

ИЗВЕСТИЯ ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ
ПОВОЛЖСКИЙ РЕГИОН

ЕСТЕСТВЕННЫЕ НАУКИ

№ 3 (23)

2018

СОДЕРЖАНИЕ

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКАЯ БИОЛОГИЯ

- Тарасов С. С., Веселов А. П.* Влияние ультразвука на морфофизиологические показатели прорастания семян гороха (*Pisum sativum* L.) 3

ЗООЛОГИЯ

- Лада Г. А., Пятова М. В., Холобурдина Е. Ю., Аксенов Д. С.*
Экологическая дифференциация трех видов зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) в смешанной популяционной системе REL-типа 12
- Кукушкин О. В., Иванов А. Ю., Ермаков О. А.* О генетической неоднородности населения озерных лягушек Крыма, выявляемой по результатам анализа митохондриальной и ядерной ДНК (*Pelophylax (ridibundus) complex; anura, ranidae*) 32

БОТАНИКА

- Сытин А. К., Сенатор С. А.* Вклад П. С. Палласа в ботаническое изучение Среднего Поволжья 55

ЭКОЛОГИЯ

- Куликова Е. Г., Ефремова С. Ю.* Экологические аспекты повышения продуктивности лесной пасеки (на примере государственной защитной лесополосы Белая Калитва – Пенза) 70
- Закс С. С., Кузьмин А. А., Симаков М. Д., Титов С. В.* Генетический полиморфизм метапопуляций крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Güld.) в восточной части ареала: анализ маркеров яДНК 80
- Леонова Н. А., Крупенина М. М.* Пространственная динамика Присурской дубравы 92

ФИЗИОЛОГИЯ

- Димитриев Д. А., Ремизова Н. М., Димитриев А. Д.* Влияние дыхания с заданной частотой на результаты анализа рекуррентной диаграммы ритма сердца 98

UNIVERSITY PROCEEDINGS
VOLGA REGION

NATURAL SCIENCES

№ 3 (23)

2018

CONTENTS

PHYSICO-CHEMICAL BIOLOGY

- Tarasov S. S., Veselov A. P.* Ultrasound effects on the morphophysiological indicators of pea seeds (*Pisum sativum* L.) germination..... 3

ZOOLOGY

- Lada G. A., Pyatova M. V., Kholoburdina E. Yu., Aksenov D. S.* Ecological differentiation of three species of water frogs (*Pelophylax esculentus* complex) in mixed REL-population system..... 12
- Kukushkin O. V., Ivanov A. Yu., Ermakov O. A.* Genetic heterogeneity of the marsh frog (*Pelophylax (ridibundus)* complex; anura, ranidae) population in Crimea revealed by mitochondrial and nuclear DNA analyses 32

BOTANY

- Sytin A. K., Senator S. A.* The contribution by P. S. Pallas to the botanical study of Middle Volga region..... 55

ECOLOGY

- Kulikova E. G., Efremova S. Yu.* Environmental aspects of increasing productivity of the forest apiaries (by example of the state protective forest belt Belaya Kalitva – Penza)..... 70
- Zaks S. S., Kuz'min A. A., Simakov M. D., Titov S. V.* Genetic polymorphism of metapopulations of the spotted ground squirrel (*Spermophilus suslicus* Güld.) of the Eastern part of the area: analysis of nDNA markers 80
- Leonova N. A., Krupenina M. M.* Spatial dynamics of Prisursky oak grove 92

PHYSIOLOGY

- Dimitriev D. A., Remizova N. M., Dimitriev A. D.* The effect of paced breathing on recurrence quantification analysis of heart rate..... 98

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 591.13:636.92+577.11

DOI 10.21685/2307-9150-2018-3-1

С. С. Тарасов, А. П. Веселов

ВЛИЯНИЕ УЛЬТРАЗВУКА НА МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН ГОРОХА (*PISUM SATIVUM* L.)

Аннотация.

Актуальность и цели. Разработка новых экологически чистых методов обработки семян является важной стратегической задачей современной агротехники. Ультразвук – один из наиболее перспективных факторов, который может быть использован для обработки семян. Цель работы – изучение влияния действия ультразвуком на морфометрические и физиологические показатели прорастания семян гороха посевного (*Pisum sativum* L.).

Материалы и методы. В качестве объекта исследования использовали семена гороха сорта «Альбумен» 2017 г. сбора. Семена помещали в водную среду ультразвуковой мойки «УНИТРА–УНИМА» УМ–4. Обработку проводили в течение 5, 10 и 20 мин. Контролем в эксперименте служили семена, замоченные, но не обработанные ультразвуком. По окончании эксперимента в семенах определяли активность каталазы газометрическим методом, пероксидазы – колориметрическим методом (по Бояркину), интенсивность дыхания по уровню поглощенного $\text{CO}_2\text{Ba}(\text{OH})_2$ в закрытом сосуде (по Бойсен – Иенсену), скорость прорастания, а также длину корней и побегов, их массу в соответствии с ГОСТ 12038–84.

Результаты. Эксперименты показали зависимость активности ферментов, интенсивности дыхания, скорости прорастания, длины корней и побега от времени действия ультразвуком на семена. Так, при обработке семян ультразвуком в период раннего прорастания, в момент набухания (замоченные перед обработкой), интенсивность дыхания статистически значимо усиливалась относительно контроля, а в период формирования проростка, в момент проклевывания корня, т.е. замоченные в течение 24 ч, а после обработанные ультразвуком, наблюдается уменьшение интенсивности дыхания. Активность пероксидазы в семенах, обработанных в момент набухания, усиливается, а в момент проклевывания корня снижается, активность каталазы увеличивается при 10- и 20-минутном воздействии и снижается – при 5-минутном. У семян, обработанных в момент набухания, усиливается при 20-минутном, ингибируется при 5 и 10 мин, в момент проклевывания корня снижается в зависимости от времени обработки. Исследования морфометрии проростков показали увеличение скорости прорастания, увеличение длины корней и побегов у семян, об-

© 2018 Тарасов С. С., Веселов А. П. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

работанных ультразвуком в течение 10 мин в момент набухания и 5 мин в момент проклевывания корня.

Выводы. Установлено стимулирующее действие ультразвуковой обработки в течение 10 мин у семян в момент набухания и в течение 5 мин в момент проклевывания корня. Долговременное действие усиливает процессы катаболизма в момент набухания и их ингибирование в момент проклевывания корня.

Ключевые слова: семена гороха, прорастание семян, ультразвук, интенсивность дыхания, каталаза, пероксидаза.

S. S. Tarasov, A. P. Veselov

ULTRASOUND EFFECTS ON THE MORPHOPHYSIOLOGICAL INDICATORS OF PEA SEEDS (*PISUM SATIVUM* L.) GERMINATION

Abstract.

Background. The development of new environmentally friendly methods of seed treatment is an important strategic area of modern agricultural technology. Ultrasound is one of the promising factors that can be used to treat seeds. The aim of the work was to study the effect of different duration of ultrasound on the morphometric and physiological parameters of seed germination of pea seed (*Pisum sativum* L.).

Materials and methods. As the object of the study used the seeds of peas varieties "Albumen" 2017 collection. Seeds were placed in glass flasks, poured with water and lowered into an UNITRA–UNIMA ultrasonic washer PA–4. Processing was carried out for 5, 10 and 20 minutes, the seeds were soaked but not treated with ultrasound. Upon termination in the seeds, the catalase activity was determined by the gasometric method, colorimetric peroxidase (according to Boyarsky), respiration intensity by the level of absorbed $\text{CO}_2/\text{Ba}(\text{OH})_2$ in a closed vessel (Boysen – Jensen), germination rate, length of roots, shoots, their mass in accordance with GOST 12038–84.

Results. The experiment showed the relationship between the parameters studied and the action of ultrasound. So, when treating seeds with ultrasound at the swelling stage (soaked before processing), the respiration rate was statistically significantly increased relative to the control, and at the germination stage, i.e. soaked for 24 hours, and after treated with ultrasound, a decrease in the intensity of respiration is observed. The activity of peroxidases in seeds treated at the stage of swelling increases, at the stage of germination decreases, the activity of catalase increases with 10 and 20 minutes of exposure and decreases with 5 minutes of action. In seeds treated at the swelling stage, it increases at 20 minutes, is inhibited at 5 and 10 minutes, at the germination stage it decreases steadily, depending on the processing time. Studies of seedling morphometry showed an increase in the rate of germination, an increase in the length of the roots and shoots of seeds treated with ultrasound for 10 minutes at the stage of swelling and 5 minutes at the stage of germination.

Conclusions. The stimulating effect of ultrasonic treatment for 10 minutes on seeds at the stage of swelling and for 5 minutes at the stage of germination has been established; the tendency of the studied parameters to control values is fixed. The long-term effect shows an increase in catabolism at the stage of swelling and their inhibition at the stage of germination.

Key words: pea seeds, seed germination, ultrasound, respiration rate, catalase, peroxidase.

Введение

Горох – важное сельскохозяйственное растение семейства Бобовые (Fabaceae). Он используется как овощная, зерновая, кормовая и сидеративная культура [1, 2]. Его возделывание представляется важным не только для получения продовольственной и кормовой продукции, но и при организации севооборота, так как горох является прекрасным предшественником для любой сельскохозяйственной культуры [3].

