первых регистраций вида в апреле (5 из 6) относится к периоду низкой численности (после 2011 г.). Вероятно, активность начиналась в более ранние сроки, так как даже после экстремальной зимы 2005–2006 гг. первая встреча жабы произошла 15.03. В зимний период жабы обычно наблюдались при температуре воздуха выше 10 °С. Особи, обнаруженные на поверхности на рассвете, при 3–5 °С были малоподвижными и могли находиться в состоянии полуоцепенения. Начало весенней фазы размножения отмечено в период с 28 февраля до 19 мая (средняя – 6 апреля), ее окончание – 5 апреля – 21 мая (средняя – 2 мая). Начало нереста в 5 % случаев приходилось на февраль, в 45 % – март, 35 % – апрель, 15 % – май ($n = 20$), его завершение (в тех случаях, когда его удалось отследить) – на апрель (33 %) или май (67 %) ($n = 15$). Вторая фаза нереста, наблюдавшаяся в течение 11 сезонов (52 % случаев), начиналась 13 мая – 10 июля (средняя – 6 июня); завершалась 22 мая – 14 июля (средняя – 26 июня). «Летний» период икрометания (рис. 2,а) начинался в мае (55 %), реже в июне (27 %) или июле (18 %), его окончание относится к июлю (64 %), реже к маю или июню (по 18 %; $n = 11$). Пение самцов и пары жаб в амплексусе изредка наблюдались в августе (08.08.2002, 04.08 и 20.08.2012), в том числе на суше во время дождя. Однако кладки жаб в августе не были найдены, поэтому нет полной уверенности в том, что наблюдавшееся брачное поведение завершалось нере-

стом. Уход на зимовку происходил в период с 26 октября по 30 декабря, средняя дата – 2 декабря. Завершение активности в 9 % случаев пришлось на октябрь, в 24 % – ноябрь, 67 % – декабрь ($n = 21$).

За все годы кладки *B. viridis* наблюдались с первых чисел марта и до начала второй декады июля. Появление личинок отмечено с последних чисел марта (обычно не ранее середины апреля) до середины июля. Выход сеголеток растянут на четыре месяца: с конца мая до конца сентября.

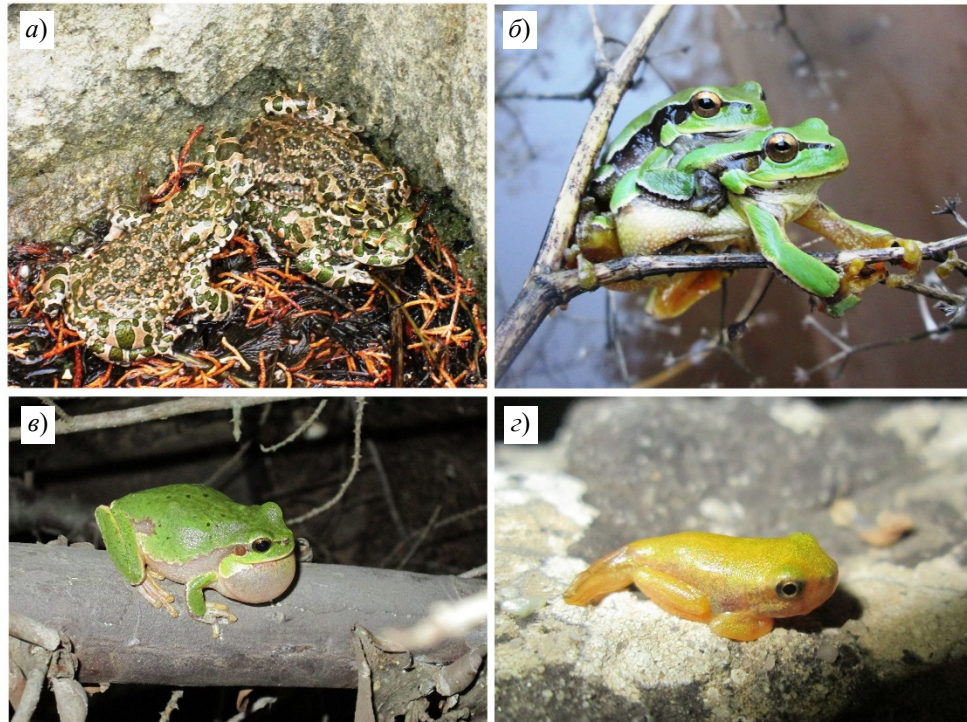


Рис. 2. Некоторые аспекты репродуктивной биологии бесхвостых амфибий Карадага: а – амplexус у *Bufo viridis*, 02.07.2016; б – пара *Hyla orientalis* в амplexусе, 14.05.2016; в – вокализирующий самец *H. orientalis*, 17.06.2016; г – сеголетка *H. orientalis*, 03.08.2016

Первые регистрации *H. orientalis* в п. Биостанция приходятся на период 4 февраля – 14 апреля, средняя дата – 26 марта. В 10 % случаев начало активности относилось к февралю, 57 % – к марту, 33 % – к апрелю ($n = 21$). Первая фаза размножения (рис. 2,б) начиналась 8 марта – 2 мая (средняя – 6 апреля), завершалась 10 апреля – 18 мая (средняя – 5 мая). Начало весеннего нереста с равной частотой регистрировалось в марте и апреле (по 47 %), редко в мае (6 %; $n = 17$). Окончание весеннего нереста обычно приходилось на май (83 %), реже на апрель (17 %; $n = 12$). Вторая фаза икрометания, наблюдавшаяся в течение 10 сезонов из 21, т.е. в 48 % случаев, начиналась 23 мая – 6 июля (средняя – 11 июня), завершалась – 31 мая – 9 июля (средняя – 17 июня). В половине случаев ее начало приходилось на июнь, в 30 % – на май, 20 % – на июль ($n = 10$). Завершение периода размножения, как правило, также относится к июню (70 % случаев), реже к июлю (20 %) или маю (10 %; $n = 10$). Дата последней встречи вида – 27 сентября – 2 декабря, сред-

няя – 28 октября. Последняя встреча имела место в сентябре (10 % случаев), октябре (40 %), ноябре (45 %), декабре (5 %; $n = 20$). Отметим, что из-за скрытного образа жизни вне периода размножения сроки ухода квакши на зимовку могут быть определены лишь ориентировочно. Об этом свидетельствуют находки активных особей на 9–10 дней позже, чем в заповеднике, в пунктах ареала с более холодным климатом (26.11.2005 в г. Феодосия и 25.11.2013 в г. Старый Крым). Обычно же об активности квакши в осеннее время можно судить лишь по крикам самцов. В 85 % случаев даты окончания вокализации и последней встречи совпали, хотя иногда уход на зимовку отмечали примерно на 2–3 недели (до 23 дней) позже последней регистрации крика. Несомненно, активность продолжается некоторое время и после завершения вокализации.

Специально остановимся на сроках вокализации *H. orientalis* (рис. 2,б). В 95 % случаев ($n = 21$) даты начала активности и первой регистрации крика совпадали или отличались не более, чем на сутки. Первая регистрация крика самца приходилась на период с 4 февраля до 14 апреля, средняя – 27 марта (всего на один день позже средней даты начала активности). Однако в отдельные годы первую встречу и начало вокализации разделял значительный временной интервал. Так, в 2004 г. с момента первой встречи вида (29.02) до начала вокализации прошло 16 суток. Через некоторое время после завершения размножения, редко одновременно с этим периодом, самцы перестают издавать крики, причем сроки окончания весенне-летней фазы вокализации значительно варьируют от года к году. В 2013–2023 гг. эта дата располагалась между 5 июня и 18 августа, средняя – 10 июля. Обычно квакши замолкали в июле (64 % случаев), реже в июне (27 %) или августе (9 %). Возобновление акустической активности («осенняя» фаза вокализации) отмечено с 10 августа до 3 октября, средняя – 6 сентября. Начало этого периода обычно относится к августу или сентябрю (по 45,5 %), реже к октябрю – 9 % ($n = 11$). Продолжительность «периода молчания» между сезонными фазами акустической активности очень вариабельна и составляет 28–120 дней, в среднем $58 \pm 7,82$ ($n = 11$). Дольше всего (5 июня – 3 октября) этот период длился в 2015 г., когда сентябрь выдался самым теплым за все годы (22,2 °C) и крайне сухим (3,9 мм осадков). Последний крик квакши слышали в период между 27 сентября и 28 ноября, средняя – 25 октября. Вокализация обычно завершается в октябре или ноябре (соответственно, в 48 % и 42,5 % случаев), редко (9,5 %) в сентябре ($n = 21$); общая продолжительность осенней фазы акустической активности самцов варьирует от 13 дней (в 2015 г.) до 73 (в 2021 г.), в среднем $43 \pm 6,49$. Осенью крики квакш слышны в самое теплое время суток при ясном небе или переменной облачности. Обычно имеет место непродолжительная вокализация одиночных особей, индуцированная внешними акустическими стимулами (порывы ветра, техногенные шумы и т.п.), реже – «переключки» немногих самцов. «Концертов» десятков самцов, подобных весенним и летним, в это время года не бывает.

Первые кладки квакши на Карадаге наблюдали в третьей декаде марта, первые личинки найдены во второй – третьей декадах апреля. Выход сеголеток (рис. 2,в) растянут почти на три месяца: со второй декады июня до середины сентября.

Сравнение сроков фаз жизненного цикла двух видов амфибий выявило определенные отличия между ними по ряду показателей (табл. 2). У *B. viridis*

активность начиналась в среднем на 19 сут раньше, а завершалась в среднем на 35 сут позже, чем у *H. orientalis*. Соответственно, длина периода активности у жабы в среднем на 55 сут больше, чем у квакши. Перечисленные отличия статистически значимы, в двух случаях – высоко достоверны (табл. 2). Общая длина периода размножения у *B. viridis* в среднем на 15 сут больше, чем у *H. orientalis* (отличия статистически значимы). В то же время даты начала и завершения весеннего нереста и его продолжительность у обоих видов совпадают или отличаются незначительно – всего на 1–3 дня. Временные рамки «летнего» нереста у квакши несколько уже, чем у жабы, а его продолжительность в среднем 2,7 раза меньше, однако различия недостоверны.

Таблица 2

Сроки феноявлений (lim , $X \pm S_x$, n) в популяциях двух видов амфибий п. Биостанция в 2002–2023 гг.

Показатель	<i>Bufotes viridis</i>	<i>Hyla orientalis</i>	t_{st}
Дата первой встречи, день	2–113 $66 \pm 7,07$ (21)	35–104 $85 \pm 3,54$ (21)	2,40 $P = 0,021116$
Начало первой (весенней) фазы нереста, день	59–140 $96 \pm 5,00$ (20)	68–122 $96 \pm 3,57$ (17)	0,0 $P = 1,00$
Окончание первой (весенней) фазы нереста, день	95–141 $122 \pm 3,43$ (15)	100–139 $125 \pm 2,84$ (12)	0,67 $P = 0,506951$
Продолжительность первой фазы нереста, сут.	3–61 $30 \pm 4,94$ (15)	12–48 $31 \pm 3,26$ (12)	0,17 $P = 0,867248$
Начало второй («летней») фазы нереста, день	133–191 $157 \pm 5,82$ (11)	143–187 $162 \pm 4,79$ (10)	0,66 $P = 0,515522$
Окончание второй («летней») фазы нереста, день	142–195 $177 \pm 5,93$ (11)	151–190 $168 \pm 4,63$ (10)	1,20 $P = 0,247114$
Общая продолжительность второй фазы нереста, сут	1–57 $19 \pm 6,42$ (11)	1–22 $7 \pm 2,27$ (10)	1,76 $P = 0,095001$
Общая продолжительность периода размножения, сут	5–65 $39 \pm 4,48$ (17)	1–53 $24 \pm 4,03$ (18)	2,49 $P = 0,016398$
Дата последней встречи, день	300–364 $336 \pm 3,58$ (21)	270–336 $301 \pm 4,33$ (20)	6,23 $P = 0,0$
Длина периода активности, сут	195–341 $272 \pm 9,18$ (20)	171–273 $217 \pm 6,61$ (20)	4,86 $P = 0,000022$

Даты первой встречи *B. viridis* и *H. orientalis* положительно скоррелированы: $r = 0,47$; $P < 0,05$; $n = 21$. То же касается начала ($r = 0,59$; $P < 0,05$; $n = 17$) и окончания весеннего нереста ($r = 0,73$; $P < 0,05$; $n = 11$). Статистически значимая связь между этими датами подчеркивает сопряженность феноявлений и климатических особенностей местности.

Температурные рамки феноявлений

Сравнение температурных параметров основных фаз жизненного цикла обнаруживает некоторые отличия между видами (табл. 3). Первое появление на поверхности *B. viridis* происходило при несколько более высоких (на 0,7 °C в среднем) среднесуточных температурах воздуха по сравнению с *H. orientalis*. Однако последняя уходит на зимовку при значительно более высокой (в среднем на 4,3 °C) температуре, чем жаба (отличия высоко достоверны). Температуры во время начала весеннего нереста и окончания «летне-

го» у квакши ниже, чем у жабы (соответственно, на 0,3° и на 1 °С), а в день окончания весеннего нереста, напротив, выше (в среднем на 1,7 °С).

Таблица 3

Температурные рамки фенологических явлений (*lim*, $X \pm S_x$, *n*) в популяциях двух видов амфибий, по данным КЛЭС

Показатель	<i>Bufo viridis</i>	<i>Hyla orientalis</i>	t_{st} <i>P</i>
Среднесуточная температура в день первой встречи, °С	1,6–14,0 8,58 ± 0,63 (21)	1,5–14,0 7,90 ± 0,80 (21)	0,64 <i>P</i> = 0,527294
Среднесуточная температура в день начала весеннего нереста, °С	1,5–17,2 9,98 ± 0,90 (20)	3,3–19,4 9,66 ± 1,03 (17)	0,23 <i>P</i> = 0,816426
Среднесуточная температура в день окончания весеннего нереста, °С	7,4–17,4 13,1 ± 0,70 (15)	11,1–20,1 14,8 ± 0,69 (12)	1,73 <i>P</i> = 0,096550
Среднесуточная температура в день начала «летнего» нереста, °С	16,4–24,4 19,2 ± 0,75 (11)	16,7–23,3 19,5 ± 0,80 (9)	0,27 <i>P</i> = 0,787706
Среднесуточная температура в день окончания «летнего» нереста, °С	17,2–27,3 22,0 ± 0,86 (11)	17,5–26,3 21,0 ± 1,04 (9)	0,74 <i>P</i> = 0,468803
Среднесуточная температура в день последней встречи, °С	0,7–13,8 8,96 ± 0,76 (21)	5,1–19,2 13,3 ± 0,92 (20)	3,64 <i>P</i> = 0,000816

Суточный минимум температуры воздуха в дни первой встречи и начала нереста может быть ниже нуля у обоих видов: минус 1,4, минус 1 °С. В день начала преднерестовой миграции жаб регистрировали даже минимальную температуру минус 2,9 °С (среднесуточная – минус 0,2–11,2 °С; в среднем 6,72 ± 0,88; *n* = 12). Наименьший суточный минимум в день последней встречи жабы – 0 °С, квакши – 2 °С.

«Летняя» фаза размножения *B. viridis* и *H. orientalis* всегда бывает приурочена ко времени выпадения обильных осадков и, как правило, начинается на фоне снижения температуры воздуха. Например, после выпадения 97 мм осадков 21.06 и 22.06.2014 в последующие три дня суточный минимум температуры воздуха на КЛЭС снизился до 13,3–13,7 °С, среднесуточные значения – до 18,4–19,5 °С. В этот период начался нерест жабы и квакши, и была отмечена массовая вокализация чесночниц в водоемах – исключительный случай для этого вида, размножение у которого в юго-восточном Крыму в норме завершается не позже второй декады мая. Минимальная температура воздуха в день начала «летнего» нереста жабы и квакши составляла 11,3 °С, максимальная – 29,4 (квакша) и 30,1 °С (жаба). Завершение «летнего» нереста жабы наблюдали при наименьшем суточном минимуме 11,5°, квакши – 12,3 °С, в то время как максимальная температура воздуха в этот период могла достигать 30,5 °С (квакша) и даже 31,3° (жаба).

По наблюдениям в природе, в годы с хорошим наполнением водоемов ранней весной начало икрометания *B. viridis* отмечалось при температуре воздуха 4,4–9,3 °С, воды – 5,5–11 °С. После появления жабы в водоемах случаются возвраты холодов, иногда морозов до минус 5 °С. В день начала нереста отмечалось выпадение снега. В 2004 г. начало икрометания наблюдали

28 февраля – на следующий день после того, как с поверхности водоема сошел лед (в воде все еще плавали крупные куски льда). В конце мая – июле пары жаб в амплексусе наблюдались в водоемах или на суше у уреза воды при температуре воздуха 16–29,1 °С, воды – 16,2–26,1 °С, субстрата – до 32,4 °С (как в светлое, так и в темное время суток).

В марте – начале апреля *H. orientalis* в массе концентрировались в водоемах при температуре воздуха 4,7–10,5 °С (в одном случае 3,2°), воды – 7–12,3 °С, что сопровождалось мощными «хорами» самцов. Во время начала периода размножения случаются заморозки, иногда поверхность нерестовых водоемов за ночь покрывается у берега тонким льдом.

В конце весны и летом в мелководных водоемах, расположенных в открытой местности, развитие личинок обоих видов происходит при температуре воды 26–28 °С ночью и до 29–33,5° в дневные часы. 02.08.2014 сеголетки жабы и квакши наблюдались в массе на берегу водоема при температуре воздуха в приземном слое 32,2 °С, слегка влажного субстрата – 33 °С.

В июне – сентябре вокализация квакши отмечена при температуре воздуха на высоте 1,5 м до 30,6 °С. В самые жаркие дневные часы голоса этих амфибий иногда можно слышать одновременно с криками цикад *Lyristes plebejus* (Scopoli, 1763).

Связь фаз жизненного цикла с климатическими характеристиками

Для ряда фенологических явлений выявлена их корреляция с климатическими параметрами на статистически значимом уровне (табл. 4). Прежде всего, обращает на себя внимание сильная ($|r| > 0,7$) положительная корреляция между продолжительностью весенней фазы нереста обоих видов амфибий и суммой осадков первого квартала года (статистически значима при $P < 0,001$). Только для *H. orientalis* найдена сильная положительная связь длины летней фазы нереста с суммой осадков июня и второго квартала года в целом (в последнем случае $P < 0,001$; табл. 4).

Сумма осадков (мм) в виде снега за холодный период текущего года и ноябрь – декабрь предыдущего демонстрирует умеренную силу связи ($0,31 < |r| < 0,7$) с датой начала весеннего размножения *B. viridis* ($r = -0,37$; $n = 20$), но не *H. orientalis* ($r = 0,08$; $n = 17$). Связь общей продолжительности периода размножения с этим параметром, напротив, лучше выражена у квакши ($r = 0,44$; $n = 17$), чем у жабы ($r = 0,28$; $n = 17$). Длина интервала между фазами нереста отрицательно коррелирует с суммой осадков второго квартала года как у жабы ($r = -0,45$; $n = 9$), так и у квакши ($r = -0,39$; $n = 5$). Однако во всех этих случаях связь не является статически значимой.

Среди климатических параметров, сопряженных с фазами жизненного цикла амфибий, в условиях теплого климата по уровню значимости на первый план выходит количество осадков в определенные периоды года, поскольку от их объема зависит наполнение нерестовых водоемов. Температурные показатели, по-видимому, имеют второстепенное значение – их связь со сроками феноявлений обычно слаба. Для *B. viridis* и *H. orientalis*, соответственно, коэффициент корреляции между среднегодовой температурой и длиной периода активности равен 0,10 ($n = 20$) и 0,01 ($n = 20$), среднегодовой температурой и продолжительностью периода размножения – $-0,04$ ($n = 17$) и $-0,37$ ($n = 17$), температурой самого холодного месяца и датой первой встре-

чи – $-0,25$ ($n = 20$) и $-0,09$ ($n = 20$), среднемесячной температурой июня и продолжительностью «летнего» нереста – $-0,01$ ($n = 11$) и $-0,13$ ($n = 9$). У жабы (но не у квакши) найдена умеренная положительная корреляция длины периода активности с годовой суммой осадков ($r = 0,39$; $n = 20$) и длиной безморозного периода ($r = 0,38$; $n = 20$), у квакши (но не у жабы) – с длиной периода вегетации ($r = 0,37$; $n = 20$). Однако связь статистически незначима.

Таблица 4

Корреляция (r) сроков фенологических явлений в популяциях двух видов амфибий и климатических параметров Карадагского заповедника: римские цифры обозначают порядковые номера месяцев года; * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$

Фенологическое явление и климатический параметр	<i>Bufo viridis</i>	<i>Hyla orientalis</i>
Дата первой встречи		
Сумма осадков первого квартала года (I – III), мм	$-0,53^*$ ($n = 20$)	$-0,32$ ($n = 20$)
Дата начала первой (весенней) фазы размножения		
Сумма осадков первого квартала года (I – III), мм	$-0,59^{**}$ ($n = 20$)	$-0,40$ ($n = 17$)
Сумма осадков четвертого квартала предшествующего года (X – XII), мм	$-0,45^*$ ($n = 20$)	$-0,57^*$ ($n = 18$)
Продолжительность первой (весенней) фазы нереста		
Сумма осадков первого квартала года (I – III), мм	$0,78^{***}$ ($n = 15$)	$0,75^{**}$ ($n = 12$)
Продолжительность второй («летней») фазы нереста		
Сумма осадков второго квартала года (IV – VI), мм	$0,55$ ($n = 11$)	$0,81^{**}$ ($n = 9$)
Сумма осадков в июне, мм	$0,69^*$ ($n = 11$)	$0,73^*$ ($n = 9$)
Общая продолжительность периода размножения, сут.		
Сумма осадков первого квартала года (I – III), мм	$0,49^*$ ($n = 17$)	$0,56^*$ ($n = 17$)
Сумма осадков первого полугодия (I – VI), мм	$0,37$ ($n = 17$)	$0,59^*$ ($n = 17$)

Сроки завершения весенне-летней фазы вокализации восточной квакши положительно коррелируют с суммой осадков третьего квартала года ($r = 0,55$), начало осенней фазы вокализации – с суммой осадков в августе ($r = -0,36$; по 10 парам значений в обоих случаях). Отличия не являются статистически значимыми.

Влияние динамики климатических показателей на сроки феноявлений

Сравнение сроков феноявлений в десятилетние периоды (2003–2012 и 2013–2022 гг.) показывает их существенный сдвиг (табл. 5). Дата первой встречи у обоих видов сместилась на более позднее время: у *B. viridis* – на 24 дня в среднем (с 21 февраля на 17 марта), у *H. orientalis* – только на 5 дней (с 23 марта на 28 марта). Интервал между первой встречей и началом нереста у жабы почти не изменился, тогда как у квакши он увеличился в 4,2 раза. В 2013–2022 гг. весенний нерест начинался позже, чем в 2003–2012 гг.:

у жабы – в среднем на 26 дней (средняя дата сместилась с 24 марта на 19 апреля), у квакши – на 19 (сдвиг с 28 марта на 16 апреля). Однако, дата его окончания сместилась незначительно – на 2–3 дня у обоих видов (с 30 апреля на 2 мая у жабы и с 4 мая на 7 мая у квакши). Продолжительность весеннего нереста у жабы сократилась в 2,1 раза, у квакши – в 1,4 раза. Начало второй фазы нереста у жабы сместилось с 24 июня на 26 мая (на 29 дней), окончание – с 8 июля на 18 июня (на 20 дней); ее продолжительность возросла в 1,4 раза, а интервал между фазами нереста уменьшился в 2,2 раза. Для квакши такие данные отсутствуют, так как ее летний нерест не регистрировался до 2012 г. (в 2013–2022 гг. средняя дата начала этого явления – 14 июня, его завершения – 21 июня). Общая длина периода размножения уменьшилась у обоих видов: у жабы на 8 дней (в 1,2 раза), у квакши – на 18 (вдвое!). Последняя встреча у жабы сместилась на более позднее время (с 28 ноября на 4 декабря – на 6 дней), а у квакши, напротив, на более раннее (с 5 ноября на 21 октября – на 15 дней). Продолжительность активного периода уменьшилась в среднем на 16 дней у жабы и на 19 – у квакши.

Таблица 5

Сравнение сроков фаз жизненного цикла двух фоновых видов амфибий Карадагского природного заповедника в различные периоды ($lim, X \pm S_x, n$)

Параметр	<i>Bufo viridis</i>		<i>Hyla orientalis</i>	
	2003–2012	2013–2022	2003–2012	2013–2022
Первая встреча, день	2–105 52 ± 11,4 (10)	35–113 76 ± 7,85 (10)	60–104 82 ± 3,80 (10)	35–104 87 ± 6,29 (10)
Интервал от первой встречи до нереста, сут	0–80 32 ± 10,0 (10)	0–85 33 ± 11,0 (10)	0–20 5 ± 2,21 (9)	0–65 21 ± 7,80 (8)
Начало весеннего нереста, день	59–105 83 ± 4,78 (10)	82–140 109 ± 6,62 (10)	68–104 87 ± 3,43 (9)	88–122 106 ± 4,36 (8)
Окончание весеннего нереста, день	95–135 120 ± 3,92 (9)	102–141 122 ± 6,74 (6)	100–130 124 ± 4,05 (7)	115–139 127 ± 4,10 (5)
Продолжительность весеннего нереста, сут	6–61 37 ± 6,54 (9)	3–39 18 ± 5,01 (6)	20–48 35 ± 3,59 (7)	12–37 25 ± 5,20 (5)
Начало «летнего» нереста, день	151–191 175 ± 8,73 (4)	133–161 146 ± 3,63 (7)	152 (1)	148–187 165 ± 5,23 (8)
Окончание «летнего» нереста, день	184–195 189 ± 2,68 (4)	142–190 169 ± 7,07 (7)	156 (1)	155–190 172 ± 4,97 (8)
Продолжительность «летнего» нереста, сут	1–44 16 ± 10,5 (4)	1–57 23 ± 8,39 (7)	4 (1)	1–22 7 ± 2,85 (8)
Интервал между фазами нереста, сут	40–96 63 ± 12,2 (4)	9–61 29 ± 11,2 (4)	22 (1)	9–68 32 ± 12,7 (4)
Длина периода размножения, сут	16–61 42 ± 5,32 (9)	5–65 34 ± 7,40 (8)	20–48 36 ± 3,38 (7)	1–53 18 ± 5,63 (10)
Дата последней встречи, день	300–357 332 ± 6,07 (10)	315–364 338 ± 4,60 (10)	270–336 309 ± 6,37 (10)	272–319 294 ± 5,20 (10)
Длина периода активности, сут	195–341 279 ± 15,6 (10)	211–302 262 ± 9,60 (10)	180–269 227 ± 8,65 (10)	171–273 208 ± 9,42 (10)

Не вызывает сомнения, что существенный сдвиг сроков большинства феноявлений напрямую связан с погодными условиями последнего десятилетия (см. табл. 1), сочетание которых привело к деградации нерестовых водоемов амфибий, смещению размножения на конец весны и первую половину лета и увеличению продолжительности второй фазы нереста.

Обсуждение

Полученные нами данные о сроках фаз жизненного цикла амфибий Карадага в целом близки к уже известным [1, 12, 13]. В числе отличий укажем на редкость встреч зеленой жабы в зимнее время до 2000 г. (единственная находка – 14.02.1981; дата последней встречи – 13.11.1998) и более поздние сроки начала икрометания (первый «концерт» самцов – 17.03.1981, самая ранняя кладка – 10 апреля). В очень холодном 1980 г. кладки жаб находили до первой декады июля. Самая ранняя и самая поздняя встречи квакши отмечены в 1998 г.: 9 марта и 2 ноября; первая регистрация крика самца – 23.03.1982; пик нереста отмечен в мае – середине июня; последний летний крик самца слышали 06.07.1980, последний осенний – 02.11.1998. К сожалению, фрагментарность этих наблюдений не позволяет оценить подлинный масштаб сдвигов феноявлений за четыре десятилетия.

В период наших исследований жабы встречены на поверхности во все зимние месяцы. По данным всех лет, их находки отсутствовали лишь в очень коротком интервале – 31 декабря и 1 января (и явно по случайным причинам). Таким образом, можно говорить о потенциальной круглогодичной активности вида. Находки активных квакш во все годы отсутствовали на протяжении 62 дней – с 3 декабря до 3 февраля. Вероятно, зимняя спячка является обязательным условием жизненного цикла *H. orientalis*. Для сравнения (см. табл. 2), в среднегорье Дагестана средняя продолжительность периода активности *B. v. sitibundus* (Pallas, 1769) составляет 240 дней (на 32 дня меньше, чем на Карадаге), восточной квакши – 236 дней (на 19 дней больше, чем на Карадаге) [18]. Впрочем, сложность оценки и интерпретации продолжительности периодов активности и гибернации является очевидной [14].

Виды комплекса *Bufo* (*viridis*), обитающие в Средиземноморье, юго-восточной и центральной Европе, известны своей высокой экологической пластичностью и вариабельностью сроков размножения. В норме период размножения зеленой жабы длится с марта – апреля (чаще) до середины мая – июня (т.е. около 3 месяцев), хотя в западной Румынии и Чехии нерест отмечали вплоть до середины августа [19–21]. На севере Греции размножение *B. viridis* начинается в феврале – марте и завершается в июле (крайние даты: 15 февраля – 5 июля) [22]. Недавно получены первые данные о размножении в июле *B. v. sitibundus* в Израиле [23]. Однако особенно гибки рамки репродуктивного периода на юге Средиземноморской зоны (Тунис, Сицилия). Так, у *B. boulengeri* (Lataste, 1879) нерест возможен с конца января до октября, а продолжительность периода размножения отдельных популяций достигает 7–9 месяцев [24, 25].

Жабы Крымского полуострова в силу своеобразия климатических условий региона демонстрируют, в известной мере, переходный паттерн размножения, сочетающий в себе черты, характерные для жарких аридных областей (Средиземноморье) и Средней Европы – региона с более стабильными

условиями увлажнения. На Карадаге, как и в Крыму в целом, период размножения *B. viridis* растянут на 4,5 месяца: с конца февраля – начала марта до середины июля [4]. Кроме того, мы не можем исключать возможность размножения в начале августа (что пока не подтверждено наблюдениями). Отметим, что на юге Крыма трели одиночных самцов иногда слышны вплоть до поздней осени (например, 12.11.2005 в вечернее время на болотце в Херсонесском городище, г. Севастополь).