Биологические особенности гороха способствуют его повышенной устойчивости к неблагоприятным воздействиям – засухе, гипертермии, бедности почвы и др. [4]. Однако обладая достаточно крупным семенем, горох нуждается в повышенном увлажнении для быстрых и дружных всходов как предпосылки получения высокого урожая. Таким образом, изучение морфофизиологических параметров всхожести семян гороха является важной и актуальной практической задачей.

Одним из ключевых направлений развития растениеводства является разработка экологически чистых методов предпосевной обработки семян. Одним из таких способов является воздействие ультразвуком. Ультразвуковая волна обладает высокой энергией и, вероятно, способна повлиять на семя гороха, вызывая усиление как активирующих, так и ингибирующих процессов.

Важными параметрами анаболизма можно считать всхожесть семян, а также массу и длину побега и корня проростка [5], интенсивность дыхания, активность ферментов (например, пероксидазы и каталазы), которая косвенно может свидетельствовать о антиоксидантном статусе растения [6–8]. Изучение таких параметров особенно актуально при применении фактора, который в определенном диапазоне своего действия может оказывать стрессирующее воздействие на биологический объект.

Материалы и методы

В качестве объекта исследования использовали семена гороха посевного (*Pisum sativum*), сорта «Альбумен». Семена обрабатывали ультразвуком в двух физиологических состояниях: в момент набухания, т.е. через 30 мин после замачивания и в момент проклевывания корня, через 24 ч после замачивания. Исследуемые семена помещали в водную среду ультразвуковой мойки «УНИТРА – УНИМА» УМ – 4. Обработку проводили в течение 5, 10 и 20 мин. Контролем служили замоченные в то же время, но не обработанные семена. По окончании обработки семена растирали в фарфоровой ступке. Для определения активности каталазы семена растирали в фосфатном буфере (рН 7,2), для определения активности пероксидазы в ацетатном буфере (рН 5,4). Полученные суспензии использовали для изучения активности ферментов. Каталазу определяли газометрическим методом [9], пероксидазу – колориметрическим (по Бояркину) [10]. Интенсивность дыхания определяли по количеству выделенного углекислого газа в закрытом сосуде (по Бойсен – Иенсену) [11]. В течение всего периода проращивания определяли всхожесть семян, а по завершении проращивания измеряли длину побегов и корней. Все экспериментальные процедуры проводили в трех повторностях. Полученные результаты экспериментов обрабатывали статистически, рассчитывали среднее арифметическое (M) и стандартные отклонения (σ) с использованием программы Microsoft Excel 2010 [12].

Результаты и их обсуждение

Анализ показателей всхожести семян гороха в контрольном эксперименте и в эксперименте под влиянием ультразвука выявил зависимость этого показателя от силы действия этого фактора. Установлено как стимулирующее, так и угнетающее влияние ультразвука на показатели всхожести семян. Так, 10-минутная обработка оказала стимулирующий эффект, а 20-минутное воздействие привело к снижению показателя всхожести (табл. 1).

Таблица 1
Показатели всхожести семян гороха в экспериментах с ультразвуком в момент набухания (А) и в момент проклевывания корня (Б)

А	Вариант*	4-е сутки	5-е сутки	Б	Вариант	4-е сутки	5-е сутки
		Всхожесть, %	Всхожесть, %			Всхожесть, %	Всхожесть, %
А	К	85,00 ± 2,74	92,0 ± 1,65	Б	К	85,00 ± 2,74	92,0 ± 1,65
	О5	88,00 ± 2,38	95,0 ± 1,67		О5	87,00 ± 2,37	92,0 ± 1,85
	О10	93,00 ± 2,34	98,00 ± 2,81		О10	84,00 ± 2,45	92,00 ± 2,82
	О20	83,00 ± 2,12	91,0 ± 1,69		О20	69,00 ± 2,21	74,0 ± 1,91

Примечание. *К – контроль, О5, О10 и О20 время воздействия ультразвуком в минутах на опытные образцы.

Исследования морфометрических параметров проросших семян показали их зависимость от силы действия ультразвука (табл. 2). Выявлено увеличение длины корня и побега у семян, обработанных ультразвуком в течение 5–10 мин на стадии набухания. В остальных экспериментальных экспозициях ультразвука отмечается угнетающий эффект его действия на прорастающие семена.

Таблица 2
Морфометрические показатели прорастающих семян гороха после обработки их ультразвуком в момент набухания (А) и в момент проклевывания корня (Б)

Вариант	Среднее время прорастания (скрытый период роста), сут	Средняя масса одного проростка, мг	Средняя длина корня одного проростка Lк, мм	Средняя длина побега одного проростка Lп, мм
1	2	3	4	5
А				
К	3,547 ± 0,023	553,11 ± 13,62	56,71 ± 2,66	52,03 ± 1,80
О5	3,343 ± 0,018	565,45 ± 23,34	66,80 ± 2,69	55,10 ± 1,73
О10	3,170 ± 0,013	576,89 ± 17,45	67,05 ± 2,62	57,15 ± 1,63
О20	3,758 ± 0,018	509,21 ± 36,24	51,77 ± 2,53	48,55 ± 1,48

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5
Б				
К	3,456 ± 0,023	553,11 ± 13,62	56,71 ± 2,66	52,03 ± 1,80
O5	3,453 ± 0,018	534,45 ± 23,34	56,80 ± 2,69	52,10 ± 1,73
O10	3,476 ± 0,013	545,89 ± 17,45	57,05 ± 2,62	53,15 ± 1,63
O20	3,223 ± 0,018	523,21 ± 36,24	52,77 ± 2,53	49,55 ± 1,48

При исследовании влияния ультразвука на активность каталазы в прорастающих семенах установлено, что активность фермента снижается у семян подверженных ультразвуковому воздействию в течение 5 и 10 мин в момент набухания. В семенах, обработанных ультразвуком, в момент проклеивания корня активность каталазы падает относительно контроля. Чем дольше время действия, тем ниже активность фермента (рис. 1).

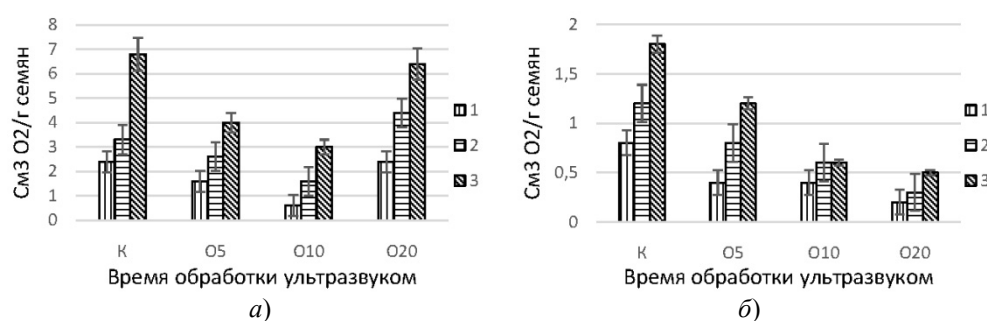


Рис. 1. Влияние ультразвуковой обработки на активность каталазы в семенах гороха на стадии набухания (а) и прорастания (б): К – контроль; O5, O10, O20 – время обработки ультразвуком; 1, 2, 3 – время, через которое фиксировали количество выделенного O₂

Ультразвуковая обработка семян гороха оказала значимый эффект на активность пероксидазы, как у семян в момент набухания, так и в момент прорастания (рис. 2). Однако действие ультразвука на активность пероксидазы не однозначно, так, у семян в момент набухания наблюдается статистически значимое ($P \leq 0,05$) увеличение активности фермента при 5 и 20 мин действия ультразвуком, при 10-минутной обработке активность пероксидазы близка к контрольному значению. У семян, обработанных в момент проклеивания корня, наблюдалось снижение активности фермента во всех вариантах обработки. При этом стоит отметить, что в опытных образцах активность пероксидазы в семенах, обработанных ультразвуком в течение 10 мин, близка к контрольным значениям, а в семенах, обработанных ультразвуком 20 мин, зафиксирована наименьшая активность фермента.

Исследования интенсивности дыхания выявили стимулирующий характер действия ультразвука на семена гороха, обработанные в момент набухания. Наибольшая интенсивность дыхания зафиксирована в образцах, обработанных в течение 5 мин (рис. 3,а). У растений, обработанных ультразвуком в момент проклеивания корня, выявлено его угнетающее действие (рис. 3,б).

Стоит отметить снижение интенсивности дыхания в первые 10 мин действия фактором с последующим его восстановлением до значений, полученных в контрольном эксперименте.

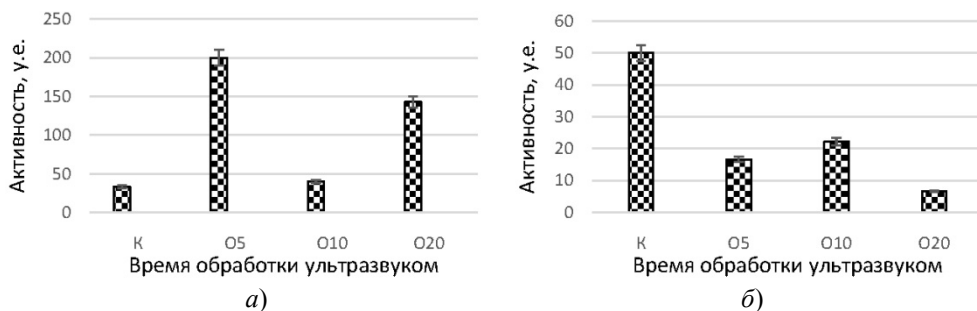


Рис. 2. Влияние ультразвуковой обработки на активность пероксидазы в семенах гороха на стадии набухания (а) и прорастания (б): К – контроль; O5, O10, O20 – время обработки ультразвуком

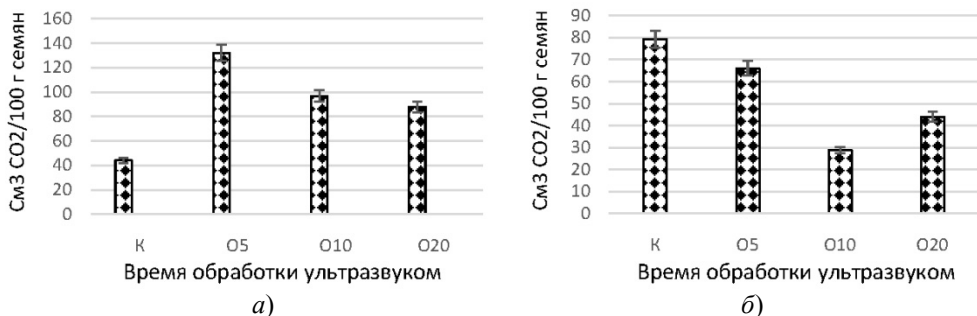


Рис. 3. Влияние ультразвуковой обработки на интенсивность дыхания семян гороха в момент набухания (а) и прорастания (б) (обозначения см. рис. 2)

Ингибирующее действие ультразвука (5, 10 мин) на активность каталазы, вероятно, связано со стресс-реакциями, ведущими к переходу семян в стадию покоя [13–15]. Однако интенсивность дыхания в этих образцах оказалась выше, чем у контрольных. По-видимому, это связано с особенностями методики исследования. Образцы для изучения активности каталазы растирали сразу после действия фактором, а интенсивность дыхания определяли при сохранении целостности семян в течение часа. Возможно, спустя час после воздействия ультразвука растения отреагировали усилением катаболизма как системой защиты от «негативного» воздействия этого фактора.

Изменение активности пероксидазы происходило одновременно с изменением интенсивности дыхания, так как пероксидаза участвует в процессе дыхания растений, окисляя и восстанавливая дыхательные субстраты [16, 17]. В семенах, обработанных ультразвуком в момент набухания, отмечается увеличение активности пероксидазы и увеличение интенсивности дыхания. Отмечается общая активация процессов освоения запасных питательных веществ семени и процесса прорастания. Таким образом, только 10-минутная обработка семян ультразвуком оказывает оптимальное влияние на соотношение пластического и энергетического обмена, что видно из табл. 1, 2 и рис. 2, 3.

Действие ультразвука на семена на стадии прорастания оказывает угнетающей эффект как на морфологические, так и на физиолого-биохимические показатели. По-видимому, это связано с нарушением целостности мембранных структур клеток семян, что приводит к деградации клеточных компарментов, изменению рН среды, а также к снижению активности ферментов прорастания и снижает показатели метаболизма.

Заключение

1. В исследованиях выявлены активирующие физиологические функции действия ультразвука при 10-минутной экспозиции на замоченные семена гороха (момент набухания).

2. Результаты эксперимента показали ингибирующее действие ультразвука на физиологические параметры прорастания семян гороха, обработанных ультразвуком после 24-часового замачивания (момент проклевывания корня).

3. Снижение активности каталазы в семенах гороха наблюдалось после 5- и 10-минутной обработки ультразвуком в момент набухания, а также в семенах, обработанных ультразвуком в течение 5, 10 и 20 мин в момент проклевывания.

4. Активность пероксидазы снижалась в семенах гороха, обработанных ультразвуком в течение 5, 10 и 20 мин в момент проклевывания корня, возрастает в семенах, обработанных ультразвуком в течение 5 и 20 мин в момент набухания.

Библиографический список

1. **Васин, В. Г.** Приемы возделывания гороха на разных уровнях минерального питания в Среднем Поволжье / В. Г. Васин, Н. Н. Ельчанинова, А. В. Васин, Ю. А. Александров // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2008. – № 1 (17). – С. 26–29.
2. **Васин, А. В.** Кормовая продуктивность и агроэнергетическая эффективность возделывания гороха при разных приемах предпосевной обработки семян / А. В. Васин // Известия Самарской государственной сельскохозяйственной академии. – 2014. – № 4. – С. 15–19.
3. **Михалев, Е. В.** Возделывание гороха / Е. В. Михалев, В. А. Кривенков, В. В. Иванов ; под ред. Е. В. Михалева. – Нижний Новгород : НГСХА, 2017. – 192 с.
4. **Eryashev, A. P.** The influence of pesticides and plant growth promoter albit on performance and cultivation efficiency of pea / A. P. Eryashev, V. E. Kamalikhin, A. A. Moiseev // Journal of Pharmaceutical Sciences and Research. – 2017. – Т. 9, № 5. – С. 722–727.
5. **Кубеев, Е. И.** Повышение эффективности технологического процесса предпосевной обработки семян сельскохозяйственных культур за счет совершенствования методов и технических средств нанесения искусственных оболочек : автореф. дис. ... д-ра техн. наук : 05.20.01 / Кубеев Е. И. – СПб., 2015. – 38 с.
6. **Patterson, B. D.** An inhibitor of catalase induced by cold in chilling-sensitive plants / B. D. Patterson, L. A. Paune, Yi-Zhu Chen, P. Graham // Plant Physiology. – 1984. – Vol. 76, № 4. – P. 1014–1018.
7. **Flexas Jaume.** The Effects of Water Stress on Plant Respiration / Flexas Jaume, Jeroni Email, Galmes Miquel Ribas-Carbo Hipólito Medrano // Plant Respiration. – 2005. – P. 85–94.
8. **Cheeseman, J. M.** Hydrogen Peroxide and Plant Stress: A Challenging Relationship Plant Stress / J. M. Cheeseman. – 2007. – № 1 (1). – P. 4–15.

9. **Рубцова, М. С.** Практикум по физиологии растений / М. С. Рубцова. – Нижний Новгород : Изд-во НГСХА, 2003. – 127 с.
10. **Ермаков, А. И.** Методы биохимического исследования растений / А. И. Ермаков. – Изд. 2-е, перераб. и доп. – Л. : Колос, 1972. – 456 с.
11. **Воскресенская, О. Л.** Физиология растений : учеб. пособие / О. Л. Воскресенская, Н. П. Грошева, Е. А. Скочилова ; Мар. гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 2008. – 148 с.
12. **Гланц, С.** Медико-биологическая статистика / С. Гланц. – М. : Практика, 1999. – 459 с.
13. **Scandalios, J. G.** Catalases in Plants: Gene Structure, Properties, Regulation, and Expression / J. G. Scandalios, L. Guan, A. N. Polidoros // *Oxidative Stress and the Molecular Biology of Antioxidant Defenses*. – New York : Cold Spring : Harbor Laboratory Press, 1996. – P. 343–406.
14. **Arabaci, G.** Partial Purification and Some Properties of Catalase from Dill (*Anethum graveolens* L.) / G. Arabaci // *Journal of Biology & Life Sciences*. – 2011. – № 2 (1). – P. 11–15.
15. **Sharma, P.** Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions / P. Sharma, A. B. Jha, R. S. Dubey, M. Pessarakli // *Journal of Botany*. – 2012. – 26 p. – DOI 10.1155/2012/217037.
16. Differential expression of peroxidase isogenes during the early stages of infection of the tropical forage legume *Stylosanthes humilis* by *Colletotrichum gloeosporioides* / S. J. Harrison, M. D. Curtis, C. L. McIntyre, D. J. Maclean, J. M. Manners // *Mol Plant-Microbe Interact.* – 1995. – № 8. – P. 398–406.
17. A Comprehensive Review on Function and Application of Plant Peroxidases / V. P. Pandey, M. Awasthi, S. Singh, S. Tiwari, U. N. Dwivedi // *Biochem. Anal. Biochem.* – 2017. – Vol. 6. – DOI 10.4172/2161-1009.1000308.