У близкородственного вида *H. arborea* (Linnaeus, 1758) в Греции репродуктивный период длится с конца февраля – начала марта до конца июня – начала июля (крайние даты: 26 февраля – 5 июля), тогда как в Центральной Европе его продолжительность обычно меньше – с апреля до конца июля [19; 22]. В Дагестане икрометание у *H. orientalis* отмечено с 8–15 апреля до 17–29 мая [18]. Как и в случае с *B. viridis*, наблюдения на Карадаге демонстрируют промежуточную картину: период размножения квакш начинается здесь несколько позже, чем в Средиземноморье (в начале марта), но завершается в те же сроки. Указывалось, что на Северо-Западном Кавказе *H. orientalis* размножается с апреля по октябрь [26]. Неясно, однако, на чем основываются эти данные – на наблюдениях кладок или личинок.

Существенный сдвиг фенодат в последнее десятилетие в сравнении с предшествующим (см. табл. 5) отвечает общему направлению климатических изменений (см. табл. 1). Основные тренды первой четверти XXI века в Карадагском заповеднике: уменьшение количества осадков холодного периода года, снижение повторяемости снежных зим, увеличение доли летних осадков (за счет возросшего поступления влаги за один дождь, так как число дождливых дней, напротив, сократилось), катастрофическое падение уровня грунтовых вод [8, 9]. Очевидна прямая связь этих параметров как с наполнением нерестовых водоемов, так и с динамикой растительного покрова. Так, в 2013–2018 гг. на КЛЭС произошел массовый (на 95–100 %) отпад мезофильных видов дендрофлоры: в частности, ясеня, вяза, терна, боярышника (на фоне более длительного процесса замещения степей Карадага ксерофильными восточносредиземноморскими элементами: держидеревом, грабинником, фисташкой) [9]. В условиях нормального увлажнения пик весеннего нереста амфибий приходится на апрель – самый сухой месяц года (средне-многолетняя сумма осадков – 25,5 мм). Наполнение естественных или полуприродных водоемов в этот период определяется не столько текущими величинами поверхностного стока, сколько поступлением влаги в холодный период года, особенно при снеготаянии, и уровнем грунтовых вод. В засушливые периоды большинство водоемов весной не наполняется, и сроки размножения начинают зависеть от осадков поздней весны и начала лета. «Летняя» фаза нереста непродолжительна и иногда длится всего несколько дней. Однако при сочетании засушливых условий весны и очень дождливого лета «летний» нерест может затягиваться на срок до 8 недель у жабы и 3 недель у квакши, распадаясь на несколько периодов, приуроченных строго к мощным ливням. Наименьший интервал между первой и второй фазами размножения (9 дней у обоих видов) отмечен в 2016 г. – год с сухой ранней весной и аномально влажными маем и началом лета. В марте и апреле 2016 г. выпало всего 31,8 мм осадков, тогда как в мае – максимальное количество за все время наблюдений (122,1 мм), плюс еще 138,2 мм в июне. В годы с аномально сухими веснами «летняя» фаза нереста *de facto* может быть первой за

год – как, например, у *B. viridis* в 2013 и 2014 гг., когда сумма осадков за всю весну составила 33,7 и 38 мм соответственно, но за июнь – 146,2 и 212,3 мм. У *H. orientalis* весеннего нереста не было в 2020 г. – в год с наименьшим за период наблюдений количеством осадков (275 мм) и очень сухой весной (34,8 мм за 3 месяца). Таким образом, в засушливые годы «летний» нерест, связанный с выпадением ливневых осадков, отчасти компенсирует малую продолжительность или отсутствие весеннего размножения.

Амфибии, успех размножения которых зависит от степени увлажнения и наполнения нерестовых водоемов, весьма чувствительны по отношению к изменениям климата. У ряда видов умеренного пояса отмечен сдвиг размножения на более ранние сроки в связи с ростом температур весны [14, 21]. На Карадаге отмечена противоположная тенденция – нерест сместился на более позднее время. Это явление оценивается как негативное – прежде всего ввиду крайне низкого успеха размножения в жаркий период года. Интенсивность летнего нереста всегда существенно ниже в сравнении с весенним, и такого обилия жаб в водоемах, как в начале весны, не наблюдается. Например, в июле 2003 г. и июне 2014 г. в пруду в долине Карадагского ручья наблюдали до 10–15 жаб. Обычно же количество жаб было еще меньше – в лучшем случае удавалось встретить несколько пар в амплексусе в течение летнего периода. Количество сеголетов, выходящих из искусственных водоемов, исчисляется сотнями или даже десятками особей (против тысяч в природных водоемах). Весьма обычны заморы личинок. В 2017 г. ни одна из личинок в бассейне не прошла метаморфоз, а в последующие годы этот водоем более не наполнялся. Отмечался стазис развития личинок в искусственных водоемах: например, у *B. viridis* длительность периода развития может возрастать до 96–108 сут против 35–45 в норме, несмотря на высокие температуры. Предположительно, на темпы развития оказывает влияние чрезмерно высокая плотность личинок при дефиците пищи. Часто наблюдалось поедание личинками амфибий утонувших в воде крупных насекомых, а иногда и каннибализм. Некоторая часть личинок обоих видов из летних кладок не успевает пройти метаморфоз до конца сентября и погибает на фоне снижения температуры.

Очень крупные размеры тела самок амфибий из Карадагского заповедника (до 103,2 мм у *B. viridis* и до 54 мм у *H. orientalis*), по-видимому, указывают на высокую продолжительность жизни [20, 27, 28]. Поскольку связать крупные размеры животных из приморского локалитета на юге Крыма с правилом Бергмана проблематично, мы допускаем действие направленного отбора на увеличение плодовитости, что может иметь важное значение для популяций, размножение которых происходит во временных водоемах.

К настоящему времени не только п. Биостанция, но и Карадагский заповедник в целом лишился водоемов, способных обеспечить стабильное воспроизводство в популяциях амфибий. В недалекой перспективе заповедник может утратить роль резервата амфибий. В качестве меры по стабилизации ситуации предлагается увеличение числа искусственных нерестилищ в хозяйственной зоне заповедника. Обустройство на сильно трансформированных деятельностью человека участках (например, на заброшенных огородах) нескольких искусственных водоемов (бетонированных резервуаров типа хаузов с размерами 2–3 × 1–2 × 1–1,5 м) могло бы обеспечить успешное размножение амфибий в периоды длительных засух. В водоемах должна быть преду-

смотрена система слива воды, так как застойная вода на следующий год становится малопривлекательной для размножения амфибий, которые концентрируются близ водоемов, но не идут в воду до первых ливней. Обозначим также актуальность изучения инфекционных заболеваний амфибий в Крыму.

Список литературы

1. Природа Карадага / под ред. А. Л. Морозовой, А. А. Вронского. Киев : Наукова думка, 1989. 288 с.
2. Ландшафтно-геофизические условия произрастания лесов юго-восточной части Горного Крыма / под ред. В. А. Бокова. Симферополь : Таврия-Плюс, 2001. 136 с.
3. Щербак Н. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма (Herpetologia Taurica). Киев : Наукова думка, 1966. 240 с.
4. Писанець Є., Кукушкін О. Земноводні Криму. Київ : Національний науково-природничий музей НАН України, 2016. 320 с.
5. Котенко Т. И., Кукушкин О. В. Аннотированные списки земноводных и пресмыкающихся заповедников Крыма // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». 2010. № 1. С. 225–261.
6. Whittaker K., Koo M. S., Wake D. B., Vredenburg V. T. Global declines of amphibians : encyclopedia of Biodiversity. 2nd ed. / ed. by S. A. Levin. Waltham : Academic Press, 2013. Vol. 3. P. 691–699.
7. Crucitti P. A review of phenological patterns of amphibians and reptiles in Central Mediterranean ecoregion // Phenology and Climate Change / ed. by X. Zhang. Rijeka : InTech, 2012. P. 35–52. doi: 10.5772/35961
8. Зуев А. В., Глибин Ю. В., Гасников С. В., Фролова Т. А. Проявление континентальности климата в пределах Карадагской горной группы // Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – Природного заповедника РАН. 2018. № 3 (7). С. 85–93.
9. Зуев А. В., Летухова В. Ю., Зуева Е. А. Климатические изменения как фактор трансформации растительного покрова на примере Карадагского ландшафтно-экологического стационара // Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – Природного заповедника РАН. 2020. № 1 (13). С. 77–98.
10. Никифорова М. П., Лапченко В. А., Зуев А. В. Динамика максимальных температур воздуха на территории Карадагского заповедника в 2014–2018 гг. // Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – Природного заповедника РАН. 2019. № 3 (11). С. 42–51.
11. Татарко К. И. Материалы по батрахо- и герпетофауне района Карадагской биологической станции АН УССР // Архив Карадагской научной станции (документ № 52). Карадаг, 1940. С. 1–7.
12. Щербак Н. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Карадага. Изучение фауны и численности наземных позвоночных Карадага (1981–1982) (заключительный отчет) // Карадагский государственный заповедник АН УССР. Летопись природы. Карадаг, 1984. Т. 1, кн. 1. Ч. 5. С. 4–32.
13. Гнубкин В. Ф. Бесхвостые амфибии // Карадагский природный заповедник НАН Украины. Летопись природы. 1998. Симферополь : СОНАТ, 2001. Т. 15. С. 60–69.
14. Groffen J., Andersen D., Borzée A. Breeding phenology and landscape use in all amphibian species from the Republic of Korea based on open-source data // Frontiers in Environmental Science. 2022. Vol. 10. P. 846481. doi: 10.3389/fenvs.2022.846481
15. Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся / под ред. Н. Н. Щербака. Киев : Киевская типография научной книги, 1989. 172 с.
16. Соловьев А. Н. Корреляционные связи дат наступления сезонных явлений // Известия РАН. Серия биологическая. 2020. № 1. С. 105–112. doi: 10.31857/S0002332920010154
17. Лакин Г. Ф. Биометрия. М. : Высш. шк., 1990. 352 с.

18. Аскендеров А. Д. Симпатрическое обитание земноводных в восточных предгорьях Дагестана // Вестник Дагестанского научного центра. 2014. № 52. С. 52–58.
19. Щербак Н. Н., Щербань М. И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев : Наукова думка, 1980. 268 с.
20. Kovács É. H., Sas I. Aspects of breeding activity of *Bufo viridis* in an urban habitat: a case study in Oradea, Romania // Biharean Biologist. 2010. Vol. 4, № 1. P. 73–77.
21. Kaczmarek M., Szala K., Kloskowski J. Early onset of breeding season in the green toad *Bufo viridis* in Western Poland // Herpetozoa. 2019. Vol. 32. P. 109–112. doi: 10.3897/herpetozoa.32.e35825
22. Kyriakopolou-Sklavonou P. Adaptations of some amphibian species to Mediterranean environmental conditions // Belgian Journal of Zoology. 2000. Vol. 130, Suppl. 1. P. 101–113.
23. Goldberg S. R. Notes on reproduction of Variable Green toads, *Bufo sitibundus* (Anura: Bufonidae), from Israel // Bulletin of the Chicago Herpetological Society. 2022. Vol. 57, № 12. P. 219–220.
24. Sicilia A., Lillo F., Zava B., Bernini F. Breeding phenology of *Bufo viridis* Laurenti, 1768 in Sicily // Acta Herpetologica. 2006. Vol. 1, № 2. P. 107–117.
25. Filippi E., Chetoui A., D'Alterio G. L. [et al.]. *Bufo boulengeri*: field observations on breeding phenology at a new Saharan site in Southern Tunisia // Herpetology Notes. 2011. Vol. 4. P. 215–217.
26. Туниев С. Б. Эктотермные позвоночные Сочинского национального парка : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.08. СПб., 2008. 24 с.
27. Altunışık A., Özdemir N. Body size and age structure of a highland population of *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890, in northern Turkey (Anura: Hylidae) // Herpetozoa. 2013. Vol. 26, № 1/2. P. 49–55.
28. Altunışık A., Gül S., Özdemir N. Impact of various ecological parameters on the life-history characteristics of *Bufo viridis sitibundus* from Turkey // The Anatomical Record. 2021. Vol. 304. P. 1745–1758. doi: 10.1002/ar.24571

References

1. Morozova A.L., Vronskoi A.A. (eds.). *Priroda Karadaga = Nature of Karadag*. Kiev: Naukova dumka, 1989:288. (In Russ.)
2. Bokov V.A. (ed.). *Landshaftno-geofizicheskie usloviya proizrastaniya lesov yugovostochnoy chasti Gornogo Kryma = Landscape and geophysical conditions of forest growth in the southeastern part of the Crimean Mountains*. Simferopol': Tavriya-Plyus, 2001:136. (In Russ.)
3. Shcherbak N.N. *Zemnovodnye i presmykayushchiesya Kryma (Herpetologia Taurica) = Amphibians and reptiles of Crimea (Herpetologia Taurica)*. Kiev: Naukova dumka, 1966:240. (In Russ.)
4. Pysanets Ye., Kukushkin O. *Zemnovodni Krymu = Amphibians of the Crimea*. Kiïv: Natsional'niy naukovo-prirodnicхий muzey NAN Ukraïni, 2016:320.
5. Kotenko T.I., Kukushkin O.V. Annotated lists of amphibians and reptiles in the Crimean reserves. *Nauchnye zapiski prirodnogo zapovednika «Mys Mart'yan» = Proceedings of the nature reserve “Mys Martyan”*. 2010;(1):225–261. (In Russ.)
6. Whittaker K., Koo M.S., Wake D.B., Vredenburg V.T. *Global declines of amphibians: encyclopedia of Biodiversity. 2nd ed.* Waltham: Academic Press, 2013;3:691–699.
7. Crucitti P. A review of phenological patterns of amphibians and reptiles in Central Mediterranean ecoregion. *Phenology and Climate Change*. Rijeka: InTech, 2012:35–52. doi: 10.5772/35961
8. Zuev A.V., Glibin Yu.V., Gasnikov S.V., Frolova T.A. Manifestation of climate continentality within the Karadag mountain group. *Trudy Karadagskoy nauchnoy stantsii im. T.I. Vyazemskogo – Prirodnogo zapovednika RAN = Proceedings of T.I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of the RAS*. 2018;(3):85–93. (In Russ.)

9. Zuev A.V., Letukhova V.Yu., Zueva E.A. Climatic changes as a factor in the transformation of vegetation cover by the example of the Karadag landscape-ecological station. *Trudy Karadagskoy nauchnoy stantsii im. T.I. Vyazemskogo – Prirodnogo zapovednika RAN = Proceedings of T.I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of the RAS.* 2020;(1):77–98. (In Russ.)
10. Nikiforova M.P., Lapchenko V.A., Zuev A.V. Dynamics of maximum air temperatures on the territory of the Karadag Nature Reserve in 2014–2018. *Trudy Karadagskoy nauchnoy stantsii im. T.I. Vyazemskogo – Prirodnogo zapovednika RAN = Proceedings of T.I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of the RAS.* 2019;(3):42–51. (In Russ.)
11. Tatarko K.I. Materials on the batracho- and herpetofauna of the region of the Karadag Biological Station of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR. *Arkhiv Karadagskoy nauchnoy stantsii (dokument № 52) = Archive of the Karadag Scientific Station (document No.52).* Karadag, 1940:1–7. (In Russ.)
12. Shcherbak N.N. Amphibians and reptiles of Karadag. Studying the fauna and abundance of terrestrial vertebrates of Karadag (1981–1982) (final report). *Karadagskiy gosudarstvennyy zapovednik AN USSR. Letopis' prirody = Karadag State Reserve of the Academy of Sciences of the USSR. Chronicle of nature.* Karadag, 1984;1(Bk.1)Pt.5:4–32. (In Russ.)
13. Gnyubkin V.F. Tailless amphibians. *Karadagskiy prirodnyy zapovednik NAN Ukrainy. Letopis' prirody. 1998 = Karadag Nature Reserve of the Academy of Sciences of Ukraine. Chronicle of nature. 1998.* Simferopol': SONAT, 2001;15:60–69. (In Russ.)
14. Groffen J., Andersen D., Borzée A. Breeding phenology and landscape use in all amphibian species from the Republic of Korea based on open-source data. *Frontiers in Environmental Science.* 2022;10:846481. doi: 10.3389/fenvs.2022.846481
15. Shcherbak N.N. (ed.). *Rukovodstvo po izucheniyu zemnovodnykh i presmykayushchikhsya = A guide to the study of amphibians and reptiles.* Kiev: Kievskaya tipografiya nauchnoy knigi, 1989:172.
16. Solov'ev A.N. Correlations between the dates of onset of seasonal phenomena. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya = Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Series Biology.* 2020;(1):105–112. (In Russ.). doi: 10.31857/S0002332920010154
17. Lakin G.F. *Biometriya = Biometric.* Moscow: Vyssh. shk., 1990:352. (In Russ.)
18. Askenderov A.D. Sympatric habitat of amphibians in the eastern foothills of Dagestan. *Vestnik Dagestanskogo nauchnogo tsentra = Bulletin of Dagestan Scientific Center.* 2014;(52):52–58. (In Russ.)
19. Shcherbak N.N., Shcherban' M.I. *Zemnovodnye i presmykayushchiesya Ukrainskikh Karpat = Amphibians and reptiles of the Ukrainian Carpathians.* Kiev: Naukova dumka, 1980:268. (In Russ.)
20. Kovács É.H., Sas I. Aspects of breeding activity of *Bufo viridis* in an urban habitat: a case study in Oradea, Romania. *Biharean Biologist.* 2010;4(1):73–77.
21. Kaczmarek M., Szala K., Kloskowski J. Early onset of breeding season in the green toad *Bufo viridis* in Western Poland. *Herpetozoa.* 2019;32:109–112. doi: 10.3897/herpetozoa.32.e35825
22. Kyriakopolou-Sklavonou P. Adaptations of some amphibian species to Mediterranean environmental conditions. *Belgian Journal of Zoology.* 2000;130(Suppl. 1):101–113.
23. Goldberg S.R. Notes on reproduction of Variable Green toads, *Bufo sitibundus* (Anura: Bufonidae), from Israel. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society.* 2022;57(12):219–220.
24. Sicilia A., Lillo F., Zava B., Bernini F. Breeding phenology of *Bufo viridis* Laurenti, 1768 in Sicily. *Acta Herpetologica.* 2006;1(2):107–117.
25. Filippi E., Chetoui A., D'Alterio G.L. et al. *Bufo boulengeri*: field observations on breeding phenology at a new Saharan site in Southern Tunisia. *Herpetology Notes.* 2011;4:215–217.

26. Tuniyev S.B. Ectothermic vertebrates of Sochi National Park. PhD abstract: 03.00.08. Saint Petersburg, 2008:24. (In Russ.)
27. Altunışık A., Özdemir N. Body size and age structure of a highland population of *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890, in northern Turkey (Anura: Hylidae). *Herpetozoa*. 2013;26(1/2):49–55.
28. Altunışık A., Gül S., Özdemir N. Impact of various ecological parameters on the life-history characteristics of *Bufo viridis* sitibundus from Turkey. *The Anatomical Record*. 2021;304:1745–1758. doi: 10.1002/ar.24571

Информация об авторах / Information about the authors

Олег Витальевич Кукушкин

научный сотрудник отдела изучения биоразнообразия и экологического мониторинга, Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского – Природный заповедник РАН – филиал ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН» (Россия, Республика Крым, г. Феодосия, ул. Науки, 24); младший научный сотрудник лаборатории герпетологии, Зоологический институт РАН (Россия, Санкт-Петербург, Университетская набережная, 1)

E-mail: mtasketi2018@gmail.com

Oleg V. Kukushkin

Researcher of the department of biodiversity studies and ecological monitoring, T.I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of the RAS – branch of the A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS (24 Nauki street, Feodosia, Republic of Crimea, Russia); junior researcher of the laboratory of herpetology, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences (1 Universitetskaya embankment, Saint Petersburg, Russia)

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / The author declares no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 05.09.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 10.10.2023

Принята к публикации / Accepted 13.11.2023

УДК 59.009

doi: 10.21685/2307-9150-2023-4-3

Половые различия морфометрического профиля эритроцитов крови *Eirenis collaris* (Menetries, 1832), обитающего на Сарыкумском участке заповедника «Дагестанский»

А. И. Рабаданова¹, З. С. Исмаилова², А. М. Абдулхалимова³

^{1,2,3}Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия
¹phisiiodgu@mail.ru, ²ismailovazs@mail.ru, ³asya.abdulkhalimova@mail.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Для понимания механизмов адаптаций животных к условиям обитания важным является изначальное представление о количественном и морфометрическом составе компонентов крови, прежде всего, эритроцитов. Этот вопрос не для всех представителей рептилий изучен в достаточной степени, а для некоторых, в частности для эйрениса ошейникового, не изучен вовсе. Целью работы явилось изучение половых различий цитоморфологических особенностей эритроцитов *Eirenis collaris*. Объектом исследования послужили половозрелые особи *E. collaris*, обитающие на Сарыкумском участке заповедника «Дагестанский». Морфометрический профиль определялся путем измерения длины и ширины эритроцитов с помощью видеокуляра «ТоурСам 14.0 МР», который встраивали в стереоскопический микроскоп МСП-1 «ЛОМО». Полученные изображения обрабатывались с помощью программного обеспечения TopView 3.7. На основании полученных значений рассчитывали площадь, объем и сферичность клеток. Морфометрический профиль эритроцитов *E. collaris* характеризуется половыми различиями. Эритроциты самок *E. collaris* имеют большие значения площади и объема, но их содержание в крови выше у самцов. Эритроциты самцов *E. collaris* имеют более эллипсоидную форму по сравнению с эритроцитами самок. Об этом свидетельствуют большие значения соотношения длина/ширина и меньшие – индекса сферичности. Размеры ядер эритроцитов *E. collaris* не имеют достоверно значимых половых различий. Полученные нами данные свидетельствуют о наличии половых различий в цитоморфологическом профиле эритроцитов *E. collaris*.

Ключевые слова: эритроциты, эйренисошейниковый, кровь рептилий, змеи

Для цитирования: Рабаданова А. И., Исмаилова З. С., Абдулхалимова А. М. Половые различия морфометрического профиля эритроцитов крови *Eirenis collaris* (Menetries, 1832), обитающего на Сарыкумском участке заповедника «Дагестанский» // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 4. С. 40–53. doi: 10.21685/2307-9150-2023-4-3

Sexual differences in the morphometric profile of red blood cells in *Erenis collaris* (Menetries, 1832), living on the Sarykum site of the reserve “Dagestan”

A.I. Rabadanova¹, Z.S. Ismailova², A.M. Abdulkhalimova³

^{1,2,3}Dagestan State University, Makhachkala, Russia
¹phisiiodgu@mail.ru, ²ismailovazs@mail.ru, ³asya.abdulkhalimova@mail.ru

Abstract. *Background.* To understand the mechanisms of animal adaptation to living conditions, it is important to have an initial understanding of the quantitative and morphometric composition of blood components, primarily erythrocytes. This issue has not been sufficiently studied for all representatives of reptiles, and for some, in particular, *Eirenis collaris*, it has not been studied at all. The purpose of the work was to study sex differences in the cytomorphological characteristics of erythrocytes of *E. collaris*. The object of the study was sexually mature individuals of *E. collaris* living in the Sarykum section of the Dagestansky Nature Reserve. The morphometric profile was determined by measuring the length and width of red blood cells using a Toup Cam 14.0 MP video lens, which was built into an MSP-1 LOMO stereoscopic microscope. The resulting images were processed using Top View 3.7 software. Based on the obtained values, the area, volume and sphericity of the cells were calculated. The morphometric profile of *E. collaris* erythrocytes is characterized by sexual differences. Erythrocytes of *E. collaris* females have large values of area and volume, but their content in the blood is higher in males. The erythrocytes of *E. collaris* males have a more ellipsoid shape, compared to the erythrocytes of females. This is evidenced by the large values of the length/width ratio and the smaller values of the sphericity index. The sizes of *E. collaris* erythrocyte nuclei do not have significantly significant sexual differences. The data obtained by us indicate the presence of sex differences in the cytomorphological profile of *E. collaris* erythrocytes.

Keywords: erythrocytes, eirenis-collaris, reptile blood, snakes

For citation: Rabadanova A.I., Ismailova Z.S., Abdulkhalimova A.M. Sexual differences in the morphometric profile of red blood cells in *Eirenis collaris* (Menetries, 1832), living on the Sarykum site of the reserve "Dagestan". *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2023;(4):40–53. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2023-4-3

Введение

В последние годы змеи становятся объектом пристального внимания герпетологов, экологов и физиологов ввиду исчезновения многих видов. Во многом это может быть обусловлено негативным отношением к ним. Однако немаловажным представляется и влияние факторов среды, к изменению которых им постоянно приходится приспосабливаться. В этой связи многостороннее изучение змей с привлечением специалистов в области зоологии, биохимии и физиологии может помочь в понимании механизмов их адаптации к условиям обитания. Особенно актуальны эти исследования на фоновых видах. Одним из таких видов для Дагестана является эйренис ошейниковый – *Eirenis collaris* (Menetries, 1832), ареал которого приходится на приморскую низменность и предгорья Дагестана [1]. Места его обитания связаны с засушливыми ландшафтами по всему ареалу распространения.

В рассмотренной нами литературе присутствуют данные, касающиеся исследования параметров крови многих рептилий, в том числе змей [2–11], и свидетельствующие о широкой вариабельности параметров крови в пределах отрядов и даже семейств. Особое внимание авторами уделяется изучению красных кровяных клеток, поскольку на сегодняшний день считается, что размеры эритроцитов отражают положение вида на эволюционной лестнице, не говоря уже о всем известной значимости этих клеток в реализации адаптивных реакций к условиям существования. На настоящий момент существуют вопросы, связанные с гематологией, на которые необходимо получить ответы для более полного осмысления генетического родства животных даже далеко стоящих друг от друга в эволюционном древе. Относительно характе-

ристики гематологических показателей крови змей встречается достаточное число публикации [10–12]. Между тем на сегодняшний день в пределах Дагестана подобного рода исследования на змеях не проводились.

Цель работы – изучение половых различий цитоморфологических особенностей эритроцитов *E. collaris*.

Материалы и методы исследования

Объектом исследования послужили 48 половозрелых особей *E. collaris* (31♀) и (17♂), которых отлавливали на бархане Сарыкум в период с 26 по 30 мая 2022 г.



Рис. 1. Эйренис ошейниковый (*E. collaris*) (окр. бархана Сарыкум)

Сарыкумские барханы (Сарыкум) расположены в Кумторкалинском районе Республики Дагестан, в 15 км к северо-западу от Махачкалы, у основания северных склонов хребта Нарат-Тюбе, на левом берегу реки Шура-Озень. Сарыкум и прилегающие к нему территории представляют собой аридные пространства на границе низменности и передовых хребтов Дагестана, где сформировались самые разнообразны биотопы. В целом это единый ландшафтный и биотический комплекс аридных предгорий Восточного Кавказа с очень богатой и оригинальной флорой и фауной [13].

Кровь у змей брали путем прокола дорсальной копчиковой вены. В крови определяли содержание эритроцитов, гемоглобина, а также цитоморфологические особенности эритроцитов, для чего были приготовлены мазки по общепринятой методике с окрашиванием по Романовскому – Гимзе.

Для подсчета эритроцитов кровь, предварительно разбавленную 2 % раствором NaCl, помещали в счетную камеру Горяева. Для определения содержания гемоглобина кровь разбавляли трансформирующим раствором и измеряли с использованием аппарата Минигем-540.

Для определения размеров эритроцитов и их ядер готовые мазки просматривались иммерсией при увеличении 1600. Измерения эритроцитов и ядер проводили через видеокуляр «TourCam 14.0 MP», который встраивали в стереоскопический микроскоп МСП-1 «ЛОМО».

Полученные изображения обрабатывались с помощью программного обеспечения TopView 3.7.

Для расчета объема эритроцитов использовали формулу $V = \frac{4}{3} \pi ab^2$, где V – объем, a – длинная полуось, b – короткая полуось эллипса. Толщину эритроцитов вычисляли по формуле $T = \pi b / 4$. При вычислении индекса сферичности (E) была использована формула $E = \sqrt{1 - (b/a)^2}$. Площадь эритроцитов и ядер оценивали, принимая их форму за эллипсоидальную, и рассчитывали соотношение сторон, отражающее форму клетки. На основании полученных данных подсчитали ядерноцитоплазматическое отношение (ЯЦО) по формуле $S_{\text{я}} / S_{\text{ц}}$, где $S_{\text{я}}$ – площадь ядра, $S_{\text{ц}}$ – площадь клетки [14].

Статистическая обработка данных

Различия между исследуемыми выборками определяли в результате регрессионного анализа данных в программе Statistica 10. Достоверность различий оценивалась с использованием критерия Стьюдента (t), для выборок с нормальным распределением ($p < 0,05$). Рассчитывали среднее арифметическое по каждому морфометрическому параметру – M (mean) и стандартное отклонение (SD). Нормальность распределения оценивали критериями Шапиро – Уилка. Для выборок с ненормальным распределением использовали непараметрический критерий Манна – Уитни. Рассчитывали коэффициент корреляции (r) и коэффициент вариации (CV). Половые различия определяли на основе однофакторного дисперсионного анализа ($ANOVA$). За величину уровня статистической значимости принимали $p = 0,05$.

Результаты исследования

Эритроциты *E. collaris* имеют овальную форму с центрально расположенным эллипсоидным ядром. При окраске красителем цитоплазма окрашивается в кирпичный цвет (рис. 2).

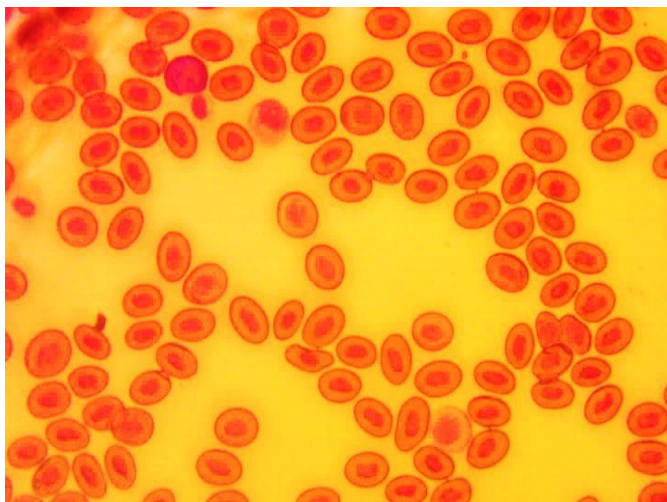


Рис. 2. Микрофотография эритроцитов крови эйрениса ошейникового (*E. collaris*) (окр. бархана Сарыкум)

Результаты наших исследований по выявлению половых различий количественных параметров крови, представленные на рис. 3, свидетельствуют о достоверно значимом преобладании содержания эритроцитов в крови самцов *E. collaris* ($F = 6,58$; $p < 0,028$). Количество гемоглобина ($F = 278,6$; $p < 0,000$), а также среднее его содержание в эритроцитах (*MCH*) ($F = 145,7$; $p < 0,001$), напротив, выше у самок по сравнению с самцами.

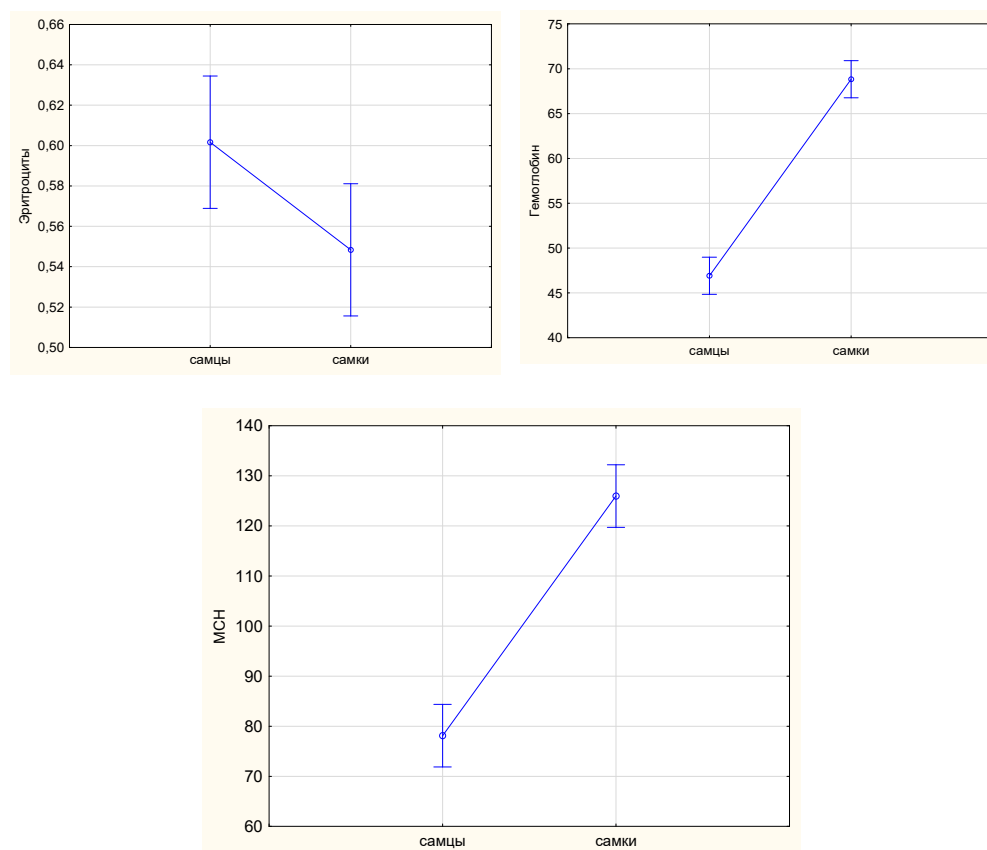


Рис. 3. Половые различия содержания эритроцитов и гемоглобина в крови *Eirenis collaris* (*MCH* – среднее содержание гемоглобина в эритроците)

Результаты измерения линейных параметров эритроцитов и их ядер *E. collaris* представлены в табл. 1.

Как видно, длина и ширина эритроцитов у самцов составляет 15,0–18,8 ($16,4 \pm 0,9$ мкм) и 8,8–12,7 мкм ($10,5 \pm 0,9$ мкм) соответственно. У самок значения данных параметров несколько отличаются. Так, длина эритроцитов у них колеблется в пределах 14,6–19,8 мкм ($16,6 \pm 1,0$ мкм), ширина – 8,5–13,4 мкм ($11,1 \pm 0,9$ мкм). При этом достоверно значимые отличия обнаружены только в отношении ширины клеток ($p < 0,001$). Это согласуется с данными, полученными И. Э. Хайрутдиновым [15] при изучении морфологии эритроцитов прыткой ящерицы. Обращает на себя внимание больший размах значений длины и ширины эритроцитов у самок по сравнению с самцами (рис. 4), что указывает на более выраженный у них полиморфизм эритроцитов.

Таблица 1

Морфометрический профиль эритроцитов крови и их ядер *Eirenis collaris*

Параметры	♂♂		♀♀		U	p
	Mean ± SD	min-max	M ± SD	min-max		
Эритроциты						
L (мкм)	16,4 ± 0,9	15,0–18,8	16,6 ± 1,0	14,6–19,8	972	0,109
W (мкм)	10,5 ± 0,9	8,8–12,7	11,1 ± 0,9	8,5–13,4	748	0,001
L/W	1,6 ± 0,1	1,3–1,8	1,5 ± 0,13	1,3–2,3	758	0,001
S (мкм ²)	136,2 ± 17,9	106,6–168,8	146,8 ± 17,4	113,5–196,6	818	0,007
V (мкм ³)	965,6 ± 212,5	628,3–1423,4	1101,5 ± 213,3	712,5–1752,4	778	0,003
S/V	0,14 ± 0,01	0,11–0,17	0,13 ± 0,01	0,11–0,17	748	0,001
T	4,1 ± 0,4	3,4–4,9	4,4 ± 0,3	3,3–5,3	748	0,001
E	0,8 ± 0,04	0,7–0,8	0,7 ± 0,03	0,7–0,9	758	0,002
Ядра						
L (мкм)	7,3 ± 0,5	5,9–8,1	7,4 ± 0,7	4,1–9,5	1185	0,919
W (мкм)	4,0 ± 0,6	3,0–5,4	4,1 ± 0,4	3,1–5,0	1068	0,355
L/W	1,9 ± 0,3	1,3–2,6	1,8 ± 0,2	1,3–2,5	1048	0,286
S (мкм ²)	23,0 ± 3,7	15,2–32,1	23,8 ± 3,7	10,6–34,5	1073	0,373
V (мкм ³)	62,7 ± 18,3	32,9–114,1	66,3 ± 15,7	23,3–109,5	1071	0,366
S/V	0,39 ± 0,01	0,28–0,5	0,4 ± 0,04	0,29–0,48	1076	0,385
T	1,6 ± 0,22	1,2–2,1	1,6 ± 0,2	1,2–1,9	1068	0,355
E	0,8 ± 0,06	0,6–0,9	0,8 ± 0,04	0,6–0,9	1055	0,309
ЯЦО	0,208 ± 0,04	0,134–0,276	0,197 ± 0,05	0,086–0,307	1039	0,258

Примечание: L – длина, W – ширина, L/W – соотношение длины и ширины, S – площадь, V – объем, S/V – соотношение площади и объема, T – толщина, E – сферичность, M – среднее, SD – стандартное отклонение. Жирным шрифтом выделены достоверно значимые различия.

Кроме того, большие значения ширины клеток привели к достоверно значимому снижению у самок соотношения L/W ($p \leq 0,002$), а также к меньшим значениям индекса сферичности ($0,7 \pm 0,03$; $p \leq 0,002$) и большим значениям толщины ($4,4 \pm 0,3$; $p \leq 0,002$). Таким образом, можно отметить, что эритроциты самок имеют менее эллипсоидную форму, по сравнению с таковыми у самцов (рис. 4).

Половые отличия длины и ширины эритроцитов отразились на вычисленных на их основе показателях площади и объема клеток: у самцов эти параметры соответствуют значениям $136,2 \pm 17,9$ мкм² и $965,6 \pm 212,5$ мкм³, у самок – $146,8 \pm 17,4$ мкм² и $1101,5 \pm 213,3$ мкм³ соответственно, т.е. эритроциты самок достоверно больше по площади и объему по сравнению с клетками самцов. Кроме того, размах значений площади клеток у самок составляет $83,1$ мкм² ($113,5–196,6$ мкм²), у самцов же разница несколько меньше – $62,2$ мкм² ($106,6–168,8$ мкм²). Схожая ситуация отмечается и в отношении объема клеток ($1040,3$ и $795,1$ мкм³ соответственно) (рис. 4). Однако отношение площади к объему достоверно больше у самцов ($p \leq 0,0014$).

Полученные данные позволили нам распределить эритроциты, встречающиеся в крови *E. collaris*, на три группы:

- 1) мелкие – $L \leq 15$ мкм, $W \leq 10$ мкм, $S \leq 130$ мкм², $V \leq 900$ мкм³;
- 2) средние – $L \leq 16–17$ мкм, $W \leq 10–11$ мкм, $S \leq 130–160$ мкм², $V \leq 900–1200$ мкм³;
- 3) крупные – $L \geq 19$ мкм, $W \geq 11–10$ мкм, $S \geq 160$ мкм², $V \geq 1200$ мкм³.

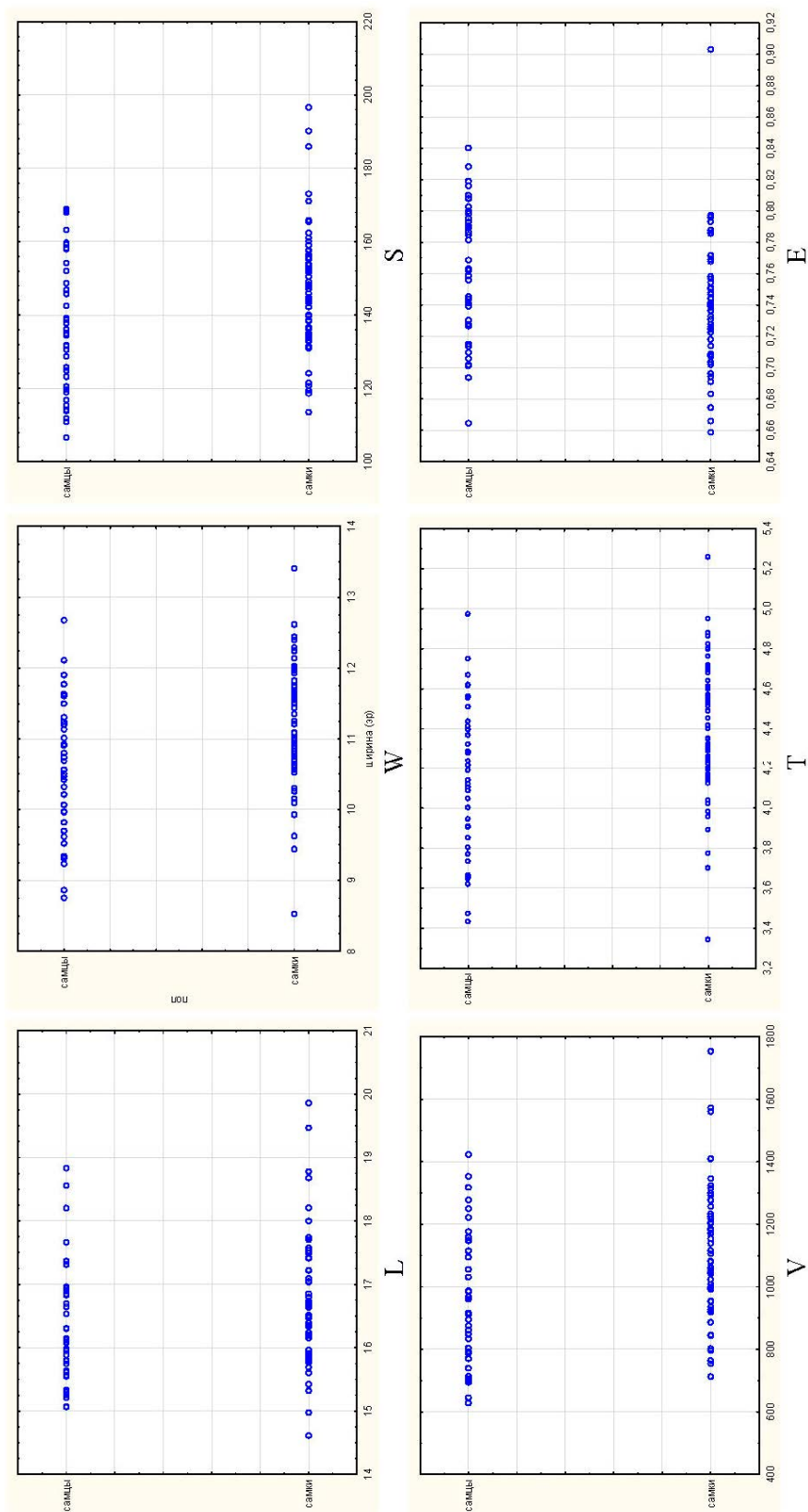


Рис. 4. Половые различия широты распределения эритроцитов *Eirenis collaris* по различным параметрам

Исходя из результатов, можно отметить, что на фоне преобладания эритроцитов средних размеров как у самок, так и у самцов в соотношении крайних форм эритроцитов наблюдаются половые различия, выражающиеся в большем количестве мелких клеток у самцов, крупных – у самок (рис. 5).

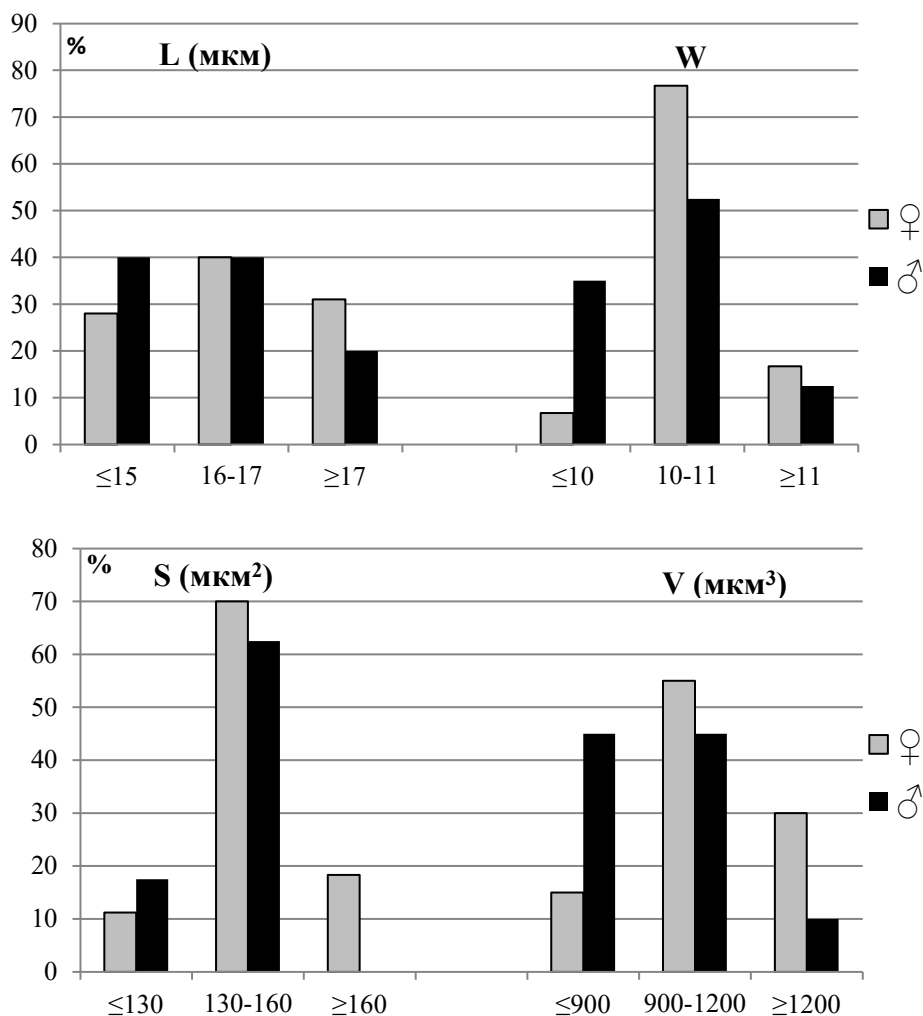


Рис. 5. Половые различия процента встречаемости различных форм эритроцитов в крови *Eirenis collaris*

По показателю сферичности эритроциты также были распределены на три группы: эллипсоидные ($E = 0,7-0,75$); широкоэллипсоидные ($E \geq 0,76$) и округлые ($E \leq 0,69$). Результаты наших исследований свидетельствуют в пользу преобладания эллипсоидных клеток у самок и широкоэллипсоидных – у самцов (рис. 6).

Некоторые авторы [4, 7, 16] связывают изменение размеров эритроцитов с параметрами тела животного (масса, длина туловища, длина хвоста). Проведенный нами корреляционный анализ между этими параметрами не выявил подобной зависимости. Однако корреляции были отмечены между размерами тела и количеством эритроцитов и гемоглобина (рис. 7).

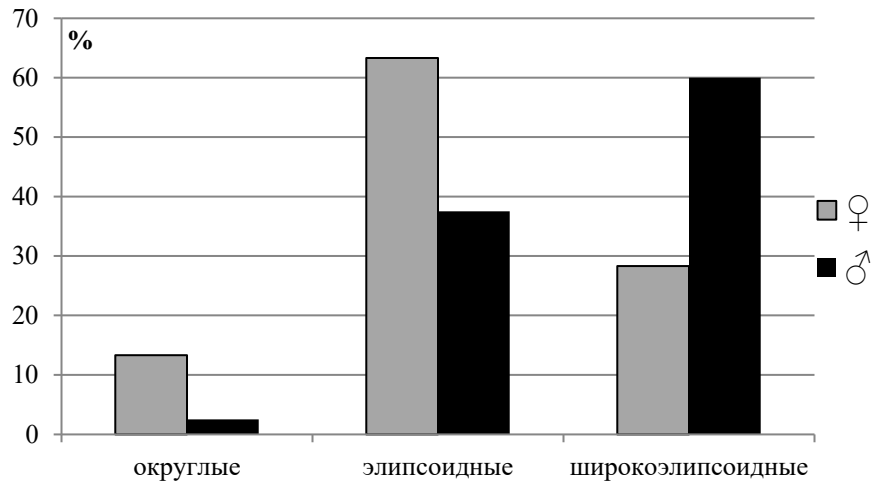


Рис. 6. Половые различия встречаемости эритроцитов с различными значениями эксцентricности в крови *Eirenis collaris*

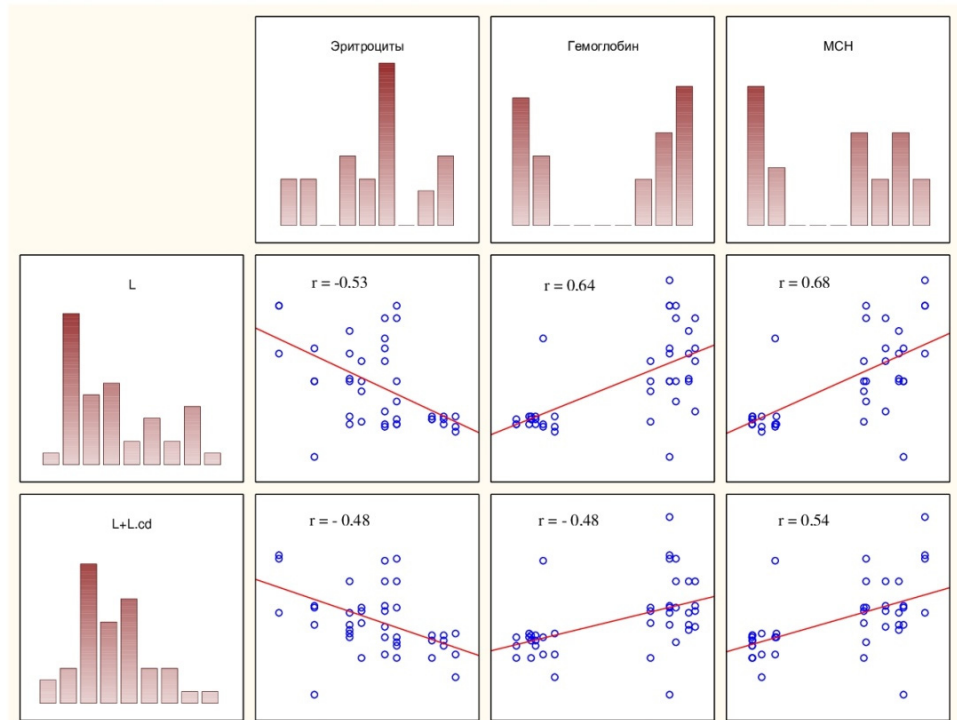


Рис. 7. Взаимосвязь между размерами тела *Eirenis collaris* и количеством эритроцитов и гемоглобина в их крови

При этом увеличение размеров тела (L и $L+Lcd$) сопровождается уменьшением количества эритроцитов ($r = -0,53$ и $r = -0,48$; $p < 0,05$) и повышением количества гемоглобина ($r = 0,64$ и $r = 0,48$; $p < 0,05$), а также среднего его содержания в эритроците ($r = 0,68$ и $r = 0,54$; $p < 0,05$).

Проведенный анализ морфологии ядер эритроцитов не выявил достоверно значимых половых различий. В соответствии с полученными данными

длина и ширина ядер *E. collaris* колеблются в пределах 4,1–9,5 и 3,0–5,4 мкм соответственно. Площадь ядер клеток составляет 10,6–34,5 мкм², объем – 23,3–114,1 мкм³; толщина – 1,2–2,1 мкм; сферичность – 0,6–0,9.

Площадь цитоплазматической поверхности у самок больше, чем у самцов, на что указывают меньшие значения ЯЦО у них ($0,197 \pm 0,05$). Следовательно, эритроциты самок более удобны для газообмена. Кроме того, у самок отмечается большая вариация данного параметра (0,086–0,307) по сравнению с самцами (0,134–0,276). Однако эти отличия недостоверны.

Обсуждение результатов

Эритроциты, как известно, являются главными клетками, транспортирующими кислород, что определяет значимость их количественных и морфологических особенностей в эффективности протекающих в организме метаболических процессов. Одним из факторов, определяющих параметры эритроцитов, является половая принадлежность особей: известно, что мужские гормоны стимулируют эритропоэз, а женские, напротив, подавляют. Это обуславливает большее содержание эритроцитов в крови самцов по сравнению с самками, что и отмечено в наших исследованиях. В изученной нами литературе мы не нашли данных, подтверждающих или опровергающих данные результаты. Так, в исследованиях, проведенных иранскими учеными [16], половые различия в размерах эритроцитов *E. collaris*, обитающего в западном Иране, не приводятся.

Кроме того, определенные размеры эритроцитов у *E. collaris*, обитающего на бархане Сарыкум, несколько больше аналогичных данных, описанных для того же вида, обитающего на западе Ирана, для эритроцитов которого Pario Parto с соавторами [17] отмечают следующие значения: $L = 11,22$ мкм; $W = 6,41$ мкм; $L/W = 1,75$; $S = 56,0$ мкм². Очевидно, что такая разница обусловлена условиями обитания. Однако не понятно, с какими именно, поскольку климатические условия бархана Сарыкум (Дагестан) и провинции Islam-Abad (Иран) сходны. Однако полученные нами данные согласуются с результатами исследования Ариканка с соавторами [6], полученными для других видов эйрениса, также обитающих в Иране (*E. barani*, *E. coronella*, *E. levantinus* и *E. punctatolineatus*).

Проведенные нами исследования по выявлению половых различий параметров эритроцитов *E. collaris* позволили определить ряд особенностей. Большее количественное содержание данных клеток у самцов по сравнению с самками отрицательно коррелирует с их шириной ($r = -0,74$, $p < 0,05$), площадью ($r = -0,65$, $p < 0,05$), объемом ($r = -0,72$, $p < 0,05$) и толщиной ($r = -0,74$, $p < 0,05$). Кроме того, с увеличением количества эритроцитов повышается индекс их сферичности и соотношение длины и ширины эритроцитов ($r = 0,73$, $p < 0,05$). Очевидно, что увеличение количества клеток должно происходить на фоне уменьшения их размеров, поскольку иначе это может сопровождаться повышением вязкости крови и ухудшением проходимости эритроцитов через кровеносные сосуды. Многие авторы отмечают наличие характерной зависимости между объемом и количеством клеток: чем больше эритроцитов в крови, тем меньше их объем [2, 18]. Уменьшение же размеров эритроцитов способствует снижению их гидродинамического сопротивления в потоке крови. При этом для улучшения реологических свойств крови они

должны приобретать более эллипсоидную форму, что возможно при увеличении соотношения L/W и E . Кроме того, способность к большему насыщению крови кислородом более мелкими эритроцитами самок может обеспечиваться за счет большей их поверхности по отношению к объему ($0,14 \pm 0,01$; $p < 0,001$).

Большее содержание гемоглобина в крови самок *E. collaris* отрицательно коррелирует с показателями их сферичности – L/W и E ($r = -0,61$, $p < 0,05$) и положительно – с объемом клеток ($r = 0,58$, $p < 0,05$). Такие изменения также целесообразны, поскольку для размещения большего количества гемоглобина в эритроцитах они должны увеличиваться в объеме и приобретать менее вытянутую форму. Кроме того, отрицательная корреляция среднего содержания гемоглобина в эритроците (MCH) с соотношением S/V ($r = -0,82$, $p < 0,05$) свидетельствует в пользу того, что у самок обогащение клеток кислородом осуществляется в большей степени за счет увеличения содержания гемоглобина в эритроцитах. Кроме больших размеров эритроциты самок имеют более широкое распределение по длине, ширине, площади и объему (см. рис. 4), что характерно для умеренного анизозитоза. Известно, что такие физиологические изменения в большей мере могут проявляться при регенеративных анемиях [19].

Нами обнаружена также отрицательная корреляция между количеством гемоглобина и ядерно-цитоплазматическим соотношением ($r = -0,598$, $p < 0,05$), не имеющая, однако, явно выраженной половой зависимости.

Многие авторы рассматривают величину эритроцитов у рептилий в качестве хорошего показателя их адаптивной способности к фокусированию энергетических ресурсов, что важно для активного передвижения. Некоторые авторы связывают меньшие размеры эритроцитов с большей активностью животного [3–5]. Однако результаты наших полевых наблюдений свидетельствуют о большей активности самок *E. collaris*.

В исследованиях Ататюрка с соавторами [3, 4] отмечено, что переход к наземному образу жизни во многом определялся уменьшением размеров эритроцитов, а различия в морфологии эритроцитов зависят от массы и размеров тела, что также не нашло подтверждения в наших исследованиях. Положительная зависимость выявлена лишь между длиной тела (L и $L+Lcd$) и содержанием гемоглобина в крови.

Таким образом, полученные нами данные свидетельствуют о наличии половых различий в цитоморфологическом профиле эритроцитов *E. collaris*.

Заключение

1. Морфометрический профиль эритроцитов *E. collaris* характеризуется половыми особенностями, выражающимися достоверно значимыми различиями площади, объема и сферичности эритроцитов у самок и самцов.

2. Эритроциты самок *E. collaris* имеют большие значения площади и объема, но их содержание в крови выше у самцов.

3. Эритроциты самцов *E. collaris* имеют более эллипсоидную форму, по сравнению с эритроцитами самок. Об этом свидетельствуют большие значения соотношения длина/ширина и меньшие – индекса сферичности.

4. Размеры ядер эритроцитов *E. collaris* не имеют достоверно значимых половых различий.

Список литературы

1. Mazanaeva L. F., Ismailova Z. S. New data on habitats and distribution of the collared dwarf racer *Eirenis collaris* (Menetries, 1832) in Dagestan // Russian Journal of Herpetology. 2018. P. 9.
2. Соколина Ф. М., Павлов Р. Х. Гематология пресмыкающихся. Казань, 1977. 31 с.
3. Atatür M. K., Arıkan H., Mermer A. Erythrocyte sizes of some urodeles from Turkey // Turkish Journal of Zoology. 1998. Vol. 22. P. 89–91.
4. Atatür M. K., Arıkan H., Çevik İ. E. Erythrocyte sizes of some anurans from Turkey // Turkish Journal of Zoology. 1999. Vol. 23. P. 111–114.
5. Gül Ç., Tok C. V. Blood cell counts and sizes of some anurans from Turkey // Russian Journal of Herpetology. 2009. Vol. 16. P. 119–125.
6. Arıkan H. B., Göçmen K. M., Atatür Y., Kumlutaş K. Çiçek. Haematology of amphibians and reptiles: a review // North-Western Journal of Zoology. 2014. № 10. P. 62–73.
7. Четанов Н. А., Четанова Т. Ю. Некоторые морфологические особенности эритроцитов двух видов змей Нижнего Поволжья // Вестник Пермского государственного гуманитарно-педагогического университета. Сер. № 2. Физико-математические и естественные науки. 2021. Вып. 1. С. 68–73.
8. Sevinc M., Ugurtas I. H., Yildirimhan H. S. Erythrocyte measurements in Lacertarudis (Reptilia, Lacertidae) // Turkish Journal of Zoology. 2000. № 24. P. 207–209.
9. Ugurtas I. H., Sevinc M., Yildirimhan H. S. Erythrocyte size and morphology of some tortoises and turtles from Turkey // Zoological Studies. 2003. Vol. 42, № 1. P. 173–178.
10. Agar N. S., Board P. G., Gruca M. A., Shine R. Studies on the blood of Australian Elapid snakes – Red cell enzymes and glycolytic intermediates // Comparative Biochemistry and Physiology. 1977. Vol. 56B. P. 357–600.
11. Alberio S. O., Diniz J. A., Silva E. O. [et al.]. Cytochemical and functional characterization of blood and inflammatory cells from the lizard *Ameivaameiva* // Tissue and Cell. 2005. № 37. P. 193–202.
12. Лисничая Е. Н., Ефимов В. Г. Особенности исследования морфологического состава крови рептилий // Научно-технический бюллетень НДЦ биобезопасности та экологічного контролю ресурсів АПК. 2014. Т. 2, № 1. С. 68–72.
13. Джамирзоев Г. С., Букреев С. А., Идрисов И. А. Сарыкумские барханы. Махачкала, 2013. 65 с.
14. Липунова Е. А., Скоркина М. Ю. Система красной крови. Сравнительная физиология. Белгород : Издательство БелГУ, 2004. 235 с.
15. Хайрутдинов И. З., Соколина Ф. М. Характеристика крови рептилий и ее связь с условиями среды обитания. Казань, 2010. 210 с.
16. Кижина А. Г., Сергина С. Н., Узенбаева Л. Б., Илюха В. А. Морфометрические параметры эритроцитов у некоторых видов рода Rodentia // Труды Карельского научного центра РАН. 2019. № 6. С. 123–136.
17. Parto P., Vaissi S., Zarei F., Karamiani R. Erythrocyte Sizes of Some snake Species from West of Iran // World Journal of Zoology. 2013. P. 324–327.
18. Житенева Л. Д., Макаров Э. В., Рудницкая О. А. Эволюция крови. Ростов н/Д. : АзНИИРХ, 2001. 113 с.
19. Амиров Д. Р., Тамимдаров Б. Ф., Шагеева А. Р. Клиническая гематология животных : учеб. пособие. Казань : Центр информационных технологий КГАВМ, 2020. 134 с.