References

1. Vasin V. G., El'chaninova N. N., Vasin A. V., Aleksandrov Yu. A. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Proceedings of Orenburg State Agrarian University]. 2008, no. 1 (17), pp. 26–29.
2. Vasin A. V. *Izvestiya Samarskoy gosudarstvennoy sel'skokhozyaystvennoy akademii* [Proceedings of Samara State Agricultural Academy]. 2014, no. 4, pp. 15–19.
3. Mikhalev E. V., Krivenkov V. A., Ivanov V. V. *Vozdelyvanie gorokha* [Pea cultivation]. Nizhny Novgorod: NGSKhA, 2017, 192 p.
4. Eryashev A. P., Kamalikhin V. E., Moiseev A. A. *Journal of Pharmaceutical Sciences and Research*. 2017, vol. 9, no. 5, pp. 722–727.
5. Kubeev E. I. *Povyshenie effektivnosti tekhnologicheskogo protsessa predposevnoy obrabotki semyan sel'skokhozyaystvennykh kul'tur za schet sovershenstvovaniya metodov i tekhnicheskikh sredstv naneseniya iskusstvennykh obolochek: avtoref. dis. d-ra tekhn. nauk: 05.20.01* [Increasing the efficiency of crop seeds technological processing by improving methods and technical means of artificial casing: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the doctor of of engineering sciences]. Saint-Petersburg, 2015, 38 p.
6. Patterson B. D., Paune L. A., Yi-Zhu Chen, Graham P. *Plant Physiology*. 1984, vol. 76, no. 4, pp. 1014–1018.
7. Flexas Jaume, Email Jeroni, Galmes Miquel Ribas-Carbo Hipólito Medrano. *Plant Respiration*. 2005, pp. 85–94.
8. Cheeseman J. M. *Hydrogen Peroxide and Plant Stress: A Challenging Relationship Plant Stress*. 2007, no. 1 (1), pp. 4–15.
9. Rubtsova M. S. *Praktikum po fiziologii rasteniy* [Plant physiology laboratory work]. Nizhny Novgorod: Izd-vo NGSKhA, 2003, 127 p.

10. Ermakov A. I. *Metody biokhimicheskogo issledovaniya rasteniy* [Methods of biochemical study of plants]. 2nd ed., rev. and suppl. Leningrad: Kolos, 1972, 456 p.
11. Voskresenskaya O. L., Grosheva N. P., Skochilova E. A. *Fiziologiya rasteniy: ucheb. posobie* [Plant physiology: teaching aid]. Mari State University. Yoshkar-Ola, 2008, 148 p.
12. Glants S. *Mediko-biologicheskaya statistika* [Biomedical statistics]. Moscow: Praktika, 1999, 459 p.
13. Scandalios J. G., Guan L., Polidoros A. N. *Oxidative Stress and the Molecular Biology of Antioxidant Defenses*. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1996, pp. 343–406.
14. Arabaci G. *Journal of Biology & Life Sciences*. 2011, no. 2 (1), pp. 11–15.
15. Sharma P., Jha A. B., Dubey R. S., Pessarakli M. *Journal of Botany*. 2012, 26 p. DOI 10.1155/2012/217037.
16. Harrison S. J., Curtis M. D., McIntyre C. L., Maclean D. J., Manners J. M. *Mol Plant-Microbe Interact*. 1995, no. 8, pp. 398–406.
17. Pandey V. P., Awasthi M., Singh S., Tiwari S., Dwivedi U. N. *Biochem. Anal. Biochem*. 2017, vol. 6. DOI 10.4172/2161-1009.1000308.

Тарасов Сергей Сергеевич

старший преподаватель, кафедра ботаники, физиологии и защиты растений, Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия (Россия, г. Нижний Новгород, проспект Гагарина, 97)

E-mail: Tarasov_ss@mail.ru

Tarasov Sergey Sergeevich

Senior lecturer, sub-department of botany, physiology and plant protection, Nizhny Novgorod State Agricultural Academy (97 Gagarin avenue, Nizhny Novgorod, Russia)

Веселов Александр Павлович

доктор биологических наук, профессор, кафедра биохимии и биотехнологии, Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет имени Н. И. Лобачевского (Россия, г. Нижний Новгород, проспект Гагарина, 23)

E-mail: veselov-ap@yandex.ru

Veselov Aleksandr Pavlovich

Doctor of biological sciences, professor, sub-department of biochemistry and biotechnology, Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (23 Gagarin avenue, Nizhny Novgorod, Russia)

УДК 591.13:636.92+577.11

Тарасов, С. С.

Влияние ультразвука на морфофизиологические показатели прорастания семян гороха (*Pisum sativum* L.) / С. С. Тарасов, А. П. Веселов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2018. – № 3 (23). – С. 3–11. – DOI 10.21685/2307-9150-2018-3-1.

УДК 597.851

DOI 10.21685/2307-9150-2018-3-2

Г. А. Лада, М. В. Пятова, Е. Ю. Холобурдина, Д. С. Аксенов

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ТРЕХ ВИДОВ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК (*PELOPHYLAX ESCULENTUS* COMPLEX) В СМЕШАННОЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СИСТЕМЕ REL-ТИПА

Аннотация.

Актуальность и цели. Среднеевропейские зеленые лягушки (*Pelophylax esculentus* complex) – прекрасная модель для изучения гибридогенного видообразования. Одной из важных исследовательских задач является выявление экологической дифференциации видов комплекса при совместном обитании. В пойме р. Хопер в пределах Хоперского государственного природного заповедника все три вида комплекса, озерная лягушка *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), прудовая лягушка *P. lessonae* (Camerano, 1882) и съедобная лягушка *P. esculentus* (Linnaeus, 1758), встречаются с достаточно высокой численностью. В связи с этим целью настоящего исследования является сравнительная экологическая характеристика (включая распределение по биотопам, особенности питания и гельминтофауны) трех видов зеленых лягушек, сосуществующих в смешанной популяционной системе REL-типа.

Материалы и методы. Материал получен в 2006–2017 гг. в ходе собственного полевого исследования в озерах Большое Голое, Малое Голое и Ульяновское, расположенных в окрестностях с. Варварино (Новохоперский район Воронежской области), на территории Хоперского заповедника. Используются стандартные методы описания биотопов и учета численности, методы полного гельминтологического вскрытия и извлечения пищевого комка.

Результаты. Численность озерной лягушки находится в прямой зависимости от относительной площади свободного водного зеркала, средней высоты травостоя на берегу и окруженности водоема прибрежно-водной и полупогруженной водной растительностью. Напротив, численность прудовой лягушки отрицательно коррелирует с показателем «относительная площадь свободного водного зеркала». Численность съедобной лягушки положительно коррелирует с такими параметрами, как общее проективное покрытие прибрежно-водной, плавающей, погруженной водной и древесной наземной растительностью. В общей сложности, у зеленых лягушек в районе исследования отмечено 29 видов гельминтов (Trematoda – 20, Nematoda – 9). Наибольшее видовое разнообразие (26 видов) и экстенсивность инвазии гельминтов выявлены у озерной лягушки. Видовой состав гельминтов прудовой лягушки заметно беднее в качественном (19 видов) и количественном отношении. Наименьшее видовое

© 2018 Лада Г. А., Пятова М. В., Холобурдина Е. Ю., Аксенов Д. С. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

разнообразие гельминтов (15 видов) свойственно съедобной лягушке, при этом экстенсивность ее инвазии некоторыми гельминтами не всегда ниже, чем у родительских форм. Таксономический состав пищи трех видов комплекса зеленых лягушек в целом сходен, однако количественное соотношение многих кормовых организмов в рационе различается. При анализе среды обитания жертв лягушек установлено, что главную часть рациона составляют хортобионты среднего яруса, на втором месте – хортобионты верхнего яруса (в меньшей степени у прудовой лягушки). По способу передвижения среди кормовых организмов преобладают ходяче-бегающие формы, на втором месте – летающие (кроме прудовой лягушки). Жертвами лягушек в основном становятся фитофаги и зоофаги, при этом родительские виды *P. ridibundus* и в особенности *P. lessonae* предпочитают фитофагов, а гибридная *P. esculentus* – зоофагов.

Выводы. Выявлена экологическая дифференциация по предпочитаемым биотопам и кормам, а также по составу гельминтофауны трех видов зеленых лягушек (*Pelophylax ridibundus*, *P. lessonae* и *P. esculentus*), сосуществующих в смешанной популяционной системе REL-типа в пойме р. Хопер в окрестностях с. Варварино.

Ключевые слова: зеленые лягушки, *Pelophylax esculentus* complex, экологическая дифференциация, биотопы, гельминтофауна, рацион, Воронежская область, Хоперский государственный природный заповедник.

G. A. Lada, M. V. Pyatova, E. Yu. Kholoburdina, D. S. Aksenov

ECOLOGICAL DIFFERENTIATION OF THREE SPECIES OF WATER FROGS (*PELOPHYLAX ESCULENTUS* COMPLEX) IN MIXED REL-POPULATION SYSTEM

Abstract.

Background. Central European green frogs (*Pelophylax esculentus* complex) are an excellent model for the study of hybridogenic speciation. One of the important research tasks is to identify the ecological differentiation of the complex species during the cohabitation. In the floodplain of the Koper River within the Kopersky State Nature Reserve, all three species of the complex, lake frog *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), pool frog *P. lessonae* (Camerano, 1882) and edible frog *P. esculentus* (Linnaeus, 1758) meet with a fairly high number. In this regard, the aim of this study is to provide a comparative ecological description (including biotope distribution, peculiarities of feeding and helminthofauna) of three species of green frogs coexisting in a mixed REL-type population system.

Materials and methods. The material was obtained in 2006–2017 in the course of own field research in the lakes Bolshoe Goloe, Maloe Goloe and Ulyanovskoe, located in the vicinity of the Varvarino village (Novokhopersky district of the Voronezh region), in the territory of the Kopersky reserve. Standard methods of description of habitats and accounting for the numbers, methods of complete helminthological dissection and extraction of the bolus were used.