References

1. Mazanaeva L.F., Ismailova Z.S. New data on habitats and distribution of the collared dwarf racer *Eirenis collaris* (Menetries, 1832) in Dagestan. *Russian Journal of Herpetology*. 2018:9.

2. Sokolina F.M., Pavlov R.Kh. *Gematologiya presmykayushchikhsya = Hematology of reptiles*. Kazan', 1977:31. (In Russ.)
3. Atatür M.K., Arıkan H., Mermer A. Erythrocyte sizes of some urodeles from Turkey. *Turkish Journal of Zoology*. 1998;22:89–91.
4. Atatür M.K., Arıkan H., Çevik İ.E. Erythrocyte sizes of some anurans from Turkey. *Turkish Journal of Zoology*. 1999;23:111–114.
5. Gül Ç., Tok C.V. Blood cell counts and sizes of some anurans from Turkey. *Russian Journal of Herpetology*. 2009;16:119–125.
6. Arıkan H.B., Göçmen K.M., Atatür Y., Kumlutaş K. Çiçek. Haematology of amphibians and reptiles: a review. *North-Western Journal of Zoology*. 2014;(10):62–73.
7. Chetanov N.A., Chetanova T.Yu. Some morphological features of erythrocytes of two species of snakes of the Lower Volga region. *Vestnik Permskogo gosudarstvennogo gumanitarno-pedagogicheskogo universiteta. Ser. № 2. Fiziko-matematicheskie i estestvennyye nauki = Bulletin of Perm State Humanitarian Pedagogical University. Series No. 2. Physical and mathematical and natural sciences*. 2021;(1):68–73. (In Russ.)
8. Sevinc M., Ugurtas I.H., Yildirimhan H.S. Erythrocyte measurements in Lacertarudis (Reptilia, Lacertidae). *Turkish Journal of Zoology*. 2000;(24):207–209.
9. Ugurtas I.H., Sevinc M., Yildirimhan H.S. Erythrocyte size and morphology of some tortoises and turtles from Turkey. *Zoological Studies*. 2003;42(1):173–178.
10. Agar N.S., Board P.G., Gruca M.A., Shine R. Studies on the blood of Australian Elapid snakes – Red cell enzymes and glycolytic intermediates. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 1977;56B:357–600.
11. Alberio S.O., Diniz J.A., Silva E.O. et al. Cytochemical and functional characterization of blood and inflammatory cells from the lizard Ameivaameiva. *Tissue and Cell*. 2005;(37):193–202.
12. Lisnichaya E.N., Efimov V.G. Features of the study of the morphological composition of reptile blood. *Naukovo-tekhnichniy byulleten' NDTs biobezpeki ta ekologichnogo kontrolyu resursiv APK = Scientific and technical bulletin of the NDC of biosafety and ecological control of agricultural resources*. 2014;2(1):68–72. (In Russ.)
13. Dzhamirzoev G.S., Bukreev S.A., Idrisov I.A. *Sarykumskie Barkhany = Sarykum dunes*. Makhachka-la, 2013:65. (In Russ.)
14. Lipunova E.A., Skorkina M.Yu. *Sistema krasnoy krovi. Sravnitel'naya fiziologiya = Red blood system. Comparative physiology*. Belgorod: Izdatel'stvo BelGU, 2004:235. (In Russ.)
15. Khayrutdinov I.Z., Sokolina F.M. *Kharakteristika krovi reptiliy i ee svyaz' s usloviyami sredy obitaniya = Characteristics of reptile blood and its relationship with environmental conditions*. Kazan', 2010:210. (In Russ.)
16. Kizhina A.G., Sergina S.N., Uzenbaeva L.B., Ilyukha V.A. Morphometric parameters of erythrocytes in some species of the genus Rodentia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Proceedings of Karelia Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2019;(6):123–136. (In Russ.)
17. Parto P., Vaissi S., Zarei F., Karamiani R. Erythrocyte Sizes of Some snake Species from West of Iran. *World Journal of Zoology*. 2013:324–327.
18. Zhiteneva L.D., Makarov E.V., Rudnitskaya O.A. *Evolyutsiya krovi = Evolution of blood*. Rostov-on-Don: AzNIIRKh, 2001:113. (In Russ.)
19. Amirov D.R., Tamimdarov B.F., Shageeva A.R. *Klinicheskaya gematologiya zhivotnykh: ucheb. posobie = Clinical animal hematology: textbook*. Kazan': Tsentr informatsionnykh tekhnologiy KGAVM, 2020:134. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Аминат Ибрагимовна Рабаданова

кандидат биологических наук, доцент,
доцент кафедры зоологии и физиологии,
Дагестанский государственный
университет (Россия, г. Махачкала,
ул. Магомета Гаджиева, 43а)

E-mail: phisiodgu@mail.ru

Aminat I. Rabadanova

Candidate of biological sciences, associate
professor, associate professor of the
sub-department of zoology and physiology,
Dagestan State University (43a Magometa
Hajiyeva street, Makhachkala, Russia)

Зульфия Султановна Исмаилова

кандидат биологических наук, доцент
кафедры зоологии и физиологии,
Дагестанский государственный
университет (Россия, г. Махачкала,
ул. Магомета Гаджиева, 43а)

E-mail: ismailovazs@mail.ru

Zulfiya S. Ismailova

Candidate of biological sciences, associate
professor of the sub-department of zoology
and physiology, Dagestan State University
(43a Magometa Hajiyeva street,
Makhachkala, Russia)

Асият Магомедовна Абдулхалимова

магистрант, Дагестанский
государственный университет
(Россия, г. Махачкала, ул. Магомета
Гаджиева, 43а)

E-mail: zolinan@list.ru

Asiyat M. Abdulkhalimova

Master's degree student, Dagestan State
University (43a Magometa Hajiyeva street,
Makhachkala, Russia)

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 25.09.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 20.10.2023

Принята к публикации / Accepted 11.11.2023

УДК 591.557:599.322.2
doi: 10.21685/2307-9150-2023-4-4

Новый случай гибридизации крапчатого (*Spermophilus suslicus* Güld.) и большого (*Spermophilus major* Pall.) сусликов в зоне симпатрии

С. В. Титов¹, О. В. Чернышова², Н. А. Картавов³, С. С. Закс⁴, А. А. Кузьмин⁵

^{1,2,3,4}Пензенский государственный университет, Пенза, Россия

⁵Пензенский государственный технологический университет, Пенза, Россия

¹svtitov@yandex.ru, ²oliarabbit@yandex.ru, ³nikitakartavov@yandex.ru,

⁴s.s.zaks@yandex.ru, ⁵kuzmin-puh@yandex.com

Аннотация. *Актуальность и цели.* Исследование зон вторичных контактов видов, а именно гибридных зон и зон симпатрии, является актуальной задачей эволюционной биологии и современной зоологии. Многолетнее слежение за изменениями пространственно-генетической структуры зон симпатрии с параллельным изучением морфологических, фенотипических и биоакустических особенностей гибридного населения позволяет выяснить механизмы и последствия процесса случайной межвидовой гибридизации. Целью исследования было изучение современного состояния зоны симпатрии большого и крапчатого сусликов в Поволжье и выявление межвидовых гибридов в контактных поселениях по комплексу молекулярно-генетических маркеров, по окрасочным показателям и по параметрам акустических сигналов. *Материалы и методы.* На территории Ульяновской области обследовано девять контактных поселений: 6 – совместных (характеризующихся разобшением видов по микростациям) и 3 – смешанных (без разобщения) поселений. В контактных поселениях было отловлено и помечено 24 особи обоих видов и возможных межвидовых гибридов. Молекулярно-генетические исследования проводили по пяти маркерам (D-loop, Hoxb5, p53, Zfx, SmcY). Проанализированы звуковые сигналы и окрасочные показатели 11 больших, 11 крапчатых сусликов и 5 предполагаемых межвидовых гибридов. Статистическая обработка данных проведена в программе STATISTICA 10.0. *Результаты.* Исследование зоны симпатрии большого и крапчатого суслика на территории Ульяновской области показало, что по состоянию на 2023 г. сохранились только 5 (из 10 в 2019 г.) контактных поселений. В поселении «Каргино» впервые за весь период мониторинговых работ была отловлена самка с генотипом, указывающим на ее происхождение в результате прямого скрещивания самки *S. major* (m) и самца *S. suslicus*. Показано промежуточное наследование признаков родительских видов гибридами большого и крапчатого сусликов, появившихся в результате случайной гибридизации в зоне симпатрии. *Выводы.* К 2023 г. в зоне симпатрии большого и крапчатого сусликов сложилась депрессивная ситуация, приведшая к возникновению случайной межвидовой гибридизации в точках контакта видов. Мониторинговые исследования долговременно существующих контактных поселений этой пары симпатрических видов следует считать перспективными и потенциально результативными для задач изучения гибридизации сусликов Поволжья.

Ключевые слова: крапчатый суслик, большой суслик, межвидовая гибридизация, зона симпатрии, гибриды

Финансирование: исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-00108, <https://rscf.ru/project/22-24-00108/>

© Титов С. В., Чернышова О. В., Картавов Н. А., Закс С. С., Кузьмин А. А., 2023. Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 License / This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 License.

Для цитирования: Титов С. В., Чернышова О. В., Картавов Н. А., Закс С. С., Кузьмин А. А. Новый случай гибридизации крапчатого (*Spermophilus suslicus* Güld.) и большого (*Spermophilus major* Pall.) сусликов в зоне симпатрии // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 4. С. 54–64. doi: 10.21685/2307-9150-2023-4-4

A new case of hybridization of speckled (*Spermophilus suslicus* Güld.) and russet (*Spermophilus major* Pall.) ground squirrels in the sympatry zone

S.V. Titov, O.V. Chernyshova, N.A. Kartavov, S.S. Zaks, A.A. Kuzmin

^{1,2,3,4}Penza State University, Penza, Russia

⁵Penza State Technological University, Penza, Russia

¹svtitov@yandex.ru, ²oliarabbit@yandex.ru, ³nikitakartavov@yandex.ru,

⁴s.s.zaks@yandex.ru, ⁵kuzmin-puh@yandex.com

Abstract. *Background.* The study of the zone contacts of species, namely hybrid zones and sympatry zones, is an urgent task of evolutionary biology and modern zoology. Long-term monitoring of changes in the spatial and genetic structure of sympatry zones with parallel study of morphological, phenotypic and bioacoustic features of the hybrid population makes it possible to find out the mechanisms and consequences of the process of random interspecific hybridization. The purpose of the work is to monitor the state of the sympatry zone of Speckled and Russet Ground squirrels in the Volga region at the points of contact of the species and to identify interspecific hybrids in contact colonies by a complex of molecular genetic markers, by color indicators and by parameters of acoustic signals. *Materials and methods.* On the territory of Ulyanovsk region 9 colonies were surveyed: 6 combined colonies with specific separation on microstations, 3 mixed colonies without separation. In contact colonies, it was captured and marked 24 individuals of both species and possible interspecific hybrids. Molecular genetic analysis was conducted on 5 markers (D-loop, Hoxb5, p53, Zfx, SmcY) for determination of individuals' origin. Sound signals and color indicators of 11 large, 11 speckled ground squirrels and 5 presumed interspecific hybrids were analyzed. Statistical analysis of obtained data were performed in STATISTICA 10.0. *Results.* A study of the sympatry zone of the large and speckled ground squirrel on the territory of the Ulyanovsk region showed that as of 2023, only 5 (out of 10 in 2019) contact colonies remained. In the colony "Kargino" for the first time during the entire period of monitoring work, a female with a genotype indicating her origin as a result of direct crossing of a female *S. major* (m) and a male *S. suslicus* was captured. Intermediate inheritance of traits of parental species by hybrids of russet and speckled ground squirrels, which appeared as a result of random hybridization in the sympatry zone, is shown. *Conclusions.* By 2023, a depressive situation had developed in the sympatry zone of the russet and speckled ground squirrels, which led to the emergence of random interspecific hybridization at the points of contact of species. Monitoring studies of long-term contact colonies of this pair of sympatric species should be considered promising and potentially effective for the tasks of studying the hybridization of ground squirrels of the Volga region.

Keywords: Speckled Ground squirrel, Russet Ground squirrel, interspecific hybridization, zone of sympatry, hybrids

Financing: the research was financed by the RSF within the research project 22-24-00108, <https://rscf.ru/project/22-24-00108/>

For citation: Titov S.V., Chernyshova O.V., Kartavov N.A., Zaks S.S., Kuzmin A.A. A new case of hybridization of speckled (*Spermophilus suslicus* Güld.) and russet (*Spermophilus major* Pall.) ground squirrels in the sympatry zone. *Izvestiya vysshikh uchebnykh*

Исследование зон вторичных контактов видов, а именно гибридных зон и зон симпатрии, является актуальной задачей эволюционной биологии и современной зоологии [1–3]. Применение в таких исследованиях молекулярно-генетических маркеров позволяет не только установить генетический статус обнаруженной гибридной особи, но и выявить следы интрогрессии чужеродного генетического материала в результате бывшего скрещивания симпатрических видов [4–6]. Многолетнее слежение за изменениями пространственно-генетической структуры зон симпатрии с параллельным изучением морфологических, фенотипических и биоакустических особенностей гибридного населения позволяет выяснить механизмы и последствия процесса случайной межвидовой гибридизации [7–8].

Результаты многолетнего (1996–2022) мониторинга зоны симпатрии большого (*Spermophilus major* Pall.) и крапчатого (*S. suslicus* Güld.) сусликов в Поволжье показали, что на протяжении всего времени наблюдений отмечается неустойчивость ее пространственной структуры, которая проявляется в хронологических изменениях степени контактности симпатрических видов [9]. Изменения затрагивали как площади участков контактирования изолированных одновидовых популяций в результате активных миграций со стороны *S. major*, так и состояния смешанных поселений, подверженных общим с одновидовыми поселениями деградационным процессам. При этом просуществовавшее почти 18 лет (1996–2013) контактное поселение большого и крапчатого сусликов (Чувашская Республика, п. Молодежный) являлось ярким примером гибридной популяции с интрогрессией в сторону *S. major* [10]. Все остальные случаи гибридизации *S. major* и *S. suslicus*, зафиксированные в смешанных и совместных поселениях в границах широкой зоны симпатрии, являются примерами случайной гибридизации в условиях депрессивного состояния контактирующих одновидовых популяций [11].

Целью работы было мониторинговое исследование состояния зоны симпатрии большого и крапчатого сусликов в Поволжье в точках контакта вида и выявление межвидовых гибридов в контактных поселениях по комплексу молекулярно-генетических маркеров, по окрасочным показателям и по параметрам акустических сигналов.

Материал и методы

Исследования зоны симпатрии большого и крапчатого сусликов проводили в ходе проведения полевых работ по изучению естественной гибридизации большого и крапчатого сусликов в Ульяновской области 2023 г. На территории Ульяновской области было обследовано 9 контактных поселений: 6 – совместных (характеризующихся разобшением видов по микро-стациям) и 3 – смешанных (без разобщения) поселений (рис. 1,а). В контактных поселениях было отловлено и помечено 24 особи обоих видов и возможных межвидовых гибридов. Для диагностики видовой принадлежности и гибридного происхождения особей использовали пять молекулярно-генетических маркеров: контрольный регион мтДНК (CR), интрон 6 протоонкогена p53, интрон 5 гена ZfX (zinc-finger gene), интрон 8 гена SmcY(male-specific

histocompatibility antigen), ген *HOXB5* (homeobox containing). Видовую специфичность и индивидуальность фрагментов ДНК особей, полученных в ходе ПЦР, определяли по различиям масс этих фрагментов или особенностям полипептидного спектра гидролизата после рестрикционного анализа [12–14] (Ермаков и др., 2002, 2006; Титов и др., 2018, 2022).

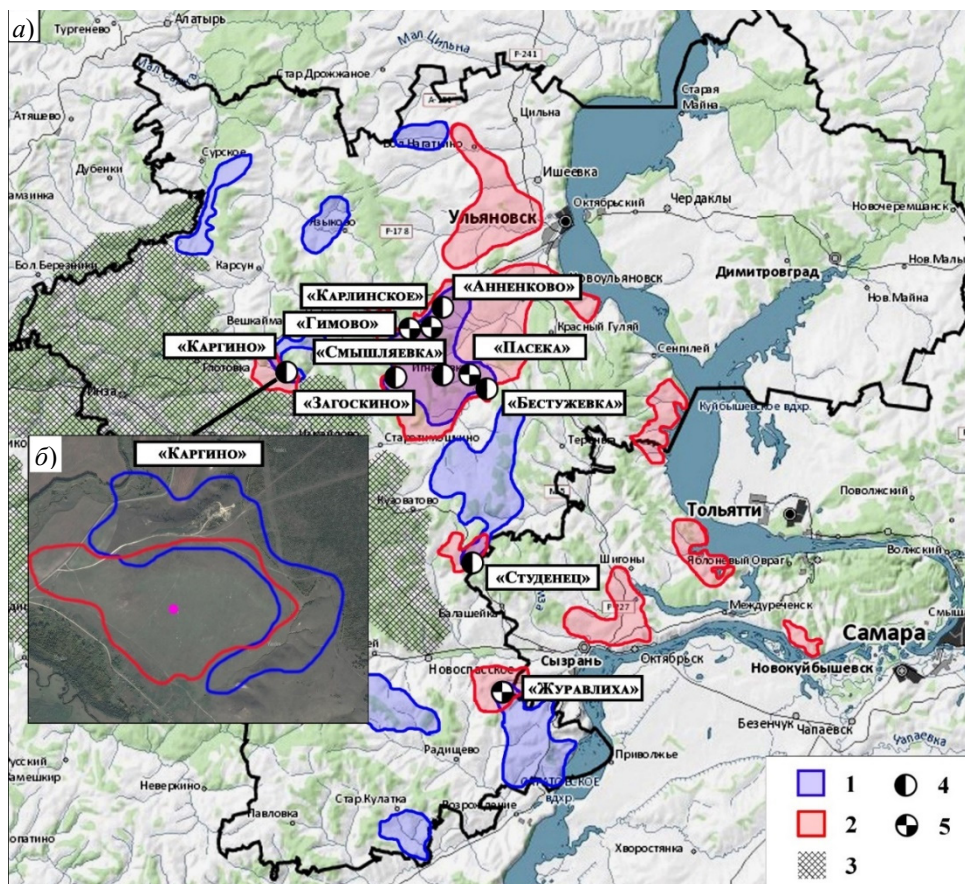


Рис. 1. Точки обследования зоны симпатрии большого и крапчатого сусликов на территории Ульяновской области (а) в 2023 году и карта-схема окрестностей совместного поселения Каргино (б): 1 – метапопуляции крапчатого суслика; 2 – метапопуляции большого суслика; 3 – лесные массивы; 4 – совместные поселения; 5 – смешанные поселения. Названия контактных поселений приведены на карте

ДНК выделяли из образцов ткани, зафиксированных после биопсии в этаноле (96 %) по общепринятой хлороформ-фенольной методике [15]. Полимеразную цепную реакцию (PCR) проводили в стандартных условиях и при соответствующих праймерным системам температурах отжига [7, 12–14].

В биоакустическом анализе использовали записи предупреждающих об опасности сигналов сусликов, полученные с использованием портативного цифрового стереомагнитофона «Marantz PMD 670» и микрофона «SONY ECM737» непосредственно из живоловок после отлова зверьков. Частотные (начальная – H_{in} , максимальная – H_{max} , и конечная частота – H_{end} , Гц) и интервальный (длительность – D , мс) параметры сигналов получены при помощи

программ *Avisoft-Sonograph*. Всего проанализировано 149 предупреждающих об опасности сигналов взрослых больших ($n = 11$, 69 сигнал), крапчатых ($n = 11$, 56 сигнал) сусликов и межвидовых гибридов ($n = 3$, 18 сигналов) из смешанного поселения «Пасека» и одной предполагаемой гибридной особи (6 сигналов) из совместного поселения «Каргино» (рис. 1,б).

Для изучения окрасочных особенностей гибридных особей и родительских видов применен колориметрический метод [16]. Были использованы полученные в ходе полевых исследований цифровые фотоснимки (Nikon D7100) двух экспозиций: верха головы (VG) и лопаточной части спины (SP). Обработку фотоматериала проводили при помощи программы *Adobe® Photoshop®* ver. 8.0 CS. В качестве показателей окраски использовали пять параметров: цветонасыщенность (коэффициент отражения) в красной, синей и зеленой части спектра (в % от полного отражения); белизна, средняя величина первых трех показателей (B) и оттенок (O), отношение интенсивности красной части спектра к белизне. Проанализированы окрасочные показатели 11 взрослых больших, 11 крапчатых сусликов и 5 межвидовых гибридов.

Манипуляции с живыми зверьками и сбор биоматериала проводился неинвазивными методами с учетом Директивы 2010/63/EU Европейского парламента и совета Европейского союза по охране животных, используемых в научных целях (ст. 9 и 42). Используемые методы сбора материала соответствовали рекомендациям ASAB/ABS, *Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching* (Buchanan et al., 2012) и были одобрены Локальным комитетом по этике при ФГБОУ ВО «Пензенский государственный университет» (последний протокол № 7 от 23.03.2023).

Статистическую обработку данных проводили с помощью программы *Statistica for Windows 13.3* (StatSoft.®Russia, SN: AXA908I943629FAACD-A). Были использованы параметрические критерии сравнения, а также пошаговый дискриминантный анализ.

Результаты и обсуждение

Исследование зоны симпатрии большого и крапчатого суслика на территории Ульяновской области показало, что по состоянию на 2023 г. сохранились только 5 (из 10 в 2019) контактных поселений: совместные – «Анненково», «Загоскино», «Каргино» и смешанные – «Карлинское» и «Пасека» (см. рис. 1,а). Общей чертой всех (кроме поселения «Анненково») обнаруженных контактных поселений сусликов была низкая численность особей в них. При этом гибридные особи были зафиксированы вторично в поселении «Пасека» и первый раз в поселении «Каргино». В первом была отловлена гибридная самка № 1378, первый раз пойменная в апреле 2019 г. Во втором поселении впервые за весь период мониторинговых работ была отловлена самка № 1922, по внешним признакам похожая на гибридную особь (рис. 1,б). Генетический анализ подтвердил это предположение. Самка имела генотип, указывающий на ее происхождение в результате прямого скрещивания самки *S. major* (m) и самца *S. suslicus* (s), т.е. она, вероятно, является гибридом первого поколения (F1) – мтДНК (D-loop) – C1 (m); яДНК – HOX 5b5 (m/s), p53 (m/s1), ZfX (m/s).

Зафиксированный в поселении «Каргино» случай межвидовой гибридизации послужил основанием для проверки всех выборок сусликов, отловленных в нем за период (2015–2023) наблюдений. Генетический анализ пока-

зал, что ни в 2015 ($n = 2$) и 2016 ($n = 7$), ни в 2021 г. ($n = 2$) гибридных особей в этом поселении не было обнаружено. При этом поселение характеризовалось достаточно высокой численностью большого (до 6 ос/га) и низкой численностью крапчатого (до 2 ос/га) сусликов. В отличие от перечисленных выше временных точек мониторинга в 2023 г. в поселении «Каргино» было отмечено резкое снижение плотности *S. major* до 2 ос/га и повышение плотности *S. suslicus* – до 5 ос/га. Таким образом, оценивая популяционные условия в совместном поселении сусликов, на фоне которых происходили взаимоотношения симпатрических видов, следует признать, что к 2023 г. в нем сложилась депрессивная ситуация, приведшая к случайной межвидовой гибридизации.

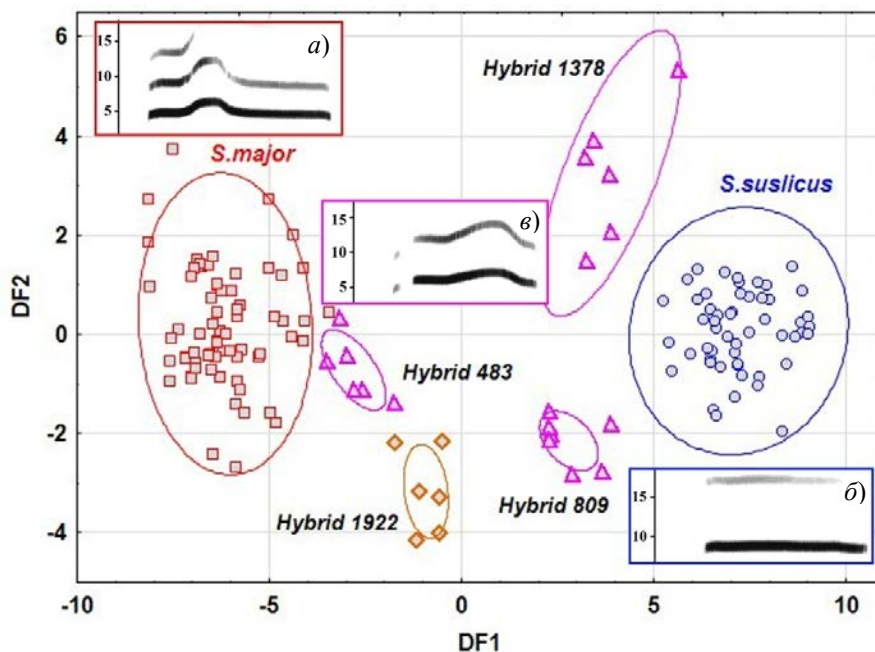


Рис. 2. Результаты пошагового дискриминантного анализа биоакустических показателей и сонограммы тревожных криков больших *Spermophilus major* (а), крапчатых *S. suslicus* (б) сусликов и межвидовых гибридов *S. major* × *S. suslicus* (в)

Анализ биоакустических и окрасочных показателей гибридной самки № 1922, добытой в 2023 г., проводили вместе с показателями гибридных особей, отловленных в совместном поселении «Смышляевка» (самка № 483) и в смешанном поселении «Пасека» (самка № 809, самка № 1378). Предупреждающие об опасности сигналы гибридных особей *S. major* × *S. suslicus* отличаются от криков родительских видов только по частотным показателям [11]. Пошаговый дискриминантный анализ показателей звуковых сигналов больших ($n = 11$), крапчатых ($n = 11$) сусликов и межвидовых гибридов ($n = 4$) выявил промежуточный характер наследования акустических признаков родительских видов у гибридных особей (рис. 3).

Дискриминантный анализ показателей тревожных криков родительских видов и гибридных особей по первой дискриминантной функции (DF1, $EV = 36,637$, $\chi^2 = 671,13$, $df = 25$, $p < 0,0000$) описывает 96,7 % общей диспер-

сии. Максимальные факторные нагрузки по оси этой функции выявлены для начальной (0,864); максимальной (0,587) и конечной (0,752) частоты. Центроиды эллипсов рассеивания располагаются по оси этой функции по градиенту увеличения этих показателей. Зону максимальных значений занимает эллипс звуковых сигналов крапчатых сусликов (*S. suslicus*), зону минимальных значений – эллипс звуковых сигналов больших сусликов (*S. major*), а среднее положение – эллипсы рассеивания параметров звуковых сигналов гибридов (*S. major* × *S. suslicus*). При этом эллипс рассеивания показателей звуковых сигналов гибридной самки № 1922, отловленной в совместном поселении «Каргина», имеет промежуточное расположение и чуть сдвинут в сторону *S. major*.

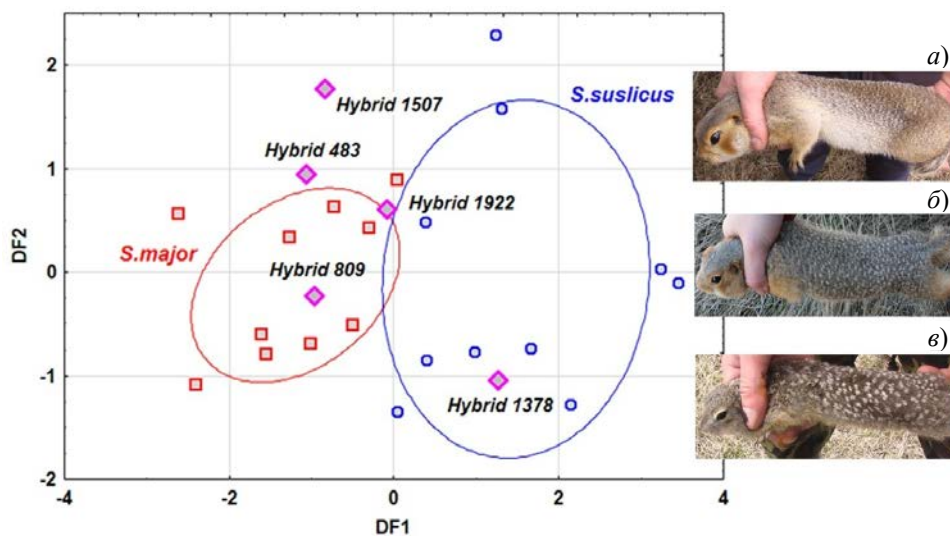


Рис. 3. Результаты пошагового дискриминантного анализа окрасочных показателей и фотографии больших *Spermophilus major* (а), крапчатых *S. suslicus* (б) сусликов и межвидовых гибридов *S. major* × *S. suslicus* (в)

Расположение эллипса показателей тревожного крика отловленной в совместном поселении «Каргина» гибридной самки № 1922 почти между эллипсами *S. major* и *S. suslicus* подтверждает ее статус, установленный генетическим анализом, как гибрида F1, возникшего при прямом скрещивании особей родительских видов.

Дискриминантный анализ окрасочных показателей особей родительских видов и гибридов по первой дискриминантной функции (DF1, $EV = 1,658$, $\chi^2 = 22,99$, $df = 4$, $p = 0,0001$) описывает 97,3 % общей дисперсии. Максимальные факторные нагрузки выявлены для показателей белизны спины *B SP* (–0,777) и верха головы *B VG* (–0,667). При этом выявленная связь имеет обратную зависимость. Зону максимальных значений занимает эллипс окрасочных показателей более темных крапчатых сусликов (*S. suslicus*), зону минимальных значений – эллипс окрасочных показателей более светлых больших сусликов (*S. major*), а в зоне промежуточных значений расположились точки гибридных особей (*S. major* × *S. suslicus*). Отметим, что точка окраски гибридной самки № 1922, отловленной в совместном поселении

«Каргина», имеет промежуточное расположение, что, как и в биоакустическом анализе, подтверждает ее статус гибрида F1, так как расположена посередине между центроидами окрасочных областей родительских видов.

Таким образом, результаты исследований состояния зоны симпатрии большого и крапчатого сусликов в Поволжье на 2023 г. указывают на значительное изменение ее структуры. По причине продолжающейся депрессии численности сусликов в Поволжье отмечено почти 50 % снижение количества контактных поселений. По-видимому, по этой же причине в поселении, находящемся под мониторинговым наблюдением в течение 8 лет (2015–2023), в этом году была обнаружена гибридная самка, являющаяся результатом прямого скрещивания самки *S. major* и самца *S. suslicus*, что доказывают результаты генетического, фенотипического и биоакустического анализа.

Этот факт подтверждает описанный нами ранее механизм межвидовой гибридизации, нередко наблюдаемой у сусликов Поволжья. При условии низкой численности и состояния половой депривации в контактных поселениях этих грызунов создаются условия для межвидового скрещивания [7]. Поэтому мониторинговые исследования долговременно существующих контактных поселений этой пары симпатрических видов следует считать перспективными и потенциально результативными для задач изучения гибридизации *S. major* и *S. suslicus* Поволжья.

Список литературы

1. Barton N. H., Hewitt G. M. Adaptation, speciation and hybrid zones // Nature. 1989. Vol. 341. P. 497–503.
2. Hewitt G. M. Speciation, hybrid zones and phylogeography – or seeing genes in space and time // Molecular Ecology. 2001. № 10. P. 537–549.
3. Queller D. C., Strassmann J. E., Hughes C. R. Microsatellites and kinship // Trends in Ecology & Evolution. 1993. № 8. P. 285–288.
4. Harrison R. G. Hybrid zones: windows on the evolutionary process // Oxford Surveys in Evolutionary Biology. 1990. № 7. P. 69–128.
5. Barton N. H. The role of hybridization in evolution // Molecular Ecology. 2001. № 10. P. 551–568.
6. Howard D. J., Britch S. C., Braswell W. E., Marschall J. L. Evolution in hybrid zones // The Evolution of Population Biology / ed. R. K. Singh, M. K. Uyenoyama. Cambridge : Cambridge University Press, 2003. P. 297–314.
7. Титов С. В. Популяционные и генетические механизмы межвидовой гибридизации млекопитающих (на примере рода *Spermophilus*) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. : МГУ, 2009. 48 с.
8. Кузьмин А. А. Зона гибридизации большого (*Spermophilus major* Pall., 1778) и крапчатого (*S. suslicus* Güld., 1770) сусликов: экологические, поведенческие и генетические особенности : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. : МГУ, 2009. 24 с.
9. Титов С. В., Кузьмин А. А., Наумов Р. В. [и др.]. Динамика ареалов и современное состояние поселений наземных беличьих в правобережных районах Поволжья. Пенза : Изд-во ПГУ, 2015. 124 с.
10. Titov S. V., Kuzmin A. A., Chernyshova O. V. [et al.]. Spatio-Temporal and Genetic Features for a Hybrid Zone Structure Arisen over a Broad Sympatric Zone of Russet (*Spermophilus major* Pallas, 1778) and Speckled (*Spermophilus suslicus* Gldenstaedt, 1770) Ground Squirrels // Biology Bulletin. 2023. Vol. 50, № 3. P. 400–415. doi: 10.1134/S106235902260324X
11. Титов С. В., Кузьмин А. А., Симаков М. Д., Картавов Н. А. Новые данные о гибридизации крапчатого (*Spermophilus suslicus* Gld.) и большого (*Spermophi-*

- lus major* Pall.) сусликов в широкой зоне симпатрии // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2020. № 1 (29). С. 23–35. doi: 10.21685/2307-9150-2020-1-3
12. Ермаков О. А., Сурин В. Л., Титов С. В. [и др.]. Поиск видоспецифических маркеров в Y-хромосоме и их использование при изучении гибридизации сусликов (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) // Генетика. 2006. Т. 42 (4). С. 538–548.
 13. Ермаков О. А., Сурин В. Л., Титов С. В. [и др.]. Изучение гибридизации четырех видов сусликов (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) молекулярно-генетическими методами // Генетика. 2002. Т. 38, № 7. С. 950–964.
 14. Титов С. В., Кузьмин А. А., Закс С. С., Чернышова О. В. Апробация нового маркера ядерной ДНК для исследований гибридизации крапчатого (*Spermophilus suslicus* Güld.) и большого (*S. major* Pall.) сусликов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2018. № 4 (24). С. 72–79. doi: 10.21685/2307-9150-2018-4-8
 15. Sambrook J., Fritsch E. F., Maniatis T. Molecular cloning : A laboratory Manual. Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989. P. 58–64.
 16. Гашеев С. Н. Фотоколориметрирование шкурок млекопитающих с помощью цветного сканера к ИВМРС // Териофауна России и сопредельных территорий : материалы междунар. совещ. VI съезд Териологического общ-ва. М. : Наука, 1999. С. 57.

References

1. Barton N.H., Hewitt G.M. Adaptation, speciation and hybrid zones. *Nature*. 1989;341:497–503.
2. Hewitt G.M. Speciation, hybrid zones and phylogeography – or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology*. 2001;(10):537–549.
3. Queller D.C., Strassmann J.E., Hughes C.R. Microsatellites and kinship. *Trends in Ecology & Evolution*. 1993;(8):285–288.
4. Harrison R.G. Hybrid zones: windows on the evolutionary process. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. 1990;(7):69–128.
5. Barton N.H. The role of hybridization in evolution. *Molecular Ecology*. 2001;(10):551–568.
6. Howard D.J., Britch S.C., Braswell W.E., Marschall J.L. Evolution in hybrid zones. The *Evolution of Population Biology*. Ed. by R.K. Singh, M.K. Uyenoyama. Cambridge: Cambridge University Press, 2003:297–314.
7. Titov S.V. *Population and genetic mechanisms of interspecific hybridization of mammals (by the example of Spermophilus)*. PhD abstract. Moscow: MGU, 2009:48. (In Russ.)
8. Kuz'min A.A. *Hybridization zone of the great (Spermophilus major Pall., 1778) and spotted (S. suslicus Güld., 1770) ground squirrels: ecological, behavioral and genetic features*. PhD. Moscow: MGU, 2009:24. (In Russ.)
9. Titov S.V., Kuz'min A.A., Naumov R.V. et al. *Dinamika arealov i sovremennoe sosyozhanie poseleniy nazemnykh belich'ikh v pravoberezhnykh rayonakh Povolzh'ya = Dynamics of habitats and the current state of settlements of terrestrial squirrels in the right bank regions of the Volga region*. Penza: Izd-vo PGU, 2015:124. (In Russ.)
10. Titov S.V., Kuzmin A.A., Chernyshova O.V. et al. Spatio-Temporal and Genetic Features for a Hybrid Zone Structure Arisen over a Broad Sympatric Zone of Russet (*Spermophilus major* Pallas, 1778) and Speckled (*Spermophilus suslicus* Gldenstaedt, 1770) Ground Squirrels. *Biology Bulletin*. 2023;50(3):400–415. doi: 10.1134/S106235902260324X
11. Titov S.V., Kuz'min A.A., Simakov M.D., Kartavov N.A. New data about hybridization of speckled (*Spermophilus suslicus* Gld.) and russet (*Spermophilus major* Pall.) ground squirrels in a wide zone of sympatry. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzh-*

- skiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences. 2020;(1):23–35. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2020-1-3*
12. Ermakov O.A., Surin V.L., Titov S.V. et al. The search for species-specific markers in the Y chromosome and their use in studying hybridization of ground squirrels (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae). *Genetika = Genetics*. 2006;42(4):538–548. (In Russ.)
 13. Ermakov O.A., Surin V.L., Titov S.V. et al. Studying hybridization of four species of ground squirrels (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) using molecular genetic methods. *Genetika = Genetics*. 2002;38(7):950–964. (In Russ.)
 14. Titov S.V., Kuz'min A.A., Zaks S.S., Chernyshova O.V. Testing a new nuclear DNA marker for studies of hybridization in speckled (*Spermophilus suslicus* Güld.) and large (*S. major* Pall.) ground squirrels. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2018;(4):72–79. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2018-4-8
 15. Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. *Molecular cloning: A laboratory Manual*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989:58–64.
 16. Gasheev S.N. Photocolorimetry of mammal skins using a color scanner for IBMPK. *Teriofauna Rossii i sopredel'nykh territoriy: materialy mezhdunar. soveshch. VI s"ezd Teriologicheskogo obshchva = Theriofauna of Russia and adjacent territories: proceedings of the 6th congress of Theriological society*. Moscow: Nauka, 1999:57. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Сергей Витальевич Титов

доктор биологических наук, профессор,
декан факультета физико-
математических и естественных наук,
заведующий кафедрой зоологии
и экологии, Пензенский
государственный университет
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)

E-mail: svtitov@yandex.ru

Sergey V. Titov

Doctor of biological sciences, professor,
dean of the faculty of physics,
mathematics and natural sciences,
head of the sub-department of zoology
and ecology, Penza State University
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

Ольга Валерьевна Чернышова

кандидат биологических наук, доцент
кафедры зоологии и экологии,
Пензенский государственный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Красная, 40)

E-mail: oliarabbit@yandex.ru

Olga V. Chernyshova

Candidate of biological sciences, associate
professor of the sub-department of zoology
and ecology, Penza State University
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

Никита Александрович Картавов

аспирант, Пензенский государственный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Красная, 40)

E-mail: nikitakartavov@yandex.ru

Nikita A. Kartavov

Postgraduate student, Penza
State University (40 Krasnaya street,
Penza, Russia)

Светлана Сергеевна Закс

кандидат биологических наук, доцент
кафедры зоологии и экологии,
Пензенский государственный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Красная, 40)

E-mail: s.s.zaks@yandex.ru

Svetlana S. Zaks

Candidate of biological sciences, associate
professor of the sub-department of zoology
and ecology, Penza State University
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

Антон Алексеевич Кузьмин

кандидат биологических наук, доцент
кафедры биотехнологий и техносферной
безопасности, Пензенский
государственный технологический
университет (Россия, г. Пенза,
проезд Байдукова/ул. Гагарина, 1а/11)

E-mail: kuzmin-puh@yandex.com

Anton A. Kuz'min

Candidate of biological sciences,
associate professor of the sub-department
of biotechnology and technosphere safety,
Penza State Technological University
(1a/11 Baydukova lane/Gagarina street,
Penza, Russia)

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 18.09.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 14.10.2023

Принята к публикации / Accepted 15.11.2023

УДК 579.26

doi: 10.21685/2307-9150-2023-4-5

Влияние минеральных и микробиологических удобрений на микробоценоз лугово-черноземных почв

С. А. Сашенкова¹, В. О. Ногаев², Ю. В. Корягин³, Н. В. Корягина⁴

^{1,2,3,4}Пензенский государственный аграрный университет, Пенза, Россия

¹sashenkova.s.a@pgau.ru, ²nogaev.v.o@pgau.ru,

³koryagin.y.v@pgau.ru, ⁴koryagina.n.v@pgau.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Вопрос о влиянии внесения минеральных и микробиологических удобрений на состав и численность бактерий и почвенных грибов остается актуальным направлением исследований, что объясняется недостаточной изученностью микробных сообществ на разных типах почв, с одной стороны, а также сложностью процессов и взаимодействий в почвенных биоценозах – с другой. Целью наших исследований было определение численности микроорганизмов и грибов в лугово-черноземной почве в зависимости от внесения минеральных и микробиологических удобрений для выявления оптимальных препаратов. *Материалы и методы.* Почвенные образцы отбирались на коллекционном участке в агроценозе чечевицы, перед посевом и в фазу цветения – образования бобов в трехкратной повторности. Комплексное универсальное удобрение с серой АРАВИВА® НРК(S) 15:15:15(10) вносилось в почву перед посевом, а микробиологические удобрения использовались для предпосевной обработки семян растений чечевицы в день посева. Использовались мясопептонная и крахмалоаммиачная агаризованные питательные среды, приготовленные по стандартным методикам. Посев проводили глубинным способом в трехкратной повторности. *Результаты.* Проведена оценка влияния на численность микроорганизмов и грибов микроудобрений на почвах с использованием минеральных удобрений и без них. Проведен анализ состава микроорганизмов под влиянием использования удобрений. *Выводы.* Установлено достоверное влияние совместного применения минеральных и микробиологических удобрений на общее микробное число. Дана оценка влияния семи видов микробиологических удобрений на фоне минеральных удобрений на численность и состав почвенных микроорганизмов.

Ключевые слова: микробное число, почвенные образцы, чечевица, минеральные и микробиологические удобрения

Для цитирования: Сашенкова С. А., Ногаев В. О., Корягин Ю. В., Корягина Н. В. Влияние минеральных и микробиологических удобрений на микробоценоз лугово-черноземных почв // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 4. С. 65–74. doi: 10.21685/2307-9150-2023-4-5

The effect of mineral and microbiological fertilizers on microbocoenosis of meadow-chernozem soils

S.A. Sashenkova¹, V.O. Nogaev², Yu.V. Koryagin³, N.V. Koryagina⁴

^{1,2,3,4}Penza State Agrarian University, Penza, Russia

¹sashenkova.s.a@pgau.ru, ²nogaev.v.o@pgau.ru,

³koryagin.y.v@pgau.ru, ⁴koryagina.n.v@pgau.ru

Abstract. Background. The question of the effect of mineral and microbiological fertilizers on the composition and abundance of bacteria and soil fungi remains an urgent area of research, which is explained by the lack of knowledge of microbial communities on different types of soils, on the one hand, as well as the complexity of processes and interactions in soil biocenoses, on the other. The purpose of the research is to determine the number of microorganisms and fungi in meadow-chernozem soil, depending on the application of mineral and microbiological fertilizers to identify optimal preparations. *Materials and methods.* Soil samples were taken at the collection site in the agroecosystem of lentils, before sowing and during the flowering phase – the formation of beans in three-fold repetition. Complex universal fertilizer with sulfur APAVIVA® NPK(S) 15:15:15(10) was applied to the soil before sowing, and microbiological fertilizers were used for pre-sowing treatment of seeds of lentil plants on the day of sowing. Meat-peptone and starch-amicized agarized nutrient media prepared according to standard methods were used. Sowing was carried out in depth in a three-fold repetition. *Results.* The impact of micro-fertilizers on the number of microorganisms and fungi on soils with and without mineral fertilizers has been assessed. The analysis of the composition of microorganisms under the influence of the use of fertilizers was carried out. *Conclusions.* A reliable effect of the combined use of mineral and microbiological fertilizers on the total microbial number has been established. The influence of 7 types of microbiological fertilizers on the background of mineral fertilizers on the number and composition of soil microorganisms is assessed.

Keywords: microbial number, soil samples, lentils, mineral and microbiological fertilizers

For citation: Sashenkova S.A., Nogaev V.O., Koryagin Yu.V., Koryagina N.V. The effect of mineral and microbiological fertilizers on microbocoenosis of meadow-chernozem soils. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2023;(4):65–74. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2023-4-5

Введение

Почва, являясь продуктом трансформации верхних слоев литосферы под влиянием жизнедеятельности живого вещества, играет важную роль в поддержании стабильности биосферы. От ее состава и структуры зависит продуктивность наземных экосистем, в том числе агроценозов. При этом ведущую роль в почвенных биоценозах выполняют микроорганизмы, активность, видовой и количественный состав которых определяет плодородие и скорость минерализации мертвого органического вещества [1].

Сообщество почвенных микроорганизмов – это сложная динамическая система, зависящая от большого числа факторов, к которым относится и деятельность человека, связанная с обработкой почвы и внесением минеральных и органических удобрений. Поэтому изучение влияния на микрофлору разных типов почв использования в практике сельского хозяйства разных видов удобрений, включая их кумулятивное действие, является актуальным направлением исследования.

Установлено, что в состав биоценоза почвы входят свободно живущие азотфиксирующие бактерии рода азотобактер (*Azotobacter*), клубеньковые бактерии рода ризобиум (*Rhizobium*), нитрифицирующие бактерии родов нитрозомакс, нитробактер, псевдомонас, грибы, денитрифицирующие бактерии, уробактерии, серо- и железобактерии, актиномицеты, гнилостные микроорганизмы, а также простейшие, бактериофаги и многие другие организмы [2].

Многие авторы отмечают, что внесение минеральных и органических удобрений существенно влияет на состав, активность и численность микроорганизмов и грибов почвы [3, 4]. Кроме того, видовой состав растений, количество образующегося опада и отпада в экосистеме определяют общее микробное число в почвенных образцах. Так, экспериментально было установлено, что внесение минеральных удобрений в почвы, длительное время находящиеся под паром, увеличивало численность микроорганизмов, тогда как на обрабатываемых почвах микробное число изменялось незначительно. При этом снижалась численность актиномицетов и увеличивалась численность грибов во всех вариантах опыта [4, 5].

Неблагоприятное действие минеральных удобрений на микробиоценоз легких супесчаных почв Соликамской сельскохозяйственной станции, отмеченное Е. Н. Мишустиним, было связано с изменением кислотности, которая повлияла на видовой состав и жизнедеятельность микроорганизмов [6].

Использование некоторых микробиологических удобрений по литературным данным положительно влияет на численность почвенных микроорганизмов [7, 8].

В связи с развитием органического земледелия и ростом требований к экологической безопасности сельскохозяйственных технологий в настоящее время увеличивается ассортимент и объемы использования микробиологических удобрений, производители которых заявляют о положительных свойствах этих препаратов, способствующих повышению почвенного плодородия и урожайности растений. Однако вопрос о влиянии микробиологических удобрений на состав и численность бактерий и почвенных грибов в зависимости от способа применения остается актуальным, что объясняется недостаточной изученностью микробных сообществ на разных типах почв, с одной стороны, а также сложностью процессов и взаимодействий в почвенных биоценозах – с другой.

Целью наших исследований было определение численности и качественного состава микроорганизмов и грибов в лугово-черноземной почве в зависимости от внесения минеральных удобрений и использования микробиологических препаратов для предпосевной обработки семян чечевицы.

Материалы и методы

Почвенный покров в опыте был представлен лугово-черноземной выщелоченной малогумусной среднесуглинистой почвой. Содержание гумуса в пахотном слое составляло 5,09–5,12 %. Содержание щелочногидролизуемого азота – 119,9–120,6 мг/кг почвы, подвижного фосфора – 101,7–102,1 мг/кг почвы, обменного калия – 151,8–152,1 мг/кг почвы. Количество водопрочных агрегатов составляло 38,3–38,9 %. Величина равновесной плотности пахотного слоя равнялась 1,33 г/см³, величина общей пористости – 48,2 %, наименьшая влагоемкость – 28,1 %. Содержание физической

глины 39,6 %. Почвенные образцы отбирали перед посевом и в фазу цветения – образования бобов в трехкратной повторности с использованием стандартных методик (ГОСТ Р 58595 – 2019).

Микробиологические препараты использовали в концентрациях, предусмотренных в инструкциях по применению препаратов от производителей. Забор почвенных образцов проводили дважды – до посева и в фазу цветения и образования бобов у растений чечевицы. Используя общие требования к проведению анализов (ГОСТ 29269–91), из средней пробы почвенных образцов брали навеску почвы 10 г, которую помещали в колбу с 90 мл стерильной воды, затем получали разведение 1:1000000 (10^6), которое использовалось для посева на агаризованные питательные среды [9, 10].

Для определения общего микробного числа использовали мясопептонный агар (МПА), а для определения численности актиномицетов – картофельно-аммиачный агар (КАА). Среда готовили и стерилизовали по общепринятым методикам [5, 11].

Посев проводили глубинным методом [5], инкубировали в термостате при температуре +28 °С. На седьмые сутки проводили подсчет численности микроорганизмов, описывали морфологию колоний с учетом их цвета, структуры, блеска, формы края и других характеристик. Готовили фиксированные микропрепараты, которые микроскопировали [12].

При проведении исследований применялись удобрения, характеристики которых [7, 8] представлены в табл. 1.

Таблица 1

Характеристика используемых
минеральных и микробиологических удобрений

Название препарата 1	Характеристика 2
Комплексное универсальное удобрение с серой АРАВИВА® NPK(S) 15:15:15(10)	Комплексное универсальное удобрение с серой АРАВИВА NPK(S) 15:15:15(10), содержащее 15 % азота, 15 % фосфора, 15 % калия, 10 % серы и 0,3 – 1 % магния
«Азотовит» + «Фосфатовит»	Азотовит содержит живые бактерии, обладающие азотфиксирующими свойствами. Содержание в препарате живых штаммов В-9029 бактерии <i>Azotobacter chroococcum</i> достигает 5 млрд/см ³ (раствор 5×10^9 КОЕ/г). Фосфовит содержит 120 млн/см ³ (раствор $0,12 \times 10^9$ КОЕ/г) живого материала штамма В-8966 бактерии <i>Bacillus mucilaginosus</i> Вас-10
«Ризобаш»	Содержит высокую концентрацию клубеньковых бактерий <i>Bradyrhizobium japonicum</i> (<i>Rhizobium japonicum</i>), штамм ВКПМ В-10433, витамины, фитогормоны, полисахариды, протекторные вещества
«Биоазфк»	Содержит азотфиксирующие бактерии <i>Azotobacter chroococcum</i> , титр не менее 1×10^7 КОЕ/мл; фосформобилизующие бактерии <i>Bacillus megaterium</i> , титр не менее 1×10^8 КОЕ/мл; фосфор- и калиймобилизующие бактерии <i>Bacillus mucilaginosus</i> , титр не менее 1×10^8 КОЕ/мл; а также природные полисахариды, фитогормоны, витамины

Окончание табл. 1

1	2
«Биокомпозит коррект»	Консорциум в культуральной жидкости хозяйственно ценных штаммов нескольких видов полезных бактерий с общим титром не менее $1 \cdot 10^9$ КОЕ/мл
«Органит N»	Клетки штамма <i>Azospirillum zeae</i> (титр не менее 1×10^9 КОЕ/мл)
«Органит P»	Споры штамма <i>Bacillus megaterium</i> (титр не менее 1×10^9 КОЕ/мл)
«Ризоторфин-Б»	Клетки клубеньковых бактерий штамма <i>Rhizobium</i> sp. в количестве не менее 2,5 млрд. 1 г порошковидного препарата с влажностью 55–60 %

На делянках с минеральным фоном вносили комплексное удобрение «Арапвiва», перед посевом из расчета дозы по 16 кг/га действующего вещества каждого элемента ($N_{15}P_{15}K_{15}$) [7].

Статистическая обработка полученных результатов проведена по методике дисперсионного анализа [13].

Результаты и обсуждения

Общее микробное число в почвенных образцах, отобранных до посева на участках без минеральных удобрений (фон А), статистически одинаково, что свидетельствует о сходстве по этому показателю выбранных для эксперимента делянок (табл. 2). Аналогичные результаты на этом фоне получены по вариантам почвенных образцов, отобранных в фазу цветения и образования бобов.

Таблица 2

Общее микробное число ($\times 10^6$ КОЕ/г почвы) в почвенных образцах под влиянием минеральных и микробиологических удобрений на мясопептонном агаре (МПА)

Вариант обработки семян перед посевом	До посева		В фазу цветения и образования бобов		НСР ₀₅ (по вариантам)
	фон А – без минеральных удобрений	фон В – с минеральными удобрениями	фон А – без минеральных удобрений	фон В – с минеральными удобрениями	
1. Вода (контроль)	9,00	12,00	15,00	30,67	15,98
2. «Азотовит» + «Фосфатовит»	12,00	20,67*	25,33	50,97	15,63
3. «Ризобаш»	9,67	14,67	24,67	49,67	21,45
4. «Биоазфк»	10,33	12,67	23,33	41,00	19,27
5. «Ризоторфин-Б»	10,67	13,00	25,33	49,67	18,63
6. «Органит N»	11,33	13,33	24,00	50,67	23,34
7. «Биокомпозит коррект»	11,33	14,33	23,33	49,00	23,87
8. «Органит P»	10,00	16,00	24,67	49,67	16,93
НСР ₀₅	4,37	4,37	17,05	17,05	

*Жирным шрифтом выделены достоверные различающиеся показатели.

На участках, где вносились минеральные удобрения, количество микроорганизмов варьирует больше. В варианте 2, где планировался посев семян, обработанных «Азотовит» + «Фосфатовит», этот показатель оказался существенно выше, чем на других участках, что, вероятно, обусловлено не учитываемыми в эксперименте факторами.

Необходимо отметить существенное увеличение численности микроорганизмов на фоне с минеральными удобрениями при использовании большинства микробиологических удобрений, как в сравнении с контролем, так и с результатами, полученными до посева. В контрольном варианте численность микроорганизмов существенно возросла только в фазу цветения и образования бобов на делянках с минеральным фоном. Это в целом согласуется с литературными данными, что оптимальное количество в почве основных минеральных элементов (азота, фосфора, калия) повышает количество микроорганизмов и усиливает их биологическую активность [14].

Динамика численности актиномицетов и нитрифицирующих бактерий, полученная в экспериментальных условиях, представлена в табл. 3.

Таблица 3

Общее микробное число ($\times 10^6$ КОЕ/г почвы) в почвенных образцах под влиянием минеральных и микробиологических удобрений на картофельно-аммиачном агаре (КАА)

Вариант обработки семян перед посевом	До посева		В фазу цветения и образования бобов		НСР ₀₅ (по вариантам)
	фон А – без минеральных удобрений	фон В – с минеральными удобрениями	фон А – без минеральных удобрений	фон В – с минеральными удобрениями	
1. Вода (контроль)	17,67	22,00	28,33	59,67*	15,98
2. «Азотовит» + «Фосфатовит»	30,33	44,33	42,33	68,27	15,63
3. «Ризобаш»	31,67	38,00	39,67	64,00	21,45
4. «Биоазфк»	28,67	35,33	36,00	58,67	19,27
5. «Ризоторфин-Б»	31,33	44,00	38,67	64,33	18,63
6. «Органит N»	32,33	39,67	40,00	63,05	23,34
7. «Биокомпозит коррект»	32,67	40,33	38,33	64,67	23,87
8. «Органит Р»	36,67	40,33	38,67	66,16	16,93
НСР ₀₅	29,60	29,60	16,40	16,40	

*Жирным шрифтом выделены достоверные различающиеся показатели.

Число микроорганизмов в контрольном варианте существенно возросло на почвах с минеральным фоном в фазу цветения и образования бобов, причем численность была почти в 3 раза выше, чем перед посевом. Это можно объяснить деятельностью симбиотических азотфиксирующих микроорганизмов. В то же время на почвах без минерального фона этот показатель существенно не отличался от результатов, полученных до посева. Таким образом, использование минеральных удобрений, вероятно, стимулировало активность азотфиксаторов и нитрифицирующих бактерий. Следует отметить,

что избыток азота, наоборот, снижает численность таких микроорганизмов [4]. Очевидно, в эксперименте внесение минерального удобрения не повлияло на сдвиг оптимального количества азота в почве для жизнедеятельности бактерий.

Необходимо отметить, что в ходе вегетации чечевицы по всем вариантам произошло достоверное повышение численности актиномицетов и бактерий, связанных с трансформацией азота, на почвах с минеральным фоном. Однако отличия между вариантами с использованием микробиологических удобрений и контролем оказались несущественными, как с использованием минеральных удобрений, так и без них. Это не позволяет говорить об эффективности микробиологических препаратов, используемых в эксперименте.

Оценка значимости действия изучаемых факторов: фон с удобрениями и без удобрений и использование микробиологических препаратов на численность микроорганизмов в лугово-черноземной почве с использованием критерия Фишера показала, что влияние каждого фактора в отдельности незначимо ($p < F_{05}$), но их взаимодействие является существенным ($p > F_{05}$), причем как по общему числу микроорганизмов на МПА, так и по числу актиномицетов и нитрифицирующих и других бактерий на КАА.

Микроскопирование показало, что на МПА преобладали колонии шаровидных бактерий *Streptococcus sp.*, образующие слизистые Гр + колонии белого цвета с неровными краями. В значительно меньшей степени на чашках Петри были представлены шаровидные Гр – бактерии, образующие желтоокрашенные, блестящие колонии с ровным краем. Необходимо отметить, что на этой питательной среде в значительно большей степени встречались грибные колонии *Aspergillus sp.* и *Penicillium sp.*

Иной видовой состав микроорганизмов регистрировался на КАА. Так, в варианте с использованием «Азотовит» + «Фосфатовит» преобладали палочковидные бактерии, предположительно *Bacillus sp.*, образуя слизистые колонии желтого цвета. В небольшом количестве здесь отмечались небольшие колонии красного цвета с ровными краями, состоящие из Гр – палочковидных бактерий, и белые матовые колонии, состоящие из Гр + шаровидных бактерий.

В вариантах с «Биоазфк» и «Ризоторфин» отмечались колонии актиномицетов, которые характеризовались плотной консистенцией, неровными краями и слабо развитым воздушным мицелием.

Заключение

Таким образом, не установлено существенное влияние микробиологических удобрений, используемых для замачивания семян чечевицы, и минерального фона как фактора среды, отмеченного в литературных источниках [15, 16], на количественный состав микробоценоза лугово-черноземной почвы. Это, на наш взгляд, можно объяснить видом культуры, которая в большей степени повлияла на состав микрофлоры. Но взаимодействие этих факторов оказалось значимым и способствовало повышению количества микроорганизмов в почве.

Использование разных видов биоудобрений для предпосевной обработки семян, очевидно, влияет на качественный состав микробиоты, увеличивая количество актиномицетов и палочковидных форм бактерий. Но в дан-

ном случае количество привносимых с препаратом микроорганизмов оказалось незначительным и следует использовать другие агротехнические приемы, чтобы данный фактор имел существенное влияние.

Сравнивая количество микроорганизмов на разных питательных средах по значимым параметрам, необходимо отметить, что на МПА на фоне с минеральными удобрениями количество микроорганизмов в контроле существенно ниже, чем в вариантах с использованием микроудобрений. В то же время на КАА эти показатели сопоставимы, что свидетельствует о достаточно высокой активности симбиотической микрофлоры в лугово-черноземной почве.