Results. The numbers of the lake frog is directly dependent on the relative area of the free water surface, the average height of the grass stand on the shore and the circumference of the reservoir by coastal water and semi-loaded water vegetation. On the contrary, the numbers of the pond frog negatively correlates with indicator “the relative area of the free water surface”. The numbers of edible frogs positively correlates with such indicators as the total projective cover of coastal-aquatic, floating, submerged aquatic and woody ground vegetation. In total, 29 species of hel-

minthes (Trematoda – 20, Nematoda – 9) were noted in green frogs in the study area. The greatest species diversity (26 species) and high intensity of helminthes invasion were found in the lake frog. The species composition of helminthes of the pond frog is noticeably poorer in qualitative (19 species) and in quantitative terms. The smallest species diversity of helminthes (15 species) is characteristic of the edible frog, and the extent of its invasion of some helminthes is not always lower than that of the parent forms. The taxonomic composition of the food of the three species of green frog complex is mostly similar, but the quantitative ratio of many forage organisms in the diet is different. In the analysis of the habitat of frog victims, it was found that the main part of the diet consists of the middle-layer chortobionts, in second place – the upper-layer chortobionts (to a lesser extent in the pond frog). On the method of movement among the forage organisms walking-running forms are dominated, in second place – flying ones (except pond frog). Victims of frogs are mainly phytophagous and zoophagous, while parental species *P. ridibundus* and *P. lessonae* prefer especially of phytophages, and the hybrid *P. esculentus* – zoophagous.

Conclusions. The ecological differentiation of three species of green frogs (*Pelophylax ridibundus*, *P. lessonae* and *P. esculentus*), coexisting in the mixed population system of REL-type in the floodplain of the Kholer River in the vicinity of the Varvarino village, was revealed by the preferred biotopes and forages, as well as by the composition of helminthofauna.

Key words: water frogs, *Pelophylax esculentus* complex, ecological differentiation, biotopes, helminth fauna, diet, Voronezh Province, Khopersky State Nature Reserve.

Введение

Зеленые лягушки (*Pelophylax esculentus* complex) давно привлекают пристальное внимание биологов различного профиля – зоологов, эволюционистов, генетиков, систематиков, экологов, этологов и др. Это объясняется тем, что для данного комплекса характерны необычные эволюционно-генетические явления: гибридизация, менделевское наследование, полиплоидия [1–3]. По современным представлениям, в Центральной и Восточной Европе комплекс включает три вида: озерную (*P. ridibundus* (Pallas, 1771)), прудовую (*P. lessonae* (Camerano, 1882)) и съедобную (*P. esculentus* (Linnaeus, 1758)) лягушек. При этом последняя рассматривается как особая форма, возникшая в результате гибридизации двух первых видов. Одно из важнейших направлений в исследовании сложных взаимоотношений внутри комплекса зеленых лягушек – изучение экологической дифференциации этих животных. Специальные работы в этом направлении с учетом современных представлений о гибридогенном происхождении *P. esculentus* начаты на востоке Центрального Черноземья свыше десяти лет назад. Результаты частично опубликованы в работах [4–10].

Цель настоящего исследования – выявление экологической дифференциации видов зеленых лягушек. В связи с тем, что выбор местообитаний, взаимоотношения с пищей и врагами являются важнейшими экологическими особенностями животных, для достижения поставленной цели дана сравнительная биотопическая, гельминтологическая и трофологическая характеристика трех видов зеленых лягушек в смешанной популяционной системе REL-типа, т.е. при их совместном обитании.

Материалы и методы

Сбор материала проводился в июне–августе 2006–2017 гг. в Хоперском государственном природном заповеднике (далее ХГПЗ). В озерах Большое Голое (51°20' с.ш., 41°72' в.д.), Малое Голое (51°19' с.ш., 41°73' в.д.) и Ульяновское (51°22' с.ш., 41°71' в.д.), расположенных в окрестностях с. Варварино (Новохоперский район Воронежской области), представлена смешанная популяционная система *REL*-типа, причем численность всех трех видов достаточно велика [11].

Видовая принадлежность лягушек определялась по внешним морфологическим признакам и голосам самцов [2]. Правильность определения ранее была подтверждена с помощью метода проточной ДНК-цитометрии [11].

Относительная численность видов зеленых лягушек в озерах оценивалась по числу «солирующих» самцов на 1 км береговой линии.

Определение видового состава наземной растительности производилось по М. И. Нейштадту [12], Ю. К. Крубергу и З. В. Чефрановой [13], П. И. Лапину [14], Т. А. Работнову [15], И. А. Губанову и др. [16]. Площадь ее проективного покрытия определялась по методике Т. В. Курнишковой и М. М. Старостенковой [17], на полосе длиной 10 м и шириной 1 м, непосредственно примыкающей к кромке воды. Определение видов водной растительности проводилось по Е. В. Печенюк [18], а ее проективного покрытия – по глазомерной методике, в процентах от поверхности водоема.

Учитывались также такие показатели, как относительная площадь свободного водного зеркала (%), средняя высота травостоя на берегу (см), окруженность водоема прибрежно-водной и полупогруженной водной растительностью (%), затененность поверхности водоема древесно-кустарниковой растительностью (%).

Гельминтологическое исследование выполнено на 479 половозрелых особях зеленых лягушек (*P. ridibundus* – 192, *P. lessonae* – 229, *P. esculentus* – 58). Полное гельминтологическое вскрытие амфибий, сбор, фиксация и обработка гельминтологического материала производились стандартными методами [19–22]. Определение видов и стадий развития гельминтов осуществлялось по К. М. Рыжикову и др. [23], В. Е. Сударикову и др. [24]. Использовались следующие показатели зараженности гельминтами: экстенсивность инвазии (E, %) – процент заражения хозяина паразитами одного вида; интенсивность инвазии (экз.) – минимальное и максимальное число паразитов одного вида; индекс обилия (экз.) – средняя численность паразитов одного вида. Выделялись следующие группы гельминтов по экстенсивности инвазии: доминантные (E > 70 %); субдоминантные (E > 50 %); обычные (E > 30 %); редкие (E > 10 %); единичные (E < 10 %). Сходство состава гельминтов оценивалось по индексу Жаккара (I_j) [25]. Достоверность различий экстенсивности инвазии определялась по f -критерию Фишера (F) [26].

Питание лягушек изучалось прижизненно методом промывания желудков, при этом животные временно наркотизировались эфиром [27]. Количественная оценка пищевых компонентов производилась с использованием показателей встречаемости в желудках лягушек и среди экземпляров добычи. В общей сложности было обследовано 580 взрослых особей зеленых лягушек (*P. ridibundus* – 263, *P. lessonae* – 254, *P. esculentus* – 63). Желудки 77 из них

оказались пустыми, из остальных 503 желудков извлекли 6331 экземпляр добычи. В лабораторных условиях определялось таксономическое положение [28–30] каждой жертвы. Экологическая характеристика кормовых организмов лягушек давалась по следующим параметрам: среда обитания, характер передвижения и тип питания.

Результаты и обсуждение

Характеристика биотопов. Данные по этому разделу работы представлены в табл. 1.

Таблица 1

Характеристика биотопов трех видов зеленых лягушек в Хоперском заповеднике

Численность лягушек и показатели биотопов		Озера		
		Большое Голое	Малое Голое	Ульяновское
Средняя относительная численность вокализирующих самцов лягушек, ос./км	<i>P. ridibundus</i>	6,21 ± 1,13	2,70 ± 0,42	2,72 ± 0,61
	<i>P. esculentus</i>	3,45 ± 1,03	4,00 ± 1,53	1,72 ± 0,67
	<i>P. lessonae</i>	2,42 ± 0,57	9,04 ± 2,03	7,52 ± 3,06
Общее проективное покрытие прибрежно-водной растительности, %		10	20	12
Общее проективное покрытие плавающей водной растительности, %		33	52	25
Общее проективное покрытие погруженной водной растительности, %		40	83	73
Относительная площадь свободного водного зеркала, %		68	52	25
Общее проективное покрытие травянистой наземной растительности, %		100	100	83
Общее проективное покрытие древесной наземной растительности, %		80	90	40
Средняя высота травостоя на берегу, см		93	60	43
Окруженность водоема прибрежно-водной и полупогруженной водной растительностью, %		90	80	37
Затененность поверхности водоема древесно-кустарниковой растительностью, %		5	10	0

Численность озерной лягушки находится в прямой зависимости от относительной площади свободного водного зеркала, средней высоты травостоя на берегу и окруженности водоема прибрежно-водной и полупогруженной водной растительностью. Напротив, высокий уровень общего проективного покрытия погруженной водной растительности негативно влияет на численность *P. ridibundus*. В результате этот вид наиболее комфортно чувствует себя в озере Большое Голое – крупном, достаточно глубоком водоеме,

имеющем обширное свободное водное зеркало и хорошо защищенном по берегам водной и околоводной растительностью.

Численность прудовой лягушки в отличие от озерной отрицательно коррелирует с показателем «относительная площадь свободного водного зеркала». Именно поэтому *P. lessonae* наиболее многочисленна в сравнительно небольших и неглубоких озерах Малое Голое и Ульяновское.

Для съедобной лягушки наиболее оптимальны условия, которыми характеризуется оз. Малое Голое. Ее численность находится в прямой зависимости от таких показателей, как общее проективное покрытие прибрежно-водной, плавающей, погруженной водной и древесной наземной растительности. Следовательно, этот вид предпочитает сильно заросшие разнообразной растительностью водоемы.

Следует добавить, что даже в пределах одного и того же водоема три вида зеленых лягушек располагаются преимущественно в тех участках, которые обладают наиболее благоприятной совокупностью показателей. Так, в оз. Большое Голое особи *P. esculentus* и *P. lessonae* предпочитают держаться среди зарослей водной растительности, а *P. ridibundus* обычно занимает участки, расположенные вдоль границ свободного водного зеркала. В озерах Малое Голое и Ульяновское *P. lessonae* многочисленна на мелких заросших местах, в основном в южной части названных водоемов, в то время как *P. ridibundus* придерживается более глубоких участков с наличием свободной воды. Редкая в озере Ульяновское *P. esculentus* единичными экземплярами располагается между особями родительских видов.

В целом наши данные дополняют и расширяют опубликованные ранее с нашим участием материалы по биотопической характеристике трех видов зеленых лягушек [9, 31, 32].

Видовой состав гельминтов. В общей сложности, у зеленых лягушек ХГПЗ отмечено 29 видов гельминтов: Trematoda – 20, Nematoda – 9 (табл. 2).

Таблица 2

Видовой состав гельминтов трех видов зеленых лягушек в Хоперском заповеднике (в числителе – экстенсивность инвазии, %, в скобках – интенсивность инвазии, экземпляров; в знаменателе – индекс обилия, экземпляров)

Виды гельминтов	<i>P. ridibundus</i> (n = 192)	<i>P. esculentus</i> (n = 58)	<i>P. lessonae</i> (n = 229)
1	2	3	4
TREMATODA			
<i>Gorgoderia microovata</i>	–	$\frac{1,72 \pm 1,71}{0,03 \pm 0,03}$ (2)	–
<i>Gorgoderia pagenstecheri</i>	$\frac{0,52 \pm 0,52}{0,01 \pm 0,01}$ (2)	–	–
<i>Gorgoderia varsoviensis</i>	$\frac{2,08 \pm 1,03}{0,04 \pm 0,02}$ (1–3)	$\frac{1,72 \pm 1,71}{0,02 \pm 0,02}$ (1)	$\frac{2,18 \pm 0,96}{0,34 \pm 0,02}$ (1–4)
<i>Gorgoderina vitelliloba</i>	$\frac{0,52 \pm 0,52}{0,08 \pm 0,08}$ (16)	–	–

1	2	3	4
<i>Halipegus ovocaudatus</i>	$0,52 \pm 0,52$ (1) $0,01 \pm 0,01$	–	–
<i>Diplodiscus subclavatus</i>	$26,04 \pm 3,17$ (1–14) $0,70 \pm 0,12$	$25,86 \pm 5,75$ (1–40) $1,38 \pm 0,70$	$13,54 \pm 2,26$ (1–4) $0,30 \pm 0,06$
<i>Opisthioglyphe ranae</i>	$29,17 \pm 3,28$ (1–20) $1,09 \pm 0,17$	$20,69 \pm 5,32$ (1–7) $0,55 \pm 0,19$	$11,35 \pm 2,10$ (1–52) $0,83 \pm 0,30$
<i>Paralepoderma cloacicola</i> , larvae	$0,52 \pm 0,52$ (1) $0,01 \pm 0,01$	–	–
<i>Pneumonoeces variegatus</i>	$9,90 \pm 2,16$ (1–4) $0,20 \pm 0,05$	$20,69 \pm 5,32$ (1–6) $0,40 \pm 0,13$	$30,13 \pm 3,03$ (1–7) $0,59 \pm 0,07$
<i>Pneumonoeces asper</i>	$6,77 \pm 1,81$ (1–16) $0,17 \pm 0,09$	$10,34 \pm 4,00$ (1–5) $0,21 \pm 0,10$	$0,90 \pm 0,62$ (1) $0,01 \pm 0,01$
<i>Skrjabinoeces similis</i>	$11,46 \pm 2,30$ (1–7) $0,24 \pm 0,06$	$25,86 \pm 5,75$ (1–4) $0,53 \pm 0,14$	$9,61 \pm 1,95$ (1–3) $0,14 \pm 0,04$
<i>Encyclometra colubrimurorum</i> , larvae	$1,04 \pm 0,73$ (2–9) $0,06 \pm 0,05$	–	$12,23 \pm 2,17$ (1–5) $0,30 \pm 0,06$
<i>Pleurogenes claviger</i>	$44,80 \pm 3,59$ (1–36) $2,29 \pm 0,31$	$31,03 \pm 6,07$ (1–10) $0,90 \pm 0,26$	$26,64 \pm 2,92$ (1–15) $0,99 \pm 0,15$
<i>Brandesia turgida</i>	$1,56 \pm 0,90$ (1–3) $0,03 \pm 0,02$	$1,72 \pm 1,71$ (3) $0,05 \pm 0,05$	$1,31 \pm 0,75$ (1–3) $0,02 \pm 0,01$
<i>Pleurogenoides medians</i>	$35,94 \pm 3,46$ (1–77) $3,44 \pm 0,73$	$39,66 \pm 6,42$ (1–52) $3,60 \pm 1,17$	$41,92 \pm 3,26$ (1–106) $4,53 \pm 0,78$
<i>Prosotocus confusus</i>	$34,40 \pm 3,43$ (1–254) $4,64 \pm 1,48$	$29,31 \pm 5,97$ (1–34) $1,55 \pm 0,66$	$16,59 \pm 2,46$ (1–13) $0,69 \pm 0,14$
<i>Strigea strigis</i> , larvae	$0,52 \pm 0,52$ (1) $0,01 \pm 0,01$	–	$0,44 \pm 0,44$ (3) $0,01 \pm 0,01$
<i>Strigea falconis</i> , larvae	$0,52 \pm 0,52$ (1) $0,01 \pm 0,01$	–	–
<i>Alaria alata</i> , larvae	–	–	$1,31 \pm 0,75$ (6–176) $1,06 \pm 0,81$
<i>Tylodelphys excavata</i> , larvae	$1,56 \pm 0,90$ (4–6) $0,08 \pm 0,05$	$1,72 \pm 1,71$ (4) $0,07 \pm 0,07$	$1,31 \pm 0,75$ (1–8) $0,06 \pm 0,04$
NEMATODA			
<i>Rhabdias bufonis</i>	$1,04 \pm 0,73$ (1) $0,01 \pm 0,01$	–	–
<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	$9,40 \pm 2,11$ (1–30) $0,35 \pm 0,16$	$1,72 \pm 1,71$ (2) $0,03 \pm 0,03$	$6,55 \pm 1,64$ (1–7) $0,15 \pm 0,05$
<i>Aplectana acuminata</i>	$0,52 \pm 0,52$ (1) $0,01 \pm 0,01$	$1,72 \pm 1,71$ (3) $0,05 \pm 0,05$	$0,44 \pm 0,44$ (4) $0,02 \pm 0,02$
<i>Cosmocerca ornata</i>	$2,10 \pm 1,03$ (1–14) $0,10 \pm 0,07$	–	–
<i>Neoxysomatium brevicaudatum</i>	$0,52 \pm 0,52$ (2) $0,01 \pm 0,01$	–	–

Окончание табл. 2

1	2	3	4
<i>Thelandros tba</i>	–	–	$0,44 \pm 0,44$ (1) $0,004 \pm 0,004$
<i>Spiroxys contortus</i> , larvae	$0,52 \pm 0,52$ (4) $0,02 \pm 0,02$	–	$0,44 \pm 0,44$ (1) $0,004 \pm 0,004$
<i>Icosiella neglecta</i>	$15,10 \pm 2,58$ (1–8) $0,31 \pm 0,07$	$12,07 \pm 4,28$ (1–4) $0,26 \pm 0,10$	$9,17 \pm 1,91$ (1–7) $0,19 \pm 0,05$
Nematoda gen. sp.	$1,04 \pm 0,73$ (30–400) $2,24 \pm 2,09$	–	–
Общее число видов гельминтов	26	15	19

У *P. ridibundus* обнаружено 26 видов паразитов (Trematoda – 18, Nematoda – 8), 6 из которых представлены личиночными формами гельминтов (табл. 2). Среди них отсутствуют доминантные и субдоминантные виды. Обычными видами являются *P. claviger*, *P. medians* и *P. confusus*. Редкими видами можно назвать *D. subclavatus*, *O. ranae*, *S. similis* и *I. neglecta*. Все остальные виды – единичные.

У *P. lessonae* выявлено 19 видов паразитов (Trematoda – 14, Nematoda – 5), 4 из которых представлены личиночными формами (табл. 2). Доминантные и субдоминантные виды также отсутствуют. Обычными видами являются *P. variegatus* и *P. medians*. Редкими были 5 видов: *D. subclavatus*, *O. ranae*, *E. colubrimurorum* (larvae), *P. claviger*, *P. confusus*. Остальные 12 гельминтов – единичные виды.

У *P. esculentus* зарегистрировано 15 видов гельминтов (Trematoda – 12, Nematoda – 3), из которых только 1 вид (*T. excavata*) – на стадии метацеркарий (табл. 2). Среди найденных видов нет доминантных и субдоминантных. К обычным видам относятся *P. claviger* и *P. medians*, к редким – *D. subclavatus*, *O. ranae*, *P. variegatus*, *P. asper*, *S. similis*, *P. confusus* и *I. neglecta*. Остальные 6 видов гельминтов встречаются единично.

Таким образом, сравнение качественного и количественного состава гельминтов трех видов комплекса зеленых лягушек позволило выявить следующие закономерности. Наибольшее видовое разнообразие (26 видов) и экстенсивность инвазии гельминтов выявлены у озерной лягушки. Видовой состав гельминтов *P. lessonae* заметно беднее в качественном (19 видов) и количественном отношении. Наименьшее видовое разнообразие гельминтов (15 видов) свойственно съедобной лягушке, при этом экстенсивность ее инвазии некоторыми гельминтами не всегда ниже, чем у родительских форм.

Полученные нами результаты в целом подтверждают мнение И. В. Чихляева [33], И. В. Чихляева с соавторами [34], А. И. Файзулина с соавторами [35] о том, что видовой состав гельминтов *P. ridibundus* в Среднем Поволжье заметно разнообразнее, чем у *P. lessonae*. Напротив, С. В. Лукиянов с соавторами [36] и М. К. Рыжов [37] указывают, что видовой состав гельминтов *P. esculentus* и *P. lessonae* в Мордовии более разнообразен, чем у *P. ridibundus*.

У лягушек ХГПЗ выявлены следующие достоверные различия по экстенсивности инвазии гельминтами. *P. ridibundus* в большей степени, чем *P. lessonae*, заражена *D. subclavatus*, *O. ranae*, *P. asper*, *P. claviger* и *P. confusus*, в меньшей степени – *P. variegatus* и *E. colubrimurorum* (larvae). У *P. esculentus*, по сравнению с *P. lessonae*, выше экстенсивность инвазии *D. subclavatus*, *P. asper*, *S. similis* и *P. confusus*, по сравнению с *P. ridibundus*, выше зараженность *P. variegatus* и *S. similis*.

У трех видов лягушек ХГПЗ обнаружено 14 общих видов гельминтов: *G. varsoviensis*, *D. subclavatus*, *O. ranae*, *P. variegatus*, *P. asper*, *S. similis*, *P. claviger*, *B. turgida*, *P. medians*, *P. confusus*, *T. excavata*, *O. filiformis*, *A. acuminata* и *I. neglecta*. Большинство (11 видов) составляют взрослые формы трематод. Наибольшее сходство по видовому составу гельминтов имеют *P. lessonae* и *P. esculentus* ($I_j = 0,70$), у них выявлено 14 общих видов: Trematoda – 11, Nematoda – 3. *P. ridibundus* и *P. lessonae* сходны по 17 видам: Trematoda – 13, Nematoda – 4; $I_j = 0,61$. Наименьшим сходством характеризуются *P. ridibundus* и *P. esculentus* ($I_j = 0,52$): 14 общих видов паразитов (Trematoda – 11, Nematoda – 3).

Состав пищи. Сведения о таксономическом составе кормовых организмов зеленых лягушек представлены в табл. 3.

Таблица 3

Таксономический состав кормовых организмов
трех видов зеленых лягушек в ХГПЗ (А – встречаемость в желудках;
В – встречаемость среди экземпляров добычи; i. – имаго; l. – личинки)

Таксоны добычи	<i>P. ridibundus</i> (n = 263)				<i>P. esculentus</i> (n = 63)				<i>P. lessonae</i> (n = 254)			
	А		В		А		В		А		В	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Lumbricidae	–	–	–	–	–	–	–	–	2	0,79	3	0,07
Succineidae	29	11,03	108	5,47	6	9,52	23	6,76	45	17,72	285	7,09
Planorbidae	2	0,76	2	0,10	1	1,59	1	0,29	2	0,79	2	0,05
Gastropoda, др.	12	4,56	24	1,22	1	1,59	1	0,29	8	3,15	10	0,25
Crustacea	1	0,38	3	0,15	–	–	–	–	–	–	–	–
Aranei	96	36,50	163	8,26	23	36,51	44	12,94	91	35,83	130	3,24
Acariformes	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Collembola	7	2,66	21	1,06	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Ephemeroptera, i.	1	0,38	1	0,05	1	1,59	1	0,29	–	–	–	–
Ephemeroptera, l.	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Lestidae, i.	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	3	1,18	4	0,10
Lestidae, l.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Coenagrionidae	17	6,46	31	1,57	7	11,11	16	4,71	19	7,48	40	1,00
Zygoptera, др.	3	1,14	3	0,15	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Corduliidae, i.	27	10,27	45	2,28	14	22,22	22	6,47	10	3,94	17	0,42
Corduliidae, l.	–	–	–	–	–	–	–	–	3	1,18	3	0,07
Libellulidae	4	1,52	4	0,20	2	3,17	4	1,18	7	2,76	12	0,30

Продолжение табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Anisoptera, др.	8	3,04	9	0,46	5	7,94	6	1,76	3	1,18	3	0,07
Odonata, i., др.	4	1,52	4	0,20	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Odonata, l., др.	1	0,38	1	0,05	3	4,76	3	0,88	6	2,36	6	0,15
Tettigoniidae	3	1,14	3	0,15	1	1,59	2	0,59	1	0,39	1	0,02
Gryllidae	3	1,14	3	0,15	1	1,59	1	0,29	3	1,18	3	0,07
Gryllotalpidae, i.	–	–	–	–	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Gryllotalpidae, l.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Tetrigidae	6	2,28	8	0,41	1	1,59	1	0,29	18	7,09	28	0,70
Acrididae	7	2,66	19	0,96	7	11,11	14	4,12	10	3,94	20	0,50
Orthoptera, i., др.	6	2,28	18	0,91	1	1,59	2	0,59	6	2,36	7	0,17
Orthoptera, l., др.	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Forficulidae	3	1,14	11	0,56	–	–	–	–	–	–	–	–
Psocoptera	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Delphacidae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Cicadellidae	4	1,52	4	0,20	1	1,59	1	0,29	2	0,79	3	0,07
Aphidinea	36	13,69	195	9,88	1	1,59	4	1,18	17	6,69	2282	56,81
Homoptera, др.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Nepidae, i.	5	1,90	5	0,25	1	1,59	1	0,29	10	3,94	10	0,25
Nepidae, l.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Naucoridae, i.	26	9,89	44	2,23	5	7,94	5	1,47	5	1,97	11	0,27
Naucoridae, l.	8	3,04	15	0,76	–	–	–	–	–	–	–	–
Notonectidae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Pleidae	2	0,76	3	0,15	1	1,59	1	0,29	–	–	–	–
Mesoveliidae	21	7,98	72	3,65	–	–	–	–	5	1,97	21	0,52
Veliidae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Gerridae, i.	38	14,45	64	3,24	5	7,94	15	4,41	46	18,11	91	2,27
Gerridae, l.	–	–	–	–	–	–	–	–	3	1,18	11	0,27
Anthocoridae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Saldidae	–	–	–	–	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Lygaeidae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Coreidae	–	–	–	–	1	1,59	1	0,29	–	–	–	–
Scutelleridae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Pentatomidae	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	4	1,57	4	0,10
Cydnidae	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	2	0,05
Hemiptera, i., др.	18	6,84	22	1,11	3	4,76	3	0,88	12	4,72	16	0,40
Hemiptera, l., др.	6	2,28	13	0,66	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Mecoptera	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Haliplidae	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Dytiscidae, i.	9	3,42	9	0,46	2	3,17	2	0,59	7	2,76	7	0,17
Dytiscidae, l.	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Carabidae, i.	20	7,60	21	1,06	8	12,70	12	3,53	32	12,60	43	1,07

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Carabidae, l.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Hydrophilidae	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	12	4,72	12	0,30
Histeridae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Silphidae	2	0,76	2	0,10	1	1,59	1	0,29	7	2,76	9	0,22
Staphylinidae, i.	4	1,52	4	0,20	1	1,59	1	0,29	10	3,94	11	0,27
Staphylinidae, l.	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Scarabaeidae	9	3,42	9	0,46	3	4,76	4	1,18	15	5,91	22	0,55
Buprestidae	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Dryopidae	–	–	–	–	1	1,59	13	3,82	–	–	–	–
Heteroceridae	3	1,14	3	0,15	1	1,59	1	0,29	5	1,97	61	1,52
Elateridae	1	0,38	2	0,10	1	1,59	1	0,29	4	1,57	4	0,10
Cantharidae	–	–	–	–	1	1,59	1	0,29	3	1,18	4	0,10
Dermestidae, i.	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Dermestidae, l.	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Nitidulidae	–	–	–	–	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Coccinellidae, i.	24	9,13	26	1,32	3	4,76	3	0,88	25	9,84	35	0,87
Coccinellidae, l.	–	–	–	–	1	1,59	1	0,29	3	1,18	10	0,25
Lagriidae	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Tenebrionidae	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Cerambycidae	–	–	–	–	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Chrysomelidae, i.	53	20,15	265	13,42	9	14,29	28	8,24	48	18,90	159	3,96
Chrysomelidae, l.	6	2,28	29	1,47	1	1,59	2	0,59	8	3,15	104	2,59
Curculionidae	12	4,56	47	2,38	1	1,59	1	0,29	16	6,30	23	0,57
Coleoptera, i., др.	15	5,70	17	0,86	3	4,76	3	0,88	10	3,94	10	0,25
Coleoptera, l., др.	6	2,28	6	0,30	2	3,17	2	0,59	8	3,15	11	0,27
Sphingidae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Noctuidae, i.	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	–	–	–	–
Noctuidae, l.	–	–	–	–	1	1,59	1	0,29	–	–	–	–
Lepidoptera, i., др.	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	5	1,97	5	0,12
Lepidoptera, l., др.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Trichoptera, i.	10	3,80	16	0,81	3	4,76	3	0,88	6	2,36	7	0,17
Trichoptera, l.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Tenthredinidae, l.	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Ichneumonidae	8	3,04	15	0,76	3	4,76	3	0,88	9	3,54	25	0,62
Vespidae	6	2,28	10	0,51	4	6,35	10	2,94	18	7,09	32	0,80
Scoliidae	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Sphecidae	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	–	–	–	–
Apidae	6	2,28	6	0,30	2	3,17	2	0,59	6	2,36	9	0,22
Apoidea, др.	2	0,76	4	0,20	2	3,17	2	0,59	2	0,79	2	0,05
Formicidae	23	8,75	33	1,67	4	6,35	4	1,18	41	16,14	97	2,41
Hymenoptera, др.	23	8,75	50	2,53	7	11,11	21	6,18	19	7,48	37	0,92