Список литературы

1. Войнова-Райкова Ж., Ранков В., Ампова Г. Микроорганизмы и плодородие. М. : Агропромиздат, 1986. 120 с.
2. Круглов Ю. В. Микробное сообщество почвы: физиологическое разнообразие и методы исследования // Сельскохозяйственная биология. 2016. Т. 51, № 1. С. 46–59. doi: 10.15389/agrobiology.2016.1.46rus
3. Корягин Ю. В. Сашенкова С. А., Корягина Н. В., Куликова Е. Г. Активность бактерий AZOTOBACTER CHROOCOCCUM в зависимости от элементов минерального питания в почве // Современная наука: актуальные проблемы теории и практики. Сер.: Естественные и технические науки. 2022. № 11. С. 26–33.
4. Марьина-Чермных О. Г., Тойметов М. Э. Влияние органо-минерального удобрения на микрофлору почвы // Вестник Марийского государственного университета. Сер.: Сельскохозяйственные науки. Экономические науки. 2018. Т. 4, № 3. С. 52–55. doi: 10.30914/2411-9687-2018-4-3-52-56
5. Павлович С. А. Микробиология с микробиологическими исследованиями : учеб. пособие. Минск : Вышэйшая школа, 2009. 502 с. URL: <https://e.lanbook.com/book/65463>
6. Мишустин Е. Н. Микроорганизмы и продуктивность земледелия. М. : Наука, 1972. 344 с.
7. Минеев В. Г., Сычев В. Г., Гамзиков Г. П. [и др.]. Агрохимия : учебник / под ред. В. Г. Минеева. М. : Изд-во ВНИИА им. Д. Н. Прянишникова, 2017. 854 с.
8. Инструкции по применению биопрепаратов. URL: <https://agroservers.ru>
9. Зенова Г. М., Степанов А. Л., Лихачева А. А. [и др.]. Практикум по биологии почв. М., 2002. 120 с.
10. Корягин Ю. В., Корягина Н. В., Арефьев А. Н., Куликова Е. Г. Биология почв : учеб. пособие для студентов высших учебных заведений, обучающихся по аграрным направлениям. М. : Изд-во Юрайт, 2021. 415 с.
11. Хабирова С. Р., Шуралев Э. А., Мукминов М. Н. Методы исследования почвенных микромицетов при оценке биологических эффектов загрязнения среды : учеб. пособие. Казань : Казанский университет, 2022. 128 с.
12. Емцев В. Т., Мишустин Е. Н. Микробиология : учебник для бакалавров. М. : Юрайт, 2016. 445 с.
13. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. 5-е изд. М. : Агропромиздат, 1985. 351 с.
14. Алехина Л. В. Влияние длительного внесения удобрений в севообороте на микрофлору и некоторые биохимические процессы в орошаемых сероземах Чуйской долины Киргизской ССР : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.07. Микробиология. Фрунзе, 1982. 192 с.
15. Дёмина О. Н. Влияние минеральных удобрений на биологическую активность чернозема выщелоченного лесостепной зоны Зауралья : дис. ... канд. с.-х. наук : 06.01.04. Агрохимия. Тюмень, 2021. 169 с.

16. Кукишева А. А. Влияние экологических факторов на микрофлору и ферментативную активность дерново-подзолистой почвы Томской области и чернозема выщелоченного Алтайского Приобья : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08. Экология. Новосибирск, 2011. 20 с.

References

1. Voynova-Raykova Zh., Rankov V., Ampova G. *Mikroorganizmy i plodorodie = Microorganisms and fertility*. Moscow: Agropromizdat, 1986:120. (In Russ.)
2. Kruglov Yu.V. Soil microbial community: physiological diversity and research methods. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya = Agricultural biology*. 2016;51(1):46–59. (In Russ.). doi: 10.15389/agrobiology.2016.1.46rus
3. Koryagin Yu.V. Sashenkova S.A., Koryagina N.V., Kulikova E.G. Activity of AZOTOBACTER CHROOCOCCUM depending on mineral nutrition elements in the soil. *Sovremennaya nauka: aktual'nye problemy teorii i praktiki. Ser.: Estestvennye i tekhnicheskie nauki = Modern science: current problems of theory and practice. Series: Natural and engineering sciences*. 2022;(11):26–33. (In Russ.)
4. Mar'ina-Chernnykh O.G., Toymetov M.E. The effect of organomineral fertilizer on soil microflora. *Vestnik Mariyskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Sel'skokhozyaystvennye nauki. Ekonomicheskie nauki = Bulletin of Mari State University. Series: Agricultural sciences. Economic sciences*. 2018;4(3):52–55. (In Russ.). doi: 10.30914/2411-9687-2018-4-3-52-56
5. Pavlovich S.A. *Mikrobiologiya s mikrobiologicheskimi issledovaniyami: ucheb. posobie = Microbiology with microbiological research: textbook*. Minsk: Vysheyschaya shkola, 2009:502. Available at: <https://e.lanbook.com/book/65463>
6. Mishustin E.N. *Mikroorganizmy i produktivnost' zemledeliya = Microorganisms and agricultural productivity*. Moscow: Nauka, 1972:344. (In Russ.)
7. Mineev V.G., Sychev V.G., Gamzikov G.P. et al. *Agrokimiya: uchebnik = Agrochemistry: textbook*. Moscow: Izd-vo VNIIA im. D.N. Pryanishnikova, 2017:854. (In Russ.)
8. *Instruktsii po primeneniyu biopreparatov = Instructions for the use of biological products*. Available at: <https://agroservers.ru>
9. Zenova G.M., Stepanov A.L., Likhacheva A.A. et al. *Praktikum po biologii pochv = Workshop on soil biology*. Moscow, 2002:120. (In Russ.)
10. Koryagin Yu.V., Koryagina N.V., Arefev A.N., Kulikova E.G. *Biologiya pochv: ucheb. posobie dlya studentov vysshikh uchebnykh zavedeniy, obuchayushchikhsya po agrarnym napravleniyam = Soil biology : textbook for students of higher educational institutions studying in agricultural fields*. Moscow: Izd-vo Yurayt, 2021:415. (In Russ.)
11. Khabirova S.R., Shuraley E.A., Mukminov M.N. *Metody issledovaniya pochvennykh mikromitsetov pri otsenke biologicheskikh effektov zagryazneniya sredy: ucheb. posobie = Methods for studying soil micromycetes when assessing the biological effects of environmental pollution: textbook*. Kazan': Kazanskiy universitet, 2022:128. (In Russ.)
12. Emtsev V.T., Mishustin E.N. *Mikrobiologiya: uchebnik dlya bakalavrov = Microbiology: textbook for bachelors*. Moscow: Yurayt, 2016:445. (In Russ.)
13. Dospikhov B.A. *Metodika polevogo opyta. 5-e izd = Field experiment methodology. The 5th edition*. Moscow: Agropromizdat, 1985:351. (In Russ.)
14. Alekhina L.V. *The influence of long-term application of fertilizers in crop rotation on microflora and some biochemical processes in irrigated gray soils of the Chui Valley of the Kirghiz SSR*. PhD dissertation: 03.00.07. Frunze, 1982:192. (In Russ.)
15. Demina O.N. *The influence of mineral fertilizers on the biological activity of leached chernozem in the forest-steppe zone of the Trans-Urals*. PhD dissertation: 06.01.04. Tyumen', 2021:169. (In Russ.)
16. Kukisheva A.A. *The influence of environmental factors on the microflora and enzymatic activity of sod-podzolic soil of the Tomsk region and leached chernozem of the Altai Ob region*. PhD abstract: 03.02.08. Novosibirsk, 2011:20. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Светлана Анатольевна Сашенкова

кандидат биологических наук, доцент,
доцент кафедры биологии,
биологических технологий
и ветеринарно-санитарной экспертизы,
Пензенский государственный аграрный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Ботаническая, 30)

E-mail: sashenkova.s.a@pgau.ru

Владислав Олегович Ногает

аспирант, Пензенский
государственный аграрный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Ботаническая, 30)

E-mail: nogaev.v.o@pgau.ru

Юрий Викторович Корягин

кандидат сельскохозяйственных наук,
доцент, доцент кафедры селекции,
семеноводства и биологии растений,
Пензенский государственный аграрный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Ботаническая, 30)

E-mail: koryagin.y.v@pgau.ru

Наталья Викторовна Корягина

кандидат сельскохозяйственных наук,
доцент, доцент кафедры селекции,
семеноводства и биологии растений,
Пензенский государственный аграрный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Ботаническая, 30)

E-mail: koryagina.n.v@pgau.ru

Svetlana A. Sashenkova

Candidate of biological sciences,
associate professor, associate professor
of the sub-department of biology, biological
technologies and veterinary and sanitary
expertise, Penza State Agrarian University
(30 Botanicheskaya street, Penza, Russia)

Vladislav O. Nogaev

Postgraduate student, Penza State
Agrarian University (30 Botanicheskaya
street, Penza, Russia)

Yuri V. Koryagin

Candidate of agricultural sciences,
associate professor, associate professor
of the sub-department of breeding, seed
production and plant biology,
Penza State Agrarian University
(30 Botanicheskaya street, Penza, Russia)

Natalia V. Koryagina

Candidate of agricultural sciences,
associate professor, associate professor
of the sub-department of breeding, seed
production and plant biology,
Penza State Agrarian University
(30 Botanicheskaya street, Penza, Russia)

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 10.09.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 19.10.2023

Принята к публикации / Accepted 29.11.2023

УДК 581.55

doi:10.21685/2307-9150-2023-4-6

Широколиственные леса Окско-Донской равнины в границах Пензенской области

Н. А. Леонова¹, С. Н. Артемова², О. В. Смирнова³

^{1,2}Пензенский государственный университет, Пенза, Россия

¹Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь», Пенза, Россия

³Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия

¹na_leonova@mail.ru, ²art-serafima@yandex.ru, ³ovsinfo@gmail.com

Аннотация. *Актуальность и цели.* Окско-Донская равнина расположена на северо-западе Пензенской области. Растительность территории представлена в основном лесами: преобладают вторичные леса, широколиственные леса с высоким участием дуба черешчатого составляют около 10 %. *Материалы и методы.* Изучение состава и структуры широколиственных лесов осуществляли при маршрутных и стационарных исследованиях на пробных площадях. В анализ вошли 121 полное геоботаническое описание в рамках естественных контуров растительных сообществ общепринятыми методами с указанием в процентах проективного покрытия растений. Классификацию растительности проводили с эколого-ценотических позиций. Ординацию геоботанических описаний проводили методом непрямого градиентного анализа с использованием пакета PC-ORD5. Структурное разнообразие сообществ оценивали по соотношению в составе растительного покрова эколого-ценотических групп видов. Проводили оценку сукцессионного состояния сообществ. *Результаты и выводы.* Широколиственные леса не имеют широкого распространения на Окско-Донской равнине в границах Пензенской области и приурочены к слабоволнистым междуречным пространствам, сложенным маломощными флювиогляциальными отложениями. В травяном покрове широколиственных лесов по числу и видовому обилию абсолютными доминантами являются неморальные виды. Абсолютным доминантом широколиственных неморальнотравных лесов является *Carex pilosa*. Для бореально-неморальнотравных лесов характерен плотный полог из *Corylus avellana*. В результате хозяйственной деятельности образовались леса с высоким участием луговых видов. Все современные лесные ценозы находятся на разных стадиях демутиаций после рубок разной степени интенсивности, выпаса, пожаров, распашки.

Ключевые слова: широколиственные леса, Окско-Донская равнина, видовой состав, структура, сукцессионное состояние, эколого-ценотические группы

Для цитирования: Леонова Н. А., Артемова С. Н., Смирнова О. В. Широколиственные леса Окско-Донской равнины в границах Пензенской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 4. С. 75–90. doi:10.21685/2307-9150-2023-4-6

Broadleaved forests of the Oka-Don plain within the borders of Penza region

N.A. Leonova¹, S.N. Artemova², O.V. Smirnova³

^{1,2}Penza State University, Penza, Russia

¹State Nature Reserve “Volga Forest-Steppe”, Penza, Russia

³Center of forest ecology and capability problems of the RAS, Moscow, Russia

¹na_leonova@mail.ru, ²art-serafima@yandex.ru, ³ovsinfo@gmail.com

Abstract. *Background.* The Oka-Don Plain is located in the north-west of Penza region. The vegetation of the territory is represented mainly by forests: secondary forests predominate, deciduous forests with a high proportion of pedunculate oak make up about 10%. *Materials and methods.* The composition and structure of broad-leaved forests was studied during route and stationary studies on sample plots. The analysis included 121 complete geobotanical descriptions within the natural contours of plant communities using generally accepted methods, indicating the percentage of projective plant cover. Vegetation classification was carried out from ecological and cenotic positions. The ordination of geobotanical descriptions was carried out using the method of indirect gradient analysis (DCA) using the PC-ORD5 package. The structural diversity of communities was assessed by the ratio of ecological-cenotic groups (ECG) species in the composition of the vegetation cover. We assessed the successional state of communities. *Results and conclusions.* Broad-leaved forests are not widespread on the Oka-Don Plain within the boundaries of the Penza region and are confined to weakly undulating interfluvial spaces composed of thin fluvioglacial deposits. In the grass cover of broad-leaved forests, in terms of number and species abundance, nemoral species are the absolute dominants. The absolute dominant of broad-leaved nemoral forests is *Carex pilosa*. Boreal-nemoral forests are characterized by a dense canopy of *Corylus avellana*. As a result of economic activities, forests with a high participation of meadow species were formed. All modern forest cenoses are at different stages of demutation after logging of varying degrees of intensity, grazing, fires, and plowing.

Keywords: broad-leaved forests, Oka-Don Plain, species composition, structure, successional state, ecological-coenotic groups

For citation: Leonova N.A., Artemova S.N., Smirnova O.V. Broadleaved forests of the Oka-Don plain within the borders of Penza region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2023;(4):75–90. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2023-4-6

Введение

Окско-Донская равнина, ее краевая часть, расположена на северо-западе Пензенской области и представлена ландшафтами водно-ледниковых равнин (ВЛР) с абсолютными отметками водоразделов на высоте 160–180 м, редко выше [1]. На формирование литогенной основы этой территории большое влияние оказали гляциальные процессы в четвертичное время, обусловившие распространение моренных суглинков и флювиогляциальных песков. На большей территории морена размыта и перекрыта аллювиальными и озерно-аллювиальными отложениями. Особую ландшафтоформирующую роль играют современные (голоцен) отложения овражно-балочной сети, представленные бурыми суглинками, супесями и глинистыми песками с включением щебня и гравия. Грунтовые воды здесь залегают близко к дневной поверхности и обуславливают заболачивание отрицательных форм рельефа, в болотных геоконструкциях они содержат гумусовые кислоты. В структуре почвенного покрова доминируют дерново-подзолистые почвы.

Растительность Окско-Донской равнины представлена в основном лесами. Преобладают вторичные леса – березняки (42,5 %) и осинники (18,9 %), сосняки занимают около 25,5 % территории, широколиственные леса с высоким участием дуба черешчатого – 10,2 %. Вблизи родников, ручьев, поймам малых рек формируются черноольшаники (1,7 %), вокруг болот (большей частью со следами антропогенной деятельности – осушением) – ивняки (0,03 %). Отмечаются культуры ели сибирской (0,06 %), лиственницы (0,16 %), ясеня обыкновенного (0,23 %), тополей (0,23 %), кедра (0,01 %) [2–5].

Широколиственные леса Окско-Донской равнины с эколого-флористических позиций отнесены к [7]:

Класс *CARPINO-FAGETEA SYLVATICAЕ* Jakucs ex Passarge 1968

Порядок *Carpinetalia betuli* P. Fukarek 1968

Союз *Quercu roboris–Tilion cordatae* Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015

Асс. *Quercu roboris–Tiliatum cordatae* Laivinsh 1986 ex Laivinsh in Solometsch et al. 1993

Субасс. *Q.r.-T.c. caricetosum pilosae* Zaugolnova et Braslavskaya 2003

Асс. *Corylo avellanae-Pinetum sylvestris* Bulokhov et Solomeshch 2003

Союз *Scillo sibericae–Quercion roboris* Onyshchenko 2009 (*Aceri campestris–Quercion roboris* Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015 (syntax.syn.))

Асс. *Fraxino excelsioris–Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch 2003

Вар. *Acer tataricum*

Б.с. *Acer platanoides – Tilia cordata [Carpinetalia betuli]*

Б. с. *Quercus robur–Corylus avellana [Carpinetalia betuli]*

Б. с. *Acer tataricum–Quercus robur [Quercetalia pubescenti-petraeae]*

Значительная часть водораздельных территорий Окско-Донской равнины распахана и преобразована в сельхозугодья (часть из которых в настоящее время заброшена). Лесистость территории составляет около 40 %.

Данная статья посвящена анализу современного состояния широколиственных лесов Окско-Донской равнины.

Методы исследования

Изучение состава и структуры широколиственных лесов осуществляли при маршрутных и стационарных исследованиях на пробных площадях (ПП) размером 10 × 10 м (100 м²). Всего автором лично было выполнено 121 описание. Геоботанические описания проводили в рамках естественных контуров растительных сообществ общепринятыми методами [8] с указанием в процентах проективного покрытия растений. Принято следующее деление на ярусы: ярус *A* – древесный ярус – генеративные и сенильные деревья высотой 15 и более метров, ярус *B* – ярус подлеска – виргинильные деревья и виргинильные и генеративные особи кустарников, высотой более 1 м, ярус *C* – травяно-кустарничковый (травяной) ярус – имматурные особи деревьев, кустарников, кустарнички и травы, *D* – мохово-лишайниковый ярус. Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова [9]. Полученные геоботанические описания послужили материалом для анализа биообразия.

Классификацию растительности проводили с эколого-ценотических позиций [10]. В качестве доминантных рассматривались виды, у которых числовое значение покрытия-обилия хотя бы на одной ПП, входящей в группу описаний, было не менее 40 %. Константность (класс постоянства) видов

рассчитывался по схеме: 1-й класс – вид присутствовал не более чем на 20 % площадок в группе описаний, 2-й класс – от 20 до 40 % площадок, 3-й класс – от 40 до 60 %, 4-й класс – от 60 до 80 %, 5-й класс – более 80 %. Также были рассчитаны индикаторные значения видов по методу IndVal [11].

Ординацию геоботанических описаний проводили методом непрямого градиентного анализа (DCA) [12] с использованием пакета PC-ORD5 [142]. Оценка экологических режимов местообитаний сообществ проведена с использованием диапазонных экологических шкал Д. Н. Цыганова [13]. Были использованы факторы среды: увлажнение (Hd), кислотность (Rc), обобщенный солевой режим (трофность) (Tr), богатство азотом (Nt), переменность увлажнения почв (fH) и освещенность (Lc).

Структурное разнообразие сообществ оценивали по соотношению в составе растительного покрова эколого-ценотических групп (ЭЦГ) видов [10]. Были выделены семь ЭЦГ: неморальная (Nm), бореальная (Br), нитрофильная (Nt), боровая (Pn), лугово-опушечная (Md), степная (St), олиготрофная (Olg).

Проводили оценку сукцессионного состояния сообществ [14].

Для всех статистических тестов был установлен уровень значимости $p < 0,05$. Статистическая обработка данных проведена в пакетах Microsoft Office Excel 2010 и STATISTICA 10.0.

Результаты и обсуждения

Современные широколиственные леса с доминированием в древостое *Quercus robur*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Fraxinus excelsior* преимущественно встречаются на слабоволнистых междуречных пространствах, сложенных маломощными флювиогляциальными отложениями.

В составе флоры лесов выявлено 49 видов растений, принадлежащих к 45 родам и 34 семействам. Преобладают двудольные цветковые растения (табл. 1).

Таблица 1

Таксономическая структура широколиственных лесов Окско-Донской равнины

Признаки	Количественные показатели
Общее число видов	49
Общее число родов	45
Общее число семейств	34
Доля мхов, %	0
Доля сосудистых споровых, %	6,1
Доля голосеменных, %	2,0
Доля цветковых, %	91,8
Доля однодольных среди цветковых, %	15,6
Доля двудольных среди цветковых, %	84,4

По доминированию в травостое видов разных ЭЦГ были выделены следующие три группы широколиственных лесов (табл. 2): неморально-травные – *Querceta nemoro-herbosa* (Q-Nm), бореально-неморально-травные – *Querceta boreo-nemoro-herbosa* (Q-Br Nm), лугово-неморально-травные – *Querceta prato-nemoro-herbosa* (Q-Md Nm).

Таблица 2

Видовое разнообразие и высококонстантные виды широколиственных лесов Окско-Донской равнины

Группа ассоциаций	<i>Querceta nemoro-herbosa</i> (Q-Nm)	<i>Querceta boreo-nemoro-herbosa</i> (Q-Br_Nm)	<i>Querceta prato-nemoro-herbosa</i> (Q-Md_Nm)
1	2	3	4
Число III	40	71	10
Число видов: общее/в ярусе С деревья кустарники травы мхи и лишайники	44 / 39 12 5 27 –	30 / 27 9 5 16 –	9 / 6 1 4 4 –
Среднее число на 100 м ² /в ярусе С	13,6 ± 0,5 / 9,3 ± 0,4	13,3 ± 0,4 / 9,7 ± 0,4	7,8 ± 0,3 / 5,4 ± 0,3
ЭЦ*	а б в	а б в	а б в
AdCult			
Br	1,1 ± 0,2	0,2 ± 0,1	0,3 ± 0,1
Md	0,4 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,5 ± 0,1
Nm	11,4 ± 0,3	8,2 ± 0,3	97,2 ± 0,6
Nt	0,2 ± 0,1	0,1 ± 0,1	0,4 ± 0,2
Olg			
Pn	0,7 ± 0,1	0,4 ± 0,1	1,6 ± 0,3
St			
Wt			
	1,7 ± 0,1	1,3 ± 0,1	1,0 ± 0,1
	11,3 ± 0,3	8,0 ± 0,3	1,0 ± 0,1
	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,1	3,0 ± 0,1
	0,9 ± 0,3	0,9 ± 0,3	1,0 ± 0,3
	11,1 ± 0,1	88,0 ± 0,7	38,4 ± 3,6
	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,1	49,4 ± 2,7
	1,6 ± 0,3	1,6 ± 0,3	12,2 ± 3,5

Окончание табл. 2

1	2	3	4
<p>Высококонтантные виды**:</p>	<p><i>Quercus robur</i> <i>Tilia cordata</i> <i>Acer platanoides</i> <i>Corylus avellana</i> <i>Aegorodium podagraria</i> <i>Carex pilosa</i> <i>Lathyrus vernus</i> <i>Euonymus verrucosa</i></p>	<p><i>Corylus avellana</i> <i>Euonymus verrucosa</i> <i>Acer platanoides</i> <i>Aegorodium podagraria</i> <i>Asarum europaeum</i> <i>Lathyrus vernus</i> <i>Sorbus aucuparia</i> <i>Fragula alnus</i></p>	<p><i>Quercus robur</i> <i>Euonymus verrucosa</i> <i>Acer tataricum</i> <i>Rubus idaeus</i> <i>Fragaria vesca</i> <i>Dryopteris filix-mas</i></p>

*Примечание. а – среднее число видов на III во всех ярусах; б – среднее число видов на III в ярусе С; в – доля видов в ярусе С с учетом обилия в среднем по III, полужирным шрифтом выделены преобладающие ЭЦ с учетом обилия видов. ** – константность видов рассчитана без учета ярусов.

Результат ординации 121 геоботанического описания широколиственных лесов в первых осях DCA показал четкое разделение выделенных групп в области экологического пространства по основным факторам среды (рис. 1). Суммарный коэффициент детерминации для первой пары осей имеет достаточно высокое значение – 74,5 %, т.е. первые две оси ординации воспроизвели более половины от общего варьирования в исходных данных.

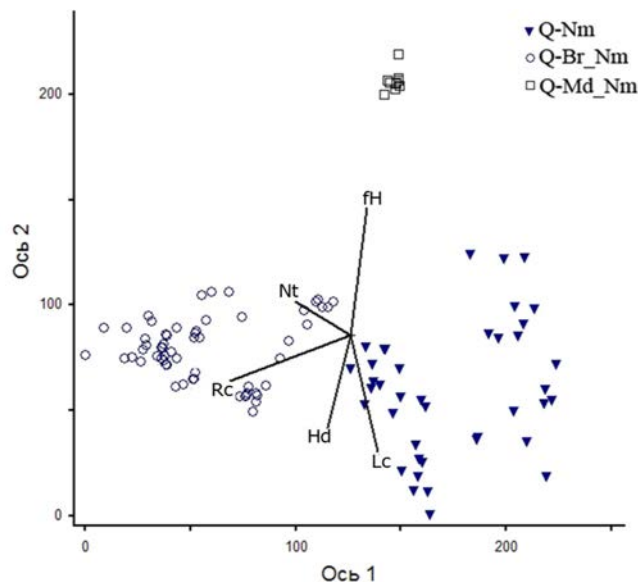


Рис. 1. Положение геоботанических описаний широколиственных лесов в первых двух осях DCA вместе с векторами экологических факторов: Q-Nm – *Querceta nemoro-herbosa*, Q-Br_Nm – *Querceta boreo-nemoro-herbosa*, Q-Md_Nm – *Querceta prato-nemoro-herbosa*. Факторы среды: Hd – увлажнение почвы, Rc – кислотность почвы, Nt – богатство почвы азотом, fH – переменность увлажнения почв и Lc – освещенность

С первой осью DCA высоко коррелируют кислотность почвы ($r = -0,71$), обеспеченность почвы азотом ($r = -0,5$); со второй – наиболее сильная корреляция с влажностью почвы ($r = -0,5$), освещенностью – ($r = -0,62$), переменностью увлажнения ($r = 0,55$). Для третьей оси DCA коэффициент детерминации равен 1 %, наиболее сильная корреляция с трофностью почвы ($r = 0,61$).

Широколиственные леса неморально-травяные встречаются небольшими по площади участками на приводораздельных склонах северной, восточной и западной экспозиций. По экологическим характеристикам они имеют средние показатели по увлажнению и кислотности почвы, достаточно широкий диапазон по богатству почвы азотом и обобщенному солевому режиму, это наиболее затененные сообщества (рис. 1).

В древесном ярусе, помимо *Quercus robur*, характерны *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior* (по высоким элементам рельефа), *Betula pendula*, одиночные деревья *Pinus sylvestris*. Часто древостой представлен двумя ярусами. Густой подлесок образуют *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*, иногда формируется плотный полог из виргинильного подроста *Acer platanoides* и *Tilia cordata*.

Сложный древостой, плотный подрост создают сильное затенение травяного покрова, в котором преобладают теневыносливые неморальные виды (табл. 2). Абсолютным доминантом и индикатором этой группы является *Carex pilosa*. С высоким постоянством встречаются *Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria*, *Lathyrus vernus* (класс константности 5–4).

Растительные сообщества представлены четырьмя ассоциациями: *Quercetum caricosum pilosae*, *Quercetum aceroso-caricosum pilosae*, *Quercetum coryloso-caricosum pilosae*, *Fraxineto-Quercetum coryloso-caricosum pilosae* (табл. 3).

Сообщества асс. *Quercetum caricosum pilosae* приурочены к приводораздельным склонам. В древесном ярусе (сомкнутость древостоя 0,4–0,8) помимо средневозрастных и старых генеративных растений *Quercus robur* иногда отмечаются отдельные особи *Pinus sylvestris* тех же возрастных состояний. Характерен второй древесный ярус из молодых генеративных растений *Tilia cordata*, изредка с участием *Betula pendula*, *Acer platanoides*. Подлесок не выражен, встречаются одиночные молодые генеративные растения *Corylus avellana* и/или *Euonymus verrucosa*. Характерен интенсивный подрост широколиственных видов деревьев: *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Quercus robur*, реже *Sorbus aucuparia*, *Populus tremula*, *Padus avium* прегенеративных возрастных состояний. Сообщества ассоциации формируются после выборочных рубок *Quercus robur* и *Pinus sylvestris* (отмечено значительное число пней: 3–5 на 100 м²). Осветление нижних ярусов способствовало внедрению луговых видов. В травяном покрове абсолютным доминантом является *Carex pilosa*: на долю вида приходится не менее 80 % от ОПП травостоя. С высоким постоянством встречаются *Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria*, *Convallaria majalis* (класс константности 5). Моховой покров отсутствует. Видовое богатство составляет: 10–19 видов на 100 м².

Сообщества асс. *Quercetum coryloso-caricosum pilosae* и *Fraxineto-Quercetum coryloso-caricosum pilosae* занимают наиболее возвышенные элементы рельефа: верхние части приводораздельных склонов и водораздельные пространства. Древостой сообществ ассоциаций (сомкнутость древостоя 0,5–0,8), как правило, имеет сложное строение, представлен двумя ярусами, с доминированием *Quercus robur* и участием *Fraxinus excelsior*, *Betula pendula*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, изредка *Pinus sylvestris* и *Populus tremula*. Подлесок хорошо выражен и образован *Corylus avellana*. Иногда помимо выреженного полога из лещины формируется достаточно плотный полог из виргинильных и иматурных особей *Acer platanoides*, *Tilia cordata* или *Sorbus aucuparia*. В травяном покрове абсолютным доминантом является *Carex pilosa*, с высоким постоянством встречаются *Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria*, *Lathyrus vernus* (класс константности 5), *Stellaria holostea* (класс константности 4). Моховой покров отсутствует. Видовое богатство составляет: 8–18 видов на 100 м².

Сообщества асс. *Quercetum aceroso-caricosum pilosae* приурочены к верхним частям приводораздельных склонов. Древесный ярус образован *Quercus robur* с участием единичных деревьев *Betula pendula* и *Pinus sylvestris*. Подлесок образован *Acer tataricum*, иногда с участием *Corylus avellana* и *Euonymus verrucosa*. В травяном покрове абсолютным доминантом является *Carex pilosa*, с высоким постоянством встречаются *Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria* (класс константности 5), *Lathyrus vernus*, *Glechoma hederacea* (класс константности 4). Моховой покров отсутствует. Видовое богатство составляет: 15–20 видов на 100 м².

Таблица 3

Сравнительная характеристика ассоциаций широколиственных лесов неморально-таежных

Ассоциации	<i>Quercetum caricosum pilosae</i>	<i>Quercetum aceroso-caricosum pilosae</i>	<i>Quercetum coryloso-caricosum pilosae</i>	<i>Fraxineto-Quercetum coryloso-caricosum pilosae</i>
Число ПП	10	6	18	6
Число видов: общее / в ярусе С деревья кустарники травы мхи и лишайники	24 / 17 7 5 12	30 / 25 8 4 18	24 / 21 9 2 13	29 / 13 10 3 16
Среднее число на 100 м ² / в ярусе С	13,6 ± 0,8 / 9,3 ± 0,7	17,2 ± 0,7 / 11,2 ± 0,9	12,0 ± 0,7 / 8,4 ± 0,5	15,0 ± 0,8 / 10,3 ± 0,7
Ср. покрытие яр. А, %	60	50	65	70
Ср. покрытие яр. В, %	20	60	40	60
Ср. покрытие яр. С, %	50	50	45	60
Ср. покрытие яр. Д, %				
Состав древостоя I ярус	9Д1С, 8Д2С 9Д1Б	9Д1Б, С	6Д4Б, ед. Ос, 6Д2Б2Ос, ед. С	6Д4Яс, ед. Б
Состав древостоя II ярус	10Лп, ед. Ко, Б			10Лп, 10Ко, 6Лп4Ко
Редкие виды	<i>Corydalis solida</i>		<i>Corydalis solida</i>	
Индикаторные виды* (индикаторные значения > 60 %)	<i>Convallaria majalis</i> <i>Calamagrostis epigeios</i> (30 %)	<i>Aegopodium podagraria</i> <i>Pulmonaria obscura</i> (37,5 %)	<i>Pteridium aquilinum</i> (38,2 %) <i>Stellaria holostea</i> (34 %)	<i>Galium odoratum</i> <i>Mercurialis perennis</i>

Виды деревьев: Д – *Quercus robur*, Лп – *Tilia cordata*, С – *Pinus sylvestris*, Б – *Betula pendula*, Ос – *Populus tremula*, Яс – *Fraxinus excelsior*, Ко – *Acer platanoides*. * В скобках указаны индикаторные значения видов.

Широколиственные леса бореально-неморально-травяные встречаются преимущественно по межбалочным пространствам и ложбинам стока. По экологическим характеристикам они занимают наиболее увлажненные, наименее «кислые» местообитания, со слабопеременным увлажнением (см. рис. 1).

Древесный ярус, как правило, сложного строения и сложения. В I ярусе помимо *Quercus robur* встречаются *Populus tremula*, реже *Fraxinus excelsior* и *Betula pendula* (по высоким элементам рельефа), во II – характерны *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, реже *Ulmus glabra*. Сомкнутость древостоя составляет 0,7–0,95. Хорошо выраженный подлесок образуют *Corylus avellana* (dom.), *Euonymus verrucosa*. Характерен подрост *Sorbus aucuparia* всех прегенеративных возрастных состояний. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют виды неморальной ЭЦГ, высоко по обилию участие бореальных, виды других ЭЦГ практически отсутствуют (см. табл. 2). Доминантами яруса являются *Aegopodium podagraria*, *Calamagrostis arundinacea*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*, *Carex pilosa*. С высоким постоянством в описаниях встречаются *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Lathyrus vernus*, *Pulmonaria obscura* (класс константности 4). Отмеченные виды являются и индикаторами (индикаторные значения 55–37 %).

Представлены пятью ассоциациями: *Quercetum coryloso-herbosum*, *Fraxineto-Quercetum coryloso-herbosum*, *Quercetum coryloso-aegopodiosum*, *Querceto-Tilietum coryloso-aegopodiosum*, *Tilietum mixto-herbosum* (табл. 4).

Сообщества асс. *Quercetum coryloso-herbosum* и *Fraxineto-Quercetum coryloso-herbosum* приурочены к межбалочным пространствам и занимают значительные площади. В древесном ярусе (сомкнутость древостоя 0,7–0,9) помимо *Quercus robur* встречаются *Populus tremula* и *Fraxinus excelsior*. Подлесок хорошо выражен и образован *Corylus avellana* иногда с участием *Euonymus verrucosa*. Характерен интенсивный подрост широколиственных видов деревьев: *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, реже *Populus tremula*, *Sorbus aucuparia*, прегенеративных возрастных состояний. В травяном покрове доминанты отсутствуют, с высоким постоянством в сообществах ассоциации *Quercetum coryloso-herbosum* встречаются *Aegopodium podagraria* (класс константности 5), *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*, *Glechoma hederacea* (класс константности 4), в сообществах ассоциации *Fraxineto-Quercetum coryloso-herbosum* – *Asarum europaeum*, *Lathyrus vernus*, *Stellaria holostea* (класс константности 5), *Carex pilosa*, *Galium odoratum*, *Mercurialis perennis* (класс константности 4). Моховой покров отсутствует. Видовое богатство составляет: 11–18 видов на 100 м² для *Quercetum coryloso-herbosum* и 12–16 видов на 100 м² для *Fraxineto-Quercetum coryloso-herbosum*.

Сообщества асс. *Quercetum coryloso-aegopodiosum* и *Querceto-Tilietum coryloso-aegopodiosum* приурочены к ложбинам стока и подножиям склонов. Древостой сложного строения представлен двумя ярусами с доминированием *Quercus robur* и участием *Populus tremula*, *Acer platanoides*, иногда с преобладанием *Tilia cordata*. Подлесок плотного сложения образован *Corylus avellana* с невысоким участием *Euonymus verrucosa*. Травяной покров имеет в рассматриваемых ассоциациях сходное строение и состав. Абсолютный доминант – *Aegopodium podagraria*, с высоким постоянством встречаются *Asarum europaeum*, *Lathyrus vernus*, *Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*, *Viola mirabilis* (класс постоянства 5–4). Моховой покров отсутствует. Видовое богатство составляет: 10–12 видов на 100 м².

Таблица 4

Сравнительная характеристика ассоциаций широколиственных лесов бореально-неморально-равнинных

Ассоциации	<i>Querceta boreo-nemoro-herbosa</i> (Q-Br Nm)				
	<i>Quercetum coryloso-herbosum</i>	<i>Fraxineto-Quercetum coryloso-herbosum</i>	<i>Tilietum mixto-herbosum</i>	<i>Quercetum coryloso-aegorodiosum</i>	<i>Querceto-Tilietum coryloso-aegorodiosum</i>
Число III	13	10	11	25	12
Число видов: общее / в ярусе С деревья кустарники травы мхи и лишайники	25 / 17 8 5 12 –	17 / 14 5 4 8 –	10 / 6 3 1 5 1	12 / 8 5 2 5 –	11 / 8 5 1 5 –
Среднее число на 100 м ² / в ярусе С	13,6 ± 0,9 / 11,1 ± 0,7	14,3 ± 0,3 / 10,6 ± 0,4	10,5 ± 0,6 / 5,2 ± 0,3	11,6 ± 0,1 / 7,8 ± 0,1	10,7 ± 0,2 / 7,4 ± 0,1
Ср. покрытие яр. А, %	70	90	80	65	70
Ср. покрытие яр. В, %	60	60	4	65	40
Ср. покрытие яр. С, %	17	10	15	60	55
Ср. покрытие яр. D, %	–	–	<1	–	–
Состав древостоя: I ярус II ярус	8Д2Ос, ед. Яс 10Д	6Д4Яс ед. Ко, В	8Лп2Б, ед. Д 10Лп	8Д2Ос 10Ко	6Лп4Д 8Ко2Лп
Индикаторные виды*	<i>Glechoma hederacea</i> (69,2 %) <i>Stellaria holostea</i> (50,6 %)	<i>Mercurialis perennis</i> (99 %) <i>Galium odoratum</i> (81,2 %)	<i>Calamagrostis arundinacea</i> (89,9 %) <i>Convallaria majalis</i> (81,2 %) <i>Pleurozium schreberi</i> (50,1 %)	<i>Viola mirabilis</i> (38,5 %)	<i>Aegopodium podagraria</i> (49,1 %)

Виды деревьев: Д – *Quercus robur*, Лп – *Tilia cordata*, С – *Pinus sylvestris*, Б – *Betula pendula*, Ко – *Acer platanoides*, Лп – *Tilia cordata*, В – *Ulmus glabra*. *В скобках указаны индикаторные значения видов

Сообщества асс. *Tilietum mixto-herbosum* встречаются редко, небольшими по площади участками и приурочены к неглубоким ложбинам на приводораздельных склонах. В древесном ярусе очень плотного сложения (сомкнутость древостоя 0,8–0,9) доминирует *Tilia cordata* с участием *Betula pendula* и *Quercus robur*. Подлесок не выражен. Характерен многочисленный подрост *Tilia cordata* прегенеративных возрастных состояний. В травяном покрове доминанты отсутствуют, высокое постоянство имеют *Convallaria majalis* и *Calamagrostis arundinacea* (класс константности 5), *Equisetum sylvaticum*, *Carex digitata* (класс константности 4). Единично отмечаются куртины *Pleurozium schreberi*. Видовое богатство составляет: 6–10 видов на 100 м².

Широколиственные леса лугово-неморальнотравные образовались в результате хозяйственной деятельности: выборочных рубок в неморальных широколиственных лесах, выпаса крупного рогатого скота, что привело к осветлению нижних ярусов, вытаптыванию напочвенного покрова и внедрению луговых видов. Такие леса образованы одной ассоциацией – *Quercetum mixto-herbosum*. Сообщества занимают незначительные площади и представлены небольшим числом описаний (табл. 5).

Таблица 5

Характеристика ассоциации *Quercetum mixto-herbosum*

Ассоциации	<i>Quercetum mixto-herbosum</i>
Число ПП	10
Число видов:	
общее / в ярусе С	18 / 14
деревья	3
кустарники	4
травы	11
мхи и лишайники	–
Среднее число на 100 м ² / в ярусе С	8,9 ± 0,8 / 6,1 ± 0,5
Ср. покрытие яр.А, %	30
Ср. покрытие яр.В, %	< 10
Ср. покрытие яр.С, %	4
Ср. покрытие яр.Д, %	
Состав древостоя:	
I ярус	10Д, ед. С
II ярус	
Индикаторные виды* (индикаторные значения 90 %)	<i>Fragaria vesca</i>

Виды деревьев: Д – *Quercus robur*, С – *Pinus sylvestris*.

В разреженном древесном ярусе (сомкнутость древостоя 0,3–0,4) помимо *Quercus robur* единично встречаются средневозрастные генеративные особи *Pinus sylvestris*. Подлесок не выражен. Наблюдается инвазия неморальных и борových видов: характерен многочисленный подрост *Euonymus verrucosa*, *Lonicera xylosteum*, *Acer tataricum*, *Rubus idaeus* прегенеративных возрастных состояний. В сильно разреженном травяном ярусе доминант нет, с высоким постоянством встречаются *Fragaria vesca*, *Carex pilosa* (класс константности 5–4). Индикатором группы ассоциаций является *Fragaria vesca*

(индикаторное значение 90,9 %). Моховой покров отсутствует. Видовое богатство составляет: 19 видов на 100 м².

Анализ состава и структуры лесов, исследование истории хозяйственного использования территории ландшафтов водно-ледниковых равнин, а также оценка сукцессионного состояния лесного покрова этих территорий показали (табл. 6), что все современные широколиственные леса находятся на разных стадиях демутаций после рубок разной степени интенсивности, выпаса, пожаров, распашки.

Таблица 6

Оценка признаков сукцессионного состояния лесов Окско-Донской равнины

Широколиственные леса	Неморально-травные	Бореально-неморально-травные	Лугово-неморально-травные
<i>синузия деревьев</i>			
Доля демографически полночленных популяций, %	66,7	42,9	0
Доля R-видов в древесном ярусе, %	18,2	12,4	0
Степень флористического богатства, %	41,7	38,9	11,1
Число видов во всех описаниях	12	7	2
Степень доминирования в древесном ярусе, %	63,2	49,8	26,8
Среднее (максимальное) число видов в ярусе А на 100 м ²	2,7 (4)	2,5 (4)	2
<i>синузия кустарников</i>			
Степень флористического богатства, %	40	20	20
Число видов во всех описаниях	6	3	3
Доля демографически полночленных популяций, %	66,7	66,7	0
Среднее (максимальное) число видов на 100 м ²	1,4 (3)	1,7 (3)	2,8 (3)
Степень доминирования в синузии кустарников, %	68,2	86,7	15,1
<i>синузия трав</i>			
Степень флористического богатства, %	17,3	6,7	2,7
Доля неморальных видов, %	53,8	70	25
Число видов во всех описаниях	26	10	4
Среднее (максимальное) число видов на 100 м ²	6,7 (11)	5,3 (9)	2,8 (4)
Степень доминирования в синузии трав, %	70,3	63,5	35,3

Широколиственные леса неморальнотравные и бореально-неморальные имеют наиболее высокие баллы флористического богатства и онтогенетической полночленности в древесной синузии. Участие R-видов (эксплерентов) в древостое является низким. В отмеченных лесах в синузии кустарников наибольшее число демографически полночленных популяций, при этом флористическое богатство невысокое. В синузии трав представленность потенциальной флоры составляет 10–20 %, что объясняется неблагоприятной световой обстановкой под пологом деревьев и кустарников, отсутствием гп-

мозаики. Характерны средние баллы по участию неморальных видов в синузии трав.

Широколиственные леса лугово-неморальнотравные характеризуются наименьшими значениями по всем признакам сукцессионного состояния.

Заключение

Широколиственные леса не имеют широкого распространения на Окско-Донской равнине в границах Пензенской области и приурочены к слабо-волнистым междуречным пространствам, сложенным маломощными флювиогляциальными отложениями.

В составе флоры лесов выявлено 49 видов растений, принадлежащих к 45 родам и 34 семействам. Преобладают двудольные цветковые растения.

В травяном покрове широколиственных лесов по числу и видовому обилию абсолютными доминантами являются неморальные виды.

Широколиственные леса неморальнотравные имеют средние показатели по увлажнению и кислотности почвы, достаточно широкий диапазон по богатству почвы азотом и обобщенному солевому режиму, это наиболее затененные сообщества. Представлены четырьмя ассоциациями. Абсолютным доминантом и индикатором этой группы является *Carex pilosa*.

Широколиственные леса бореально-неморальнотравные занимают наиболее увлажненные, наименее «кислые» местообитания, со слабопеременным увлажнением. Представлены пятью ассоциациями. Наибольшее распространение имеют сообщества с плотным пологом из *Corylus avellana*.

Широколиственные леса лугово-неморальнотравные образовались в результате хозяйственной деятельности. Представлены одной ассоциацией и занимают незначительные площади.

Оценка сукцессионного состояния широколиственных лесов Окско-Донской равнины показала, что все современные лесные ценозы находятся на разных стадиях демутиаций после рубок разной степени интенсивности, выпаса, пожаров, распашки.

Список литературы

1. Артемова С. Н., Леонова Н. А. Морфологическая структура ландшафтов Окско-Донской равнины в пределах Пензенской области // Известия ПГПУ им. В. Г. Беллинского. 2011. № 25. С. 652–660.
2. Леонова Н. А. Бореальные сосняки Окско-Донской равнины в пределах Пензенской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2014. № 2. С. 57–67.
3. Леонова Н. А., Ильин В. Ю. Растительный покров и животный мир Окско-Донской равнины в пределах Пензенской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2017. № 1. С. 71–87.
4. Леонова Н. А. Растительность лесостепных ландшафтов водно-ледниковых равнин в границах Пензенской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2018. № 1 (21). С. 19–30.
5. Leonova N. A. Structural and species diversity of forest landscape phytocenoses of water-glacial plains (within the Penza oblast) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2020. Vol. 5. doi: 10.21685/2500-0578-2020-1-4
6. McCune B., Grace J. B. Analysis of ecological communities. MjM Software Design, 2002. 300 p.

7. Леонова Н. А. Экологическая и сукцессионная дифференциация и структурно-функциональная организация лесной растительности лесостепи западных склонов Приволжской возвышенности : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 1.5.15, 1.5.9. Пенза, 2022. 48 с.
8. Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа : Гилем, 2012. 488 с.
9. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья, 1995. 992 с.
10. Восточноевропейские леса: История в голоцене и современность : в 2 кн. / отв. ред. О. В. Смирнова. М. : Наука, 2004. Кн. 1. 479 с. ; Кн. 2. 575 с.
11. Dufrene M., Legendre P. Species assemblages and indicator species the need for a flexible asymmetrical approach // *Ecological Monographs*. 1997. Vol. 67. P. 345–366.
12. McCune B., Mefford M. J. Multivariate analysis of ecological data. *MJM Software Design*, 1999. 237 p.
13. Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. : Наука, 1983. 196 с.
14. Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / отв. ред. Л. Б. Заугольнова, Т. Ю. Браславская. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2010. 383 с.

References

1. Artemova S.N., Leonova N.A. Morphological structure of landscapes of the Oka-Don Plain within Penza region. *Izvestiya PGPU im. V.G. Belinskogo = Proceedings of Penza State Pedagogical University named after V.G. Belinskiy*. 2011;(25):652–660. (In Russ.)
2. Leonova N.A. Boreal pine forests of the Oka-Don Plain within Penza region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2014;(2):57–67. (In Russ.)
3. Leonova N.A., Il'in V.Yu. Plant cover and fauna of the Oka-Don Plain within Penza region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2017;(1):71–87. (In Russ.)
4. Leonova N.A. Vegetation of forest-steppe landscapes of water-glacial plains within the boundaries of Penza region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2018;(1):19–30. (In Russ.)
5. Leonova N.A. Structural and species diversity of forest landscape phytocenoses of water-glacial plains (within the Penza oblast). *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2020;5. doi: 10.21685/2500-0578-2020-1-4
6. McCune B., Grace J.B. *Analysis of ecological communities*. *MjM Software Design*, 2002:300.
7. Leonova N.A. *Ecological and successional differentiation and structural and functional organization of forest vegetation of the forest-steppe on the western slopes of the Volga Upland*. DSc abstract: 1.5.15, 1.5.9. Penza, 2022:48. (In Russ.)
8. Mirkin B.M., Naumova L.G. *Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitel'nosti = Current state of basic concepts in plant science*. Ufa: Gilem, 2012:488. (In Russ.)
9. Cherepanov S.K. *Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) = Vascular plants of Russia and neighboring states (within the former USSR)*. Saint Petersburg: Mir i sem'ya, 1995:992. (In Russ.)
10. Smirnova O.V. (ed.). *Vostochnoevropeyskie lesa: Istoriya v golotsene i sovremennost': v 2 kn. = Eastern European forests: History in the Holocene and modern times: in 2 books*. Moscow: Nauka, 2004;. Bk.1:479; Bk.2:575. (In Russ.)
11. Dufrene M., Legendre P. Species assemblages and indicator species the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*. 1997;67:345–366.

12. McCune B., Mefford M.J. *Multivariate analysis of ecological data*. MJM Software Design, 1999:237.
13. Tsyganov D.N. *Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoynoshirokolistvennykh lesov = Phytoindication of ecological regimes in the subzone of coniferous-deciduous forests*. Moscow: Nauka, 1983:196. (In Russ.)
14. Zaugol'nova L.B., Braslavskaya T.Yu. (eds.). *Metodicheskie podkhody k ekologicheskoy otsenke lesnogo pokrova v bassejne maloy reki = Methodological approaches to environmental assessment of forest cover in the small river basin*. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010:383. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Наталья Алексеевна Леонова

доктор биологических наук, доцент,
профессор кафедры общей биологии
и биохимии, Пензенский
государственный университет
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40);
инженер-эколог научного отдела,
Государственный природный заповедник
«Приволжская лесостепь» (Россия,
г. Пенза, ул. Окружная, 12а)

E-mail: na_leonova@mail.ru;

Natal'ya A. Leonova

Doctor of biological sciences,
associate professor, professor
of the sub-department of general biology
and biochemistry, Penza State University
(40 Krasnaya street, Penza, Russia);
environmental engineer of the scientific
department, State Nature Reserve
“Volga Forest-Steppe” (12a Okruzhnaya
street, Penza, Russia)

Серафима Николаевна Артемова

кандидат географических наук, доцент,
доцент кафедры географии,
Пензенский государственный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Красная, 40)

E-mail: art-serafima@yandex.ru

Serafima N. Artemova

Candidate of geographical sciences,
associate professor, associate professor
of the sub-department of geography,
Penza State University (40 Krasnaya
street, Penza, Russia)

Ольга Всеволодовна Смирнова

доктор биологических наук, профессор,
главный научный сотрудник, Центр
по проблемам экологии
и продуктивности лесов РАН
(Россия, г. Москва, ул. Профсоюзная,
84/32, стр. 14)

E-mail: art-serafima@yandex.ru

Olga V. Smirnova

Doctor of biological sciences, professor,
senior staff scientist, Center of forest
ecology and capability problems
of the Russian Academy of Sciences
(building 14, 84/32 Profsoyuznaya
street, Moscow, Russia)

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 14.09.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 12.10.2023

Принята к публикации / Accepted 10.11.2023

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF PLANTS

УДК 581.1.

doi: 10.21685/2307-9150-2023-4-7

Фотоморфогенез и продукционный процесс растений томата в зависимости от интеграла суточной радиации

Д. А. Товстыко¹, А. А. Анисимов², И. Г. Тараканов³

^{1,2,3}Российский государственный аграрный университет –
Московская сельскохозяйственная академия имени К. А. Тимирязева, Москва, Россия

¹tov.dasha@mail.ru, ²alanis152@mail.ru, ³plantphys@rgau-msha.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Изучение роста и развития растений в условиях светокультуры актуально для разработки технологий их выращивания на сити-фермах. Использование закрытых систем интенсивного культивирования позволяет контролировать продукционный процесс и качество урожая. Цель работы – изучить физиологические реакции и продукционный процесс томата при выращивании в условиях разных световых режимов. *Материалы и методы.* Растения детерминантного скороспелого томата выращивали на торфяном субстрате в вегетационных сосудах. В экспериментах изучали воздействие оптического излучения на растения, при различных комбинациях фотопериода и интенсивности освещения. Интеграл суточной радиации (ИСР) на установках составлял 9,5 и 19 моль/м²·сут. *Результаты.* Увеличение ИСР (режим 12/440) стимулировало накопление биомассы и ускорение развития растений. Режимы 18 ч – 146 мкмоль/м²·с и 12 ч – 440 мкмоль/м²·с способствовали более раннему переходу растений к генеративному развитию. При сравнении влияния одинакового ИСР (9,5 моль/м²·сут) на морфогенез растений было замечено, что они сильнее реагируют на изменения интенсивности освещения, чем на фотопериод. По показателям продуктивности, высокому содержанию пигментов в зеленой биомассе и биохимических веществ в плодах можно выделить режимы 18/146 и 12/440. *Выводы.* Режимы облучения с ИСР 9,5 (12/220, 18/146) и 19 (12/440) моль/м²·сут можно сопоставить между собой по схожему влиянию на развитие растений. Наилучшую адаптацию детерминантного томата к условиям облучения и наиболее эффективное использование световой энергии наблюдали на 12-часовых режимах по сравнению с другими вариантами.

Ключевые слова: *Solanum lycopersicum*, интеграл суточной радиации, интенсивность освещения, светокультура, фотоморфогенез, фотопериод

Финансирования: работа выполнена при поддержке Минобрнауки России в рамках соглашения № 075-15-2022-317 от 20 апреля 2022 г. о предоставлении гранта в форме субсидий из федерального бюджета на осуществление государственной поддержки создания и развития научного центра мирового уровня «Агротехнологии будущего».

© Товстыко Д. А., Анисимов А. А., Тараканов И. Г., 2023. Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 License / This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 License.

Для цитирования: Товстыко Д. А., Анисимов А. А., Тараканов И. Г. Фотоморфогенез и продукционный процесс растений томата в зависимости от интеграла суточной радиации // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 4. С. 91–102. doi: 10.21685/2307-9150-2023-4-7

Photomorphogenesis and crop production process of tomato plants depending on daily light integral

D.A. Tovstyko¹, A.A. Anisimov², I.G. Tarakanov³

^{1,2,3}Russian State Agrarian University –

Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russia

¹tov.dasha@mail.ru, ²alanis152@mail.ru, ³plantphys@rgau-msha.ru

Abstract. *Background.* The study of tomato growth and development under light culture conditions is relevant for further technological improvement of crop cultivation on city farms. The use of closed intensive cultivation systems allows to control both the crop quality and yields. The purpose of the research was to analyze tomato physiological reactions and crop production process under different light conditions. *Materials and methods.* The determinant early-maturing tomato variety was grown in peat vegetative pots. In experiments, the effect of optical radiation on plants with various combinations of photoperiod and illumination intensity was studied. The daily light integral (DLI) at the installations was 9.5 and 19 mol/m²·day. *Results.* The DLI increase (light treatment 12/440) stimulated biomass accumulation and acceleration of plant development. The light patterns of 18h-146 μmol/m²·s and 12h-440 μmol/m²·s contributed to earlier transition to generative development of plants. Comparing the effect of the same DLI (9.5 mol/m²·day) on plants morphogenesis it was noticed that tomatoes were more sensitive to light intensity changes than to the photoperiod. The patterns 18/146 and 12/440 may be prominent according to productivity indicators, high pigments content in green biomass and biochemical substances in fruits. *Conclusions.* The irradiation modes with DLI of 9.5 (light treatments 12/220, 18/146) and 19 (light treatment 12/440) mol/m²·day have similar effect on plant development. The best adaptation of the determinant tomato to irradiation conditions and the most efficient use of light energy were observed in 12-hour modes in comparison to other patterns.

Keywords: *Solanum lycopersicum*, daily light integral, light intensity, horticultural lighting, photomorphogenesis, photoperiod

Financing: the work was carried out with the support of the Ministry of Education and Science of Russia within the framework of agreement No. 075-15-2022-317 dated April 20, 2022 on the grant in the form of subsidies from the federal budget for the implementation of state support for the creation and development of a world-class scientific center "Agro-technologies of the Future".

For citation: Tovstyko D.A., Anisimov A.A., Tarakanov I.G. Photomorphogenesis and crop production process of tomato plants depending on daily light integral. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2023;(4):91–102. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2023-4-7

Введение

Свет является главным источником энергии и обеспечивает информацией для регулирования процессов развития растительного организма [1, 2]. Изучение механизмов регуляции фотоморфогенеза растений чрезвычайно важно для разработки технологий светокультуры растений в системах интен-

сивного культивирования. Работа посвящена изучению влияния разных световых рецептов на морфогенез растений томата (*Solanum lycopersicum L.*) с помощью фотоморфогенетического контроля физиологических процессов с использованием светоизлучающих диодов (СД).

При выращивании сельскохозяйственных культур необходимо стремиться к повышению эффективности фотосинтетической активной радиации (ФАР) и оптимизации светового довольствия растений. Интеграл суточной радиации (ИСР) – показатель, характеризующий общее количество фотонов света, которое растение получает в течение дня. При недостаточном облучении происходит снижение продуктивности. А если уровень выше оптимального, может произойти повреждение растений, появление хлорозов на листьях и ухудшение качества продукции. В связи с этим необходим подбор оптимального значения ИСР для каждой культуры [2, 3, 5–8].

Исследования физиологических механизмов действия света на растения с учетом новых экспериментальных возможностей, открывшихся с использованием светодиодов, позволяют подойти к разработке световых режимов на принципиально новом уровне. При выращивании сельскохозяйственных культур в теплицах и на сити-фермах активно регулируют параметры света, что позволяет подобрать оптимальные режимы облучения индивидуально для каждой культуры и даже сорта [5, 6, 8].

Вопросы светокультуры, в том числе световой регуляции фотоморфогенеза классических сортов томата для условий защищённого грунта, достаточно хорошо изучены [3, 7]. Однако для выращивания в условиях сити-фермы используют в основном детерминантные и супердетерминантные современные сорта и гибриды томата. В связи с этим разработку эффективных методов светового регулирования (в том числе при помощи изменения ИСР) морфогенеза и продукционного процесса томатов в сити-ферме представляется весьма актуальной [2, 10].

Целью исследования было изучение физиологических реакций и продукционного процесса растений томата при выращивании в условиях световых режимов, отличающихся между собой по фотопериоду (6, 12 и 18 ч) и интенсивности облучения (146, 220 и 440 мкмоль/м²·с) при сопоставимых значениях ИСР.

Материалы и методы

Исследования проводили в Лаборатории искусственного климата Российского государственного аграрного университета – МСХА имени К. А. Тимирязева (Москва). Для изучения взяли растения томата (*Solanum lycopersicum L.*) супердетерминантной экспериментальной линии № 1, полученной на кафедре физиологии растений РГАУ – МСХА имени К. А. Тимирязева. Растения данной линии характеризуются низкорослостью (высота до 40 см) и раннеспелостью (созревание на 70 день от прорастания). Средняя масса плода составляет 70–100 г. Полученная линия томата планируется к передаче на испытания для регистрации в качестве сорта.

Растения выращивали в экспериментальных исследовательских вегетационных модулях, имитирующих условия сити-фермы, с возможностью регулирования микроклимата. Семена высевали в вегетационные сосуды объемом 5 л. В качестве субстрата использовали нейтрализованный верховой

сфагновый торф низкой степени разложения «Агробалт-С», содержащий полный набор питательных элементов.

На световых установках поддерживалась постоянная температура 22–24 °С днем и 18–20 °С ночью. Полив растений проводили по весу (70 % полной влагоемкости), удобрения вносили с периодичностью один раз в 10 дней. Источником облучения служили белые светодиодные светильники Harry Sun 650W (Китай). Каждая лампа включала в себя 240 светодиодов, номинальная мощность каждого светодиода составляла 0,5 Вт.

В течение вегетационного периода проводили наблюдения за скоростью развития растений. Измеряли высоту растений, общее количество листьев и пасынков, сырую и сухую биомассу надземной части растений. Площадь листьев измеряли на фотопланиметре LI-3100, Li-Cor (Линкольн, Небраска США) [9].

Газометрические измерения проводили на листьях среднего яруса с помощью инфракрасного газового анализатора LI6400XT, Li-Cor (Линкольн, Небраска США) [12].

Определяли содержание пигментов в листьях в ацетоновой вытяжке из растительного материала. Концентрацию пигментов определяли по оптической плотности на спектрофотометре СФ-104 (длина волны 662, 644 и 440,5 нм) [7, 11].

В плодах определяли содержание аскорбиновой кислоты и титруемую кислотность плодов томата методом титрования кислотных вытяжек из плодов раствором индикаторов (ГОСТ ISO 750–2013). Количество сахаров в плодах определяли рефрактометрическим способом (ГОСТ ISO 2173–2013). Содержание β -каротина и ликопина определяли спектрофотометрическим методом [4]. По завершении эксперимента проводили учет продуктивности растений.

Биологическая повторность в опыте была четырехкратной. Статистический анализ физиологических параметров проводили с помощью программы RStudio. В таблицах и на рисунках представлены средние и стандартные ошибки. Степень статистической достоверности различий между группами по вариантам оценивали при помощи критерия Стьюдента с поправкой Бонферрони (уровень статистической значимости $p = 0,05/6 = 0,008333$). Одинаковыми буквенными индексами отмечены средние, между которыми выявили статистически значимые различия.