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Limoniidae	–	–	–	–	2	3,17	2	0,59	3	1,18	4	0,11
Tipulidae	5	1,90	5	0,25	1	1,59	1	0,29	5	1,97	7	0,17
Culicidae	29	11,03	86	4,36	7	11,11	16	4,71	8	3,15	12	0,30
Chironomidae	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	1	0,39	2	0,05
Nematocera, i., др.	20	7,60	92	4,66	1	1,59	1	0,29	17	6,69	35	0,87
Nematocera, l., др.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Stratiomyidae, i.	1	0,38	1	0,05	2	3,17	2	0,59	5	1,97	6	0,15
Stratiomyidae, l.	13	4,94	16	0,81	–	–	–	–	6	2,36	9	0,22
Tabanidae, i.	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Tabanidae, l.	–	–	–	–	1	1,59	1	0,29	1	0,39	1	0,02
Rhagionidae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Asilidae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Bombyliidae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Syrphidae	5	1,90	5	0,25	–	–	–	–	3	1,18	3	0,07
Dolichopodidae	9	3,42	14	0,71	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Chloropidae	18	6,84	37	1,87	3	4,76	3	0,88	1	0,39	1	0,02
Ephydriidae	4	1,52	5	0,25	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Scatophagidae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Lauxaniidae	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	2	0,05
Muscidae, i.	2	0,76	3	0,15	1	1,59	1	0,29	–	–	–	–
Muscidae, l.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Anthomyiidae	5	1,90	11	0,56	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Calliphoridae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Tachinidae	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Brachycera, i., др.	15	5,70	22	1,11	1	1,59	1	0,29	6	2,36	7	0,17
Brachycera, l., др.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	6	0,15
Diptera, i., др.	19	7,22	24	1,22	4	6,35	7	2,06	13	5,12	22	0,55
Diptera, l., др.	11	4,18	13	0,66	1	1,59	1	0,29	14	5,51	41	1,02
Insecta, i., др.	44	16,73	95	4,81	9	14,29	10	2,94	34	13,39	39	0,97
Insecta, l., др.	4	1,52	5	0,25	–	–	–	–	1	0,39	5	0,12
Arthropoda, др.	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Osteichthyes	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	5	1,97	6	0,15
Ranidae	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Lacertidae	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Итого	–	–	1974	100,00	–	–	340	100,00	–	–	4017	100,00

Среди всех объектов питания трех видов комплекса зеленых лягушек найдены животные из четырех типов: кольчатые черви (Annelida), моллюски (Mollusca), членистоногие (Arthropoda) и хордовые (Chordata). Основа пищи – членистоногие (92,53 % всех жертв). Заметную долю в рационе лягушек, особенно *P. lessonae*, составляют брюхоногие моллюски (преимущественно янтарки, реже катушки). Кольчатые черви (дождевые черви Lumbricidae) отме-

чены в желудках двух особей *P. lessonae*. Позвоночные (рыбы, сеголетки *P. ridibundus* и *Lacerta agilis*) изредка поедаются *P. ridibundus* и *P. lessonae*.

Наибольшее значение в питании всех видов лягушек имеют насекомые (87,16 % всех жертв). Они представлены в желудках амфибий 14 отрядами. Жесткокрылые (21 семейство) найдены в пищеварительных трактах большинства особей всех трех видов лягушек. Суммарно они составляют более 1/5 пищи *P. ridibundus* и *P. esculentus*. Лишь в рационе *P. lessonae* они уступают первое место равнокрылым (Homoptera, почти исключительно тли Aphidinea), составляющим более половины (56,90 %) жертв лягушек этого вида. Для сравнения, *P. ridibundus* потребляют равнокрылых гораздо реже (10,13 %), а *P. esculentus* – совсем редко (1,47 %). Двукрылые (Diptera) (19 семейств) часто поедаются *P. ridibundus* (17,31 %), реже *P. esculentus* (10,57 %) и совсем редко *P. lessonae* (4,12 %). Доля полужесткокрылых (Heteroptera) (14 семейств) среди жертв лягушек уменьшается в ряду *P. ridibundus* (12,40 %) – *P. esculentus* (7,63 %) – *P. lessonae* (4,24 %). Стрекозы (Odonata) часто добываются *P. esculentus* (15,00 %), гораздо реже *P. ridibundus* (5,01 %) и *P. lessonae* (2,23 %). Перепончатокрылые (Hymenoptera, 7 семейств) играют определенную роль в питании зеленых лягушек, особенно *P. esculentus*. Из прямокрылых (Orthoptera) чаще других добываются саранчовые (*P. esculentus*) и прыгунчики (по встречаемости в желудках *P. lessonae*). Роль насекомых из других отрядов в пище зеленых лягушек незначительна. Кроме насекомых, лягушки всех трех видов охотно поедают пауков (Aranei): они встречаются примерно в трети осмотренных желудков; их доля среди жертв снижается в ряду *P. esculentus* (12,94 %), *P. ridibundus* (8,26 %) и *P. lessonae* (3,24 %).

Таким образом, таксономический состав пищи трех видов комплекса зеленых лягушек в целом сходен, однако количественное соотношение многих кормовых организмов в рационе различается.

Сведения об экологических группах животных, представленных в рационе лягушек, даны в табл. 4.

Таблица 4

Экологическая характеристика кормовых организмов трех видов зеленых лягушек (по встречаемости среди экземпляров добычи, %)

Экологические группы кормовых организмов	<i>P. ridibundus</i>	<i>P. esculentus</i>	<i>P. lessonae</i>
1	2	3	4
Среда обитания			
Хортобионты верхнего яруса	22,7	28,2	6,2
Хортобионты среднего яруса	40,6	29,4	75,4
Герпетобионты	4,7	6,2	5,3
Норные герпетобионты	0,1	0,3	0,2
Эдафобионты	–	–	0,1
Гидробионты	5,5	3,8	1,8
Пленочные гидробионты	3,3	4,4	2,6
Среда обитания не установлена	20,5	27,6	8,4

Окончание табл. 4

1	2	3	4
Способ передвижения			
Активно летающие	23,2	29,4	6,7
Ходяче-бегающие	51,2	41,8	78,6
Прыгающие	2,6	5,6	1,4
Активно плавающие	4,1	3,2	1,2
Ползающие	0,1	0,3	0,2
Малоподвижные	7,6	7,3	7,7
Способ передвижения не установлен	11,1	12,3	4,2
Тип питания			
Фитофаги	43,8	35,3	75,3
Зоофаги	30,1	44,1	15,2
Фитодетритофаги	1,9	0,9	1,3
Фитозоофаги	1,1	1,5	0,4
Детритозоофаги	0,1	–	0,2
Детритофитофаги	1,1	0,6	0,7
Афаги	5,6	2,0	1,2
Тип питания не установлен	16,2	15,6	5,6

По среде обитания главную часть рациона всех видов лягушек составляют хортобионты среднего яруса. Это особенно характерно для *P. lessonae* (эта группа занимает более 3/4 всех экземпляров добычи), в заметно меньшей степени – для *P. ridibundus* (40,60 %) и в еще меньшей – для *P. esculentus* (29,40 %). Значительно реже среди кормов лягушек (особенно *P. lessonae*) попадаются хортобионты верхнего яруса. Исключение составляет *P. ridibundus*, потребляющая организмов из этой экологической группы почти столь же интенсивно (28,20 %), как хортобионтов среднего яруса. Водные организмы (гидробионты) и обитатели пленки поверхностного натяжения (пленочные гидробионты) поедаются редко, чаще других их потребляет *P. ridibundus*, связанная с водой в большей степени, чем другие виды зеленых лягушек. Реже других жертвами лягушек становятся норные герпетобионты и эдафобионты (последние – только в пище *P. lessonae*).

По способу передвижения среди кормовых организмов лягушек, особенно в рационе *P. lessonae*, преобладают ходяче-бегающие формы. Летающие насекомые добываются реже, это особенно характерно для *P. lessonae*. Плавающие организмы чаще поедаются *P. ridibundus*, реже – *P. lessonae*. *P. esculentus* занимает промежуточное положение. Малоподвижные беспозвоночные потребляются тремя видами лягушек практически в одинаковых количествах. Прыгающие формы чаще становятся жертвами *P. esculentus*. Реже