Результаты и обсуждение

По скорости развития томата можно выделить режимы облучения 18/146 и 12/440, которые способствовали ускоренному переходу в фазы цветения и завязи плодов. В условиях режима 18/146 растения рано переходят к генеративному развитию. Однако фаза цветения оказывается более продолжительной по сравнению с растениями в других режимах, в результате чего плодоношение у растений всех режимов начинается одновременно.

Световые режимы 12/220 и 12/440 с коротким днем (КД) и высокой плотностью потока фотонов (ППФ) способствовали удлинению стебля, а «экстремальные» условия освещения с ультракоротким днем и высокой ППФ (6/440, табл.1) и длинным днем (ДД) с низкой ППФ (18/146, табл. 1) задерживали рост стебля томата. Следует отметить, что, несмотря на более

короткий стебель, число метамеров (листьев и пасынков) у растений не менялось. Получение растений более компактного приземистого габитуса особенно ценно для условий сити-фермы.

Условия освещения оказали существенное влияние на формирование ассимиляционного аппарата растений. Наибольшая площадь листьев была у растений на режиме с наименьшей ППФ = 146 мкмоль/м²·с (18/146, табл. 1), что можно рассматривать как компенсаторный механизм, обеспечивающий адаптацию к условиям пониженной освещенности. Существенные различия по данному показателю наблюдали между режимами 6/440 и 18/146. В целом по скорости развития растений, накоплению биомассы значения были сопоставимы между режимами с ИСР 9,5 и 19 моль/м²·сут (12/220 и 12/440, табл. 1).

Удельная поверхностная плотность листа (УППЛ) отражает адаптацию растения (рис. 1), направленную на формирование структуры листового аппарата в фитоценозах для более эффективного использования световой энергии. На режиме 18/146 снижение УППЛ свидетельствует о перераспределении пластических веществ для инвестирования в увеличение площади листьев за счет экономии на толщине листовых пластинок. Режим 12/440 способствовал снижению уровня оводненности листьев, при этом снижалась площадь ассимиляционной поверхности. Значительные различия по показателю УППЛ наблюдали на 40-й день от всходов (рис. 1) между режимами 12-часового дня (12/220, 12/440) и «экстремальными» условиями освещения (6/440, 18/146).

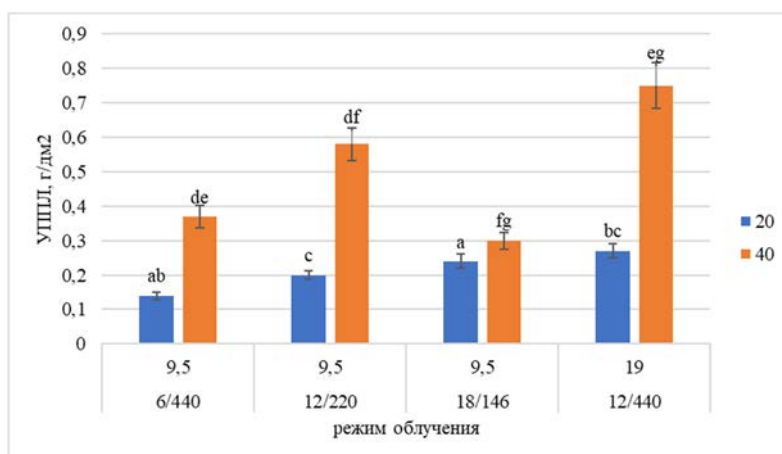


Рис. 1. Удельная поверхностная плотность листа в зависимости от фотопериода и плотности потока фотонов режима облучения, г/дм² (средние значения для листьев среднего яруса на растении на 20-й и 40-й день от всходов). На рисунке приведены средние и стандартные ошибки. Одинаковыми буквенными индексами отмечены статистически значимые различия по показателям между режимами облучения

Газометрические показатели определяли в период бутонизации – начала цветения растений (табл. 2). Определение СО₂-газообмена листьев среднего яруса томата показало, что ассимиляционная активность варьировалась в зависимости от освещенности.

Таблица 1

Морфолого-физиологические показатели растений томата, выращенных под влиянием разных комбинаций фотопериода и интенсивности освещения (40 дней от появления всходов)

Режим облучения		Показатели									
Фотопериод, ч	ППФ, мкмоль/м ² ·с	ИСР, моль/м ² ·сут	Высота растений, см	Общее количество листьев на растении, шт	Число листьев до 1-й кисти, шт	Число пасынков на растении, шт	Площадь листьев, см ²	Общая биомасса надземной части растения, г			
								Сырая	Сухая		
6	440		14,8 ± 0,5 ^{ab}	10,3 ± 0,96	6,3 ± 1,0	6,0 ± 0,2	400 ± 98 ^a	32,3 ± 8,6	2,4 ± 0,4		
12	220	9,5	21,5 ± 4,6 ^a	9,5 ± 2,0	7 ± 1,4	5,5 ± 0,9	568 ± 180	51,7 ± 9,9	5,8 ± 2,7		
18	146		16,8 ± 1,3	10,5 ± 1,3	6,8 ± 1,0	6,5 ± 0,8	708 ± 101 ^a	51,6 ± 15,8	3,7 ± 1,1		
12	440	19	20,5 ± 1,3 ^b	9,8 ± 0,95	6 ± 0,8	6,0 ± 1,1	525 ± 120	49,5 ± 10,8	6,5 ± 2,5		

Примечание. ППФ – плотность потока фотонов, ИСР – интеграл угочной радиации. В таблице приведены средние и стандартные ошибки. Одинаковыми буквенными индексами отмечены статистически значимые различия по показателям между режимами облучения.

Таблица 2

Газомерметрические показатели растений томата при выращивании на режимах с разными комбинациями фотопериода и интенсивности освещения

Режим облучения		Газомерметрические показатели					
Фотопериод(ч) / ППФ, мкмоль/м ² ·с	ИСР, моль/м ² ·сут	Интенсивность фотосинтеза, мкмоль/м ² ·с	Устьличная проводимость, моль/м ² ·с	Интенсивность транспирации, ммоль/м ² ·с	Интенсивность дыхания, мкмоль/м ² ·с	Эффективность водопотребления (АТО), мкмоль СО ₂ /ммоль Н ₂ О	
6/440		10,6 ± 1,9	0,46 ± 0,25	5,1 ± 1,3 ^a	1,60 ± 0,17	2,0 ± 0,5 ^a	
12/220	9,5	5,7 ± 0,96	0,60 ± 0,14	2,5 ± 0,5 ^{abc}	1,73 ± 0,13	2,5 ± 0,4 ^b	
18/146		2,8 ± 0,2	0,62 ± 0,07	5,1 ± 0,3 ^b	1,57 ± 0,12	0,6 ± 0,1 ^{abc}	
12/440	19	9,3 ± 0,5	0,65 ± 0,02	4,9 ± 0,3 ^c	1,61 ± 0,19	1,9 ± 0,1 ^c	

Примечание. АТО – ассимиляционно-транспирационное отношение. В таблице приведены средние и стандартные ошибки. Одинаковыми буквенными индексами отмечены статистически значимые различия по показателям между режимами облучения.

Интенсивность фотосинтеза (ИФ) увеличивалась в 1,5–3 раза на режимах с повышенной ППФ (6/440 и 12/440, табл. 2) в сравнении с другими вариантами облучения. Наибольшую фотосинтетическую активность наблюдали в листьях на режиме с 6-часовым фото периодом (6/440, табл. 2). Однако скорость развития растений была наименьшей вследствие недостатка светового периода. Устьичная проводимость (УП) является важным регулятором углеродного и водного обмена растений. Существенных различий по данному показателю между режимами не наблюдали (табл. 2). Разные режимы облучения незначительно повлияли на степень открытия устьиц листьев томата. Независимо от того, что УП на 6-часовом дне была ниже, чем у растений под другими фото периодами, интенсивность транспирации (ИТ) у данных растений возрастала. По интенсивности дыхания статистически значимых различий между растениями разных режимов освещения не выявлено. Условия освещения не оказывают существенного влияния на дыхание у томата.

Ассимиляционно-транспирационное отношение (АТО) используют для оценки эффективности водопотребления. Невысокое испарение и наиболее эффективное использование воды листьями отмечали у растений на режиме 12/220 (табл. 2). В то же время при низкой ППФ (18/146) отмечено значительное снижение АТО и, следовательно, эффективности водопотребления. Наблюдали существенные различия между 18/146 и другими режимами по данному показателю.

В онтогенезе отмечали увеличение чистой продуктивности фотосинтеза, особенно высокое на режимах 12/220 и 12/440 на 20–40 сут (рис. 2). В этот период растения начинали переходить в активную фазу цветения. Длинный день и низкая интенсивность облучения (18/146, рис. 2) значительно замедляли накопление биомассы и скорость развития растений. Аналогичные процессы наблюдали у растений при ультракоротком дне с высокой ППФ (6/440, рис. 2). При сравнении влияния «экстремальных» условий (6/440 и 18/146) с одинаковым ИСР (9,5) снижается ЧПФ, что указывает на менее эффективную работу фотосинтетического аппарата, в отличие от режима 12/220.

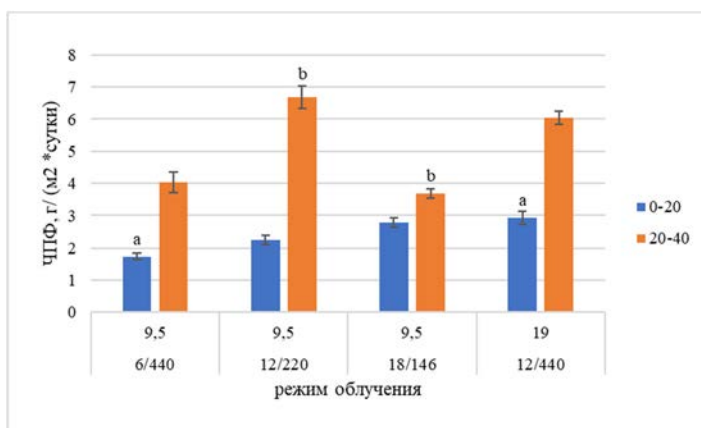


Рис. 2. Динамика изменения чистой продуктивности фотосинтеза у растений в зависимости от фотопериода и плотности потока фотонов режима облучения, г/м²·сут (значения для листьев томата среднего яруса на 0–20 и 20–40 сут от всходов). На рисунке приведены средние и стандартные ошибки.

Одинаковыми буквенными индексами отмечены статистически значимые различия по показателям между режимами облучения

В фазе закладки бутонов томата наибольшее содержание хлорофиллов и каротиноидов у растений было на режиме длинного дня (18/146, рис. 3). Наряду с этим в листьях томата на режиме 12/440 также накапливалось достаточно большое количество пигментов. Режимы с ИСР 9,5 и 19 моль/м²·сут можно сопоставить между собой (18/146 и 12/440, рис. 3). При этом у растений на режиме 18/146 наблюдали адаптивные реакции к недостатку света, которые проявлялись в накоплении хлорофиллов (рис. 3) и снижении значений УППЛ (рис. 1).

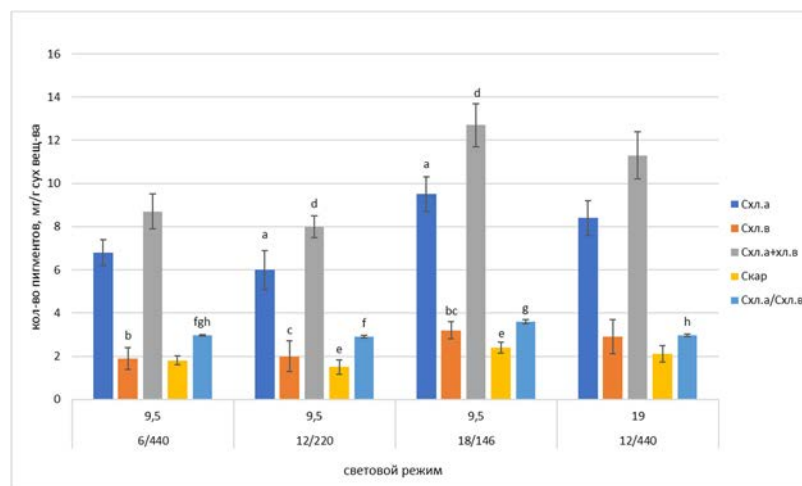


Рис. 3. Содержание пигментов в листьях томата в зависимости от фотопериода и плотности потока фотонов (ППФ), мг/г сух. вещества. Содержание хлорофилла *a* (С.хл.*a*), хлорофилла *b* (С.хл.*b*), каротиноидов (С. Кар), сумма хлорофиллов (С.хл.*a*+С.хл.*b*), соотношение хлорофиллов (С.хл.*a*/С.хл.*b*). На рисунке приведены средние и стандартные ошибки. Одинаковыми буквенными индексами отмечены статистически значимые различия по показателям между режимами облучения

Высокую продуктивность томата наблюдали при режимах 12-часового дня (12/220 и 12/440, табл. 3). Показано увеличение средней массы плодов на повышенном ИСР (12/440) в 1,2–2 раза при сравнении с воздействием ИСР 9,5 моль/ м²·сут. По средней массе плода и общему количеству собранных плодов с растений между режимами 12-часового дня существенных различий не наблюдали.

Значительное различие по средней продуктивности растений наблюдали при сравнении всех режимов между собой (табл. 3). При равной интенсивности облучения (12/440 и 6/440) заметна значительная нехватка светового периода, так как продуктивность растений на 12-часовом фотопериоде превышала 6-часовой на 54 %. Схожую ситуацию наблюдали при сравнении режимов 18/146 и 12/440. При этом сокращение светового периода (6/440) и снижение интенсивности облучения (18/146) увеличивали энергию плодообразования томата (табл. 3).

При биохимическом анализе плодов содержание биологически активных веществ колеблется в пределах 8,8–9,8 мг/100 г (β -каротин), 13,1–25,3 мг/100 г (ликопин), витамин С 40,0–59,3 мг/100 г, а общее содержание сахара 5,1–6,0 % в зависимости от режима облучения. Были получены сопоставимые результаты по содержанию β -каротина и общего сахара в пло-

дах для всех режимов. Высокое содержание витамина С и пигментов было на режимах облучения с ДД и повышенным ППФ (12/220 и 18/146, табл. 4). При повышении ИСР наблюдали тенденцию по увеличению уровня накопления основных биологически активных соединений.

Таблица 3

Продуктивность томата в зависимости от режима облучения

Режим облучения		Показатели продуктивности томата			
Фотопериод, ч / ППФ, мкмоль/ м ² ·с	ИСР, моль/ м ² ·сут	Энергия плодообразования, %	Средняя масса плода, г	Кол-во плодов с растения, шт	Средняя продуктивность, г
6/440	9,5	75	40,8 ± 1,4 ^{abc}	3,0 ± 0,1 ^{ab}	133 ± 3,3 ^{abc}
12/220		60	68,5 ± 10,7 ^a	3,8 ± 0,2 ^{ac}	224 ± 18,9 ^{adf}
18/146		95	59,4 ± 1,2 ^{bd}	2,9 ± 0,3 ^{cd}	178 ± 6,6 ^{bde}
12/440	19	40	79,2 ± 2,5 ^{cd}	4,0 ± 0,1 ^{bd}	288 ± 22,5 ^{cef}

Примечание. ППФ – плотность потока фотонов, ИСР – интеграл суточной радиации. В таблице приведены средние и стандартные ошибки. Одинаковыми буквенными индексами отмечены статистически значимые различия по показателям между режимами облучения.

Таблица 4

Содержание биологически активных веществ в плодах томата в зависимости от режима облучения

Режим облучения			Биохимические показатели				
Фотопериод, ч	ППФ, мкмоль/ м ² ·с	ИСР, моль/ м ² ·сут	β-каротин, мг/100 г	Ликопин, мг/100 г	Витамин С, мг/100 г	Титруемая кислотность, ммоль Н ⁺ / 100 г продукта	Общий сахар, %
6	440	9,5	8,8 ± 3,1	19,7 ± 3,9	56,0 ± 5,8	6,48 ± 0,23 ^{ab}	5,1 ± 0,2
12	220		8,2 ± 2,2	13,1 ± 2,1 ^a	40,0 ± 6,7 ^a	3,63 ± 0,19 ^{ace}	5,8 ± 0,3
18	146		8,9 ± 0,5	23,8 ± 8,3	59,3 ± 5,2 ^a	8,84 ± 0,66 ^{bcd}	5,9 ± 0,7
12	440	19	9,8 ± 1,2	25,3 ± 3,2 ^a	54,3 ± 5,3	5,73 ± 0,24 ^{de}	6,0 ± 0,2

Примечание. ППФ – плотность потока фотонов, ИСР – интеграл суточной радиации. В таблице приведены средние и стандартные ошибки. Одинаковыми буквенными индексами отмечены статистически значимые различия по показателям между режимами облучения.

Проводили органолептическую и дегустационную оценки продукции. На режимах 12-часового дня (12/220 и 12/440) образовались кисло-сладкие мясистые плоды с ярко выраженным вкусом. Короткий фотопериод (6/440) способствовал образованию более кислых и сочных плодов с менее выраженным вкусом. Плоды, полученные в условиях ДД (18/146), были самые кислые и сочные. Такой световой режим способствовал высокому накоплению в плодах витамина С (табл. 4).

Заключение

Увеличение интеграла суточной радиации (режим 12/440) стимулировало накопление биомассы растений и ускоряло развитие томата. Адаптация

к условиям низкой освещенности (режим 18/146) включала структурные и функциональные перестройки и проявлялась в увеличении ассимиляционной поверхности листьев при экономном расходовании фотоассимилятов на их рост за счет уменьшения удельной поверхностной плотности листьев и повышенного содержания хлорофиллов в листьях. Высокая интенсивность освещения (режим 6/440) определяла наибольшую скорость фотосинтеза, но при этом продолжительности дня было недостаточно для полноценного формирования растений и плодов.

Режимы облучения с ИСР 9,5 (12/220, 18/146) и 19 (12/440) моль/м²·сут не сильно отличались по действию на морфогенез растений. Воздействие на растения таких комбинаций фотопериода и интенсивности светового потока (12/220, 18/146) демонстрирует возможность выращивания томата и получения продукции требуемого качества при сниженном приходе радиации в 2 раза и, соответственно, меньших затратах энергии.

Наилучшую адаптацию детерминантного томата к условиям облучения и наиболее эффективное использование световой энергии наблюдали на 12-часовых режимах.

Список литературы

1. Тараканов И. Г. Фоторегуляция в адаптивных стратегиях овощных растений : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.12. М., 2007. 41 с.
2. Brandon M. Huber Impact of Different Daily Light Integrals and Carbon Dioxide Concentrations on the Growth, Morphology, and Production Efficiency of Tomato Seedlings // *Frontiers in Plant Science*. 2021. Vol. 12. P. 1–19. doi: 10.3389/fpls.2021.615853
3. Tarakanov I., Yakovleva O., Konovalova I. [et al.]. Light-emitting diodes: on the way to combinatorial lighting technologies for basic research and crop production // *Acta Horticulturae*. 2012. Vol. 956. P. 171–178. doi: 10.17660/ActaHortic.2012.956.17
4. Голубкина Н. А., Молчанова А. В., Тареева М. М. [и др.]. Количественная тонкослойная хроматография в оценке каротиноидного состава томата *Solanum lycopersicum* // *Овощи России*. 2017. № 5. С. 96–99. doi: 10.18619/2072-9146-2017-5-96-99
5. Шульгин И. А. Лучистая энергия и энергетический баланс растений: фитометеорологические и эколого-физиологические аспекты. М. : МГУ, 2004. 142 с.
6. Marcelis L. F. M., Broekhuijsen A. J. M., Meinen E. [et al.]. Quantification of the growth response to light quantity of greenhouse grown crops // *Acta Horticulture*. 2006. Vol. 711. P. 97–103. doi: 10.17660/actahortic.2006.711
7. Haboudane D., John R., Millera J. R. [et al.]. Integrated narrow-band vegetation indices for prediction of crop chlorophyll content for application to precision agriculture // *Remote Sensing of Environment*. 2002. Vol. 81. P. 416–426. doi: 10.1016/S0034-4257(02)00018-4
8. Langton F. A., Adams S. R., Cockshull K. E. Effects of photoperiod on leaf greenness of four bedding plant species // *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 2003. Vol. 78. P. 400–404. doi: 10.1080/14620316.2003.11511638
9. Solhaug K. A. Influence of photoperiod and temperature on dry matter production and chlorophyll content in temperate grasses // *Norwegian Journal of Agricultural Sciences*. 1991. Vol. 5. P. 365–383.
10. Батыров В. А., Оконов М. М. Особенности выращивания рассады и биохимические показатели сортообразцов томата в зависимости от мульчирования // *Инновационная наука*. 2015. № 5. С. 27–29.
11. Wellburn A. R. The Spectral Determination of Chlorophylls a and b, as well as Total Carotenoids, Using Various Solvents with Spectrophotometers of Different Resolution // *Plant Physiology*. 1994. Vol. 144. P. 307–313. doi: 10.1016/s0176-1617(11)81192-2

12. Федулов Ю. П., Подушин Ю. В. Фотосинтез и дыхание растений : учеб. пособие. Краснодар : КубГАУ, 2019. 101 с.

References

1. Tarakanov I.G. *Photoregulation in adaptive strategies of vegetable plants*. DSc abstract: 03.00.12. Moscow, 2007:41. (In Russ.)
2. Brandon M. Huber Impact of Different Daily Light Integrals and Carbon Dioxide Concentrations on the Growth, Morphology, and Production Efficiency of Tomato Seedlings. *Frontiers in Plant Science*. 2021;12:1–19. doi: 10.3389/fpls.2021.615853
3. Tarakanov I., Yakovleva O., Konovalova I. et al. Light-emitting diodes: on the way to combinatorial lighting technologies for basic research and crop production. *Acta Horticulturae*. 2012;956:171–178. doi: 10.17660/ActaHortic.2012.956.17
4. Golubkina N.A., Molchanova A.V., Tareeva M.M. et al. Quantitative thin layer chromatography in assessing the carotenoid composition of tomato *Solanum lycopersicum*. *Ovoshchi Rossii = Vegetables of Russia*. 2017;(5):96–99. (In Russ.). doi: 10.18619/2072-9146-2017-5-96-99
5. Shul'gin I.A. *Luchistaya energiya i energeticheskiy balans rasteniy: fitometeorologicheskie i ekologo-fiziologicheskie aspekty = Radiant energy and energy balance of plants: phytometeorological and ecological-physiological aspects*. Moscow: MGU, 2004:142. (In Russ.)
6. Marcelis L.F.M., Broekhuijsen A.J.M., Meinen E. et al. Quantification of the growth response to light quantity of greenhouse grown crops. *Acta Horticulture*. 2006;711:97–103. doi: 10.17660/actahortic.2006.711
7. Haboudane D., John R., Millera J.R. et al. Integrated narrow-band vegetation indices for prediction of crop chlorophyll content for application to precision agriculture. *Remote Sensing of Environment*. 2002;81:416–426. doi: 10.1016/S0034-4257(02)00018-4
8. Langton F.A., Adams S.R., Cockshull K.E. Effects of photoperiod on leaf greenness of four bedding plant species. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 2003;78:400–404. doi: 10.1080/14620316.2003.11511638
9. Solhaug K.A. Influence of photoperiod and temperature on dry matter production and chlorophyll content in temperate grasses. *Norwegian Journal of Agricultural Sciences*. 1991;5:365–383.
10. Batyrov V.A., Okonov M.M. Features of growing seedlings and biochemical parameters of tomato varieties depending on mulching. *Innovatsionnaya nauka = Innovative science*. 2015;(5):27–29. (In Russ.)
11. Wellburn A.R. The Spectral Determination of Chlorophylls a and b, as well as Total Carotenoids, Using Various Solvents with Spectrophotometers of Different Resolution. *Plant Physiology*. 1994;144:307–313. doi: 10.1016/s0176-1617(11)81192-2
12. Fedulov Yu.P., Podushin Yu.V. *Fotosintez i dykhanie rasteniy: ucheb. posobie = Photosynthesis and respiration of plants: textbook*. Krasnodar: KubGAU, 2019:101. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Дарья Андреевна Товстыко

аспирант, Российский государственный аграрный университет – Московская сельскохозяйственная академия имени К. А. Тимирязева (Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49)

E-mail: tov.dasha@mail.ru

Daria A. Tovstyko

Postgraduate student, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49 Timiryazevskaya street, Moscow, Russia)

Александр Алексеевич Анисимов
старший преподаватель кафедры
физиологии растений, Российский
государственный аграрный университет –
Московская сельскохозяйственная
академия имени К. А. Тимирязева
(Россия, г. Москва,
ул. Тимирязевская, 49)

E-mail: alanis152@mail.ru

Иван Германович Тараканов
доктор биологических наук, профессор,
заведующий кафедрой физиологии
растений, Российский государственный
аграрный университет – Московская
сельскохозяйственная академия имени
К. А. Тимирязева (Россия, г. Москва,
ул. Тимирязевская, 49)

E-mail: plantphys@rgau-msha.ru

Aleksander A. Anisimov
Senior lecturer of the sub-department
of plant physiology, Russian State
Agrarian University – Moscow Timiryazev
Agricultural Academy (49 Timiryazevskaya
street, Moscow, Russia)

Ivan G. Tarakanov
Doctor of biological sciences, professor,
head of the sub-department of plant
physiology, Russian State Agrarian
University – Moscow Timiryazev
Agricultural Academy (49 Timiryazevskaya
street, Moscow, Russia)

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 19.09.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 11.10.2023

Принята к публикации / Accepted 16.12.2023

Вниманию авторов!

Редакция журнала «Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки» приглашает специалистов опубликовать на его страницах оригинальные статьи, содержащие новые научные результаты в области биологии, а также обзорные статьи по тематике журнала.

Статьи, ранее опубликованные, а также принятые к опубликованию в других журналах, редколлегией не рассматриваются.

Редакция принимает к рассмотрению статьи, подготовленные с использованием текстового редактора Microsoft Word for Windows (тип файла – RTF, DOC).

Необходимо представить статью в электронном виде (VolgaVuz@mail.ru) и дополнительно на бумажном носителе в двух экземплярах. Оптимальный объем рукописи 10–14 страниц формата А4. Основной шрифт статьи – Times New Roman, 14 pt через полуторный интервал. Статья **обязательно** должна содержать индекс УДК, ключевые слова и развернутую аннотацию объемом от 100 до 250 слов, имеющую четкую структуру **на русском** (Актуальность и цели. Материалы и методы. Результаты. Выводы) **и английском** (Background. Materials and methods. Results. Conclusions) **языках**.

Обращаем внимание авторов на то, что в соответствии с этическим кодексом журнала для обеспечения единообразия перевод фамилии, имени, отчества каждого автора на английский язык (в сведениях об авторах и списке литературы) осуществляется автоматически с использованием программы транслитерации в кодировке BGN (сайт translit.ru).

Рисунки и таблицы должны быть размещены в тексте статьи и представлены в виде отдельных файлов (растровые рисунки в формате TIFF, BMP с разрешением 300 dpi, векторные рисунки в формате Corel Draw с минимальной толщиной линии 0,75 pt). Рисунки должны сопровождаться подрисовочными подписями.

Формулы в тексте статьи **обязательно** должны быть набраны в редакторе формул Microsoft Word Equation (версия 3.0) или MathType. Символы греческого и русского алфавитов должны быть набраны прямо, нежирно; латинского – курсивом, нежирно; обозначения векторов и матриц – прямо, жирно; цифры – прямо, нежирно. Наименования химических элементов набираются прямо, нежирно. Эти же требования **необходимо** соблюдать и в рисунках. Допускается вставка в текст специальных символов (с использованием шрифтов Symbol).

В списке литературы **нумерация источников** должна соответствовать **очередности ссылок** на них в тексте ([1], [2], ...). Номер источника указывается в квадратных скобках. **Требования к оформлению списка литературы** на русские и иностранные источники: **для книг** – фамилия и инициалы автора, название, город, издательство, год издания, том, количество страниц; **для журнальных статей, сборников трудов** – фамилия и инициалы автора, название статьи, полное название журнала или сборника, серия, год, том, номер, страницы; **для материалов конференций** – фамилия и инициалы автора, название статьи, название конференции, город, издательство, год, страницы.

К материалам статьи **должна** прилагаться следующая информация: фамилия, имя, отчество, ученая степень, звание и должность, место и юридический адрес работы (на русском и английском языках), e-mail, контактные телефоны (желательно совые).

Плата с аспирантов за публикацию рукописей не взимается. Рукопись, полученная редакцией, не возвращается. Редакция оставляет за собой право проводить редакторскую и допечатную правку текстов статей, не изменяющую их основного смысла, без согласования с автором.

Статьи, оформленные без соблюдения приведенных выше требований, к рассмотрению не принимаются.

Уважаемые читатели!

Для гарантированного и своевременного получения журнала «**Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки**» рекомендуем вам оформить подписку.

Журнал выходит 4 раза в год. Научные направления (отрасли науки и группы специальностей):

- 1.5.9. Ботаника (биологические науки)
- 1.5.12. Зоология (биологические науки)
- 1.5.15. Экология (биологические науки)
- 1.5.21. Физиология и биохимия растений (биологические науки)

Стоимость одного номера журнала – 500 руб. 00 коп.

Для оформления подписки через редакцию необходимо заполнить и отправить заявку в редакцию журнала: тел. +7 (8412) 64-32-89; E-mail: volgavuz@pnzgu.ru

Подписку можно оформить по объединенному каталогу «Пресса России», тематические разделы: «Научно-технические издания. Известия РАН. Известия вузов», «Природа. Мир животных и растений. Экология», «Химия. Нефтехимия. Нефтегазовая промышленность». Подписной индекс – 70238.

ЗАЯВКА

Прошу оформить подписку на журнал «Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки» на 20__ г.

№ 1 – _____ шт., № 2 – _____ шт., № 3 – _____ шт., № 4 – _____ шт.

Наименование организации (полное) _____

ИНН _____ КПП _____

Почтовый индекс _____

Республика, край, область _____

Город (населенный пункт) _____

Улица _____ Дом _____

Корпус _____ Офис _____

ФИО ответственного _____

Должность _____

Тел. _____ Факс _____ E-mail _____

Руководитель предприятия _____

(подпись)

(ФИО)

Дата «__» _____ 20__ г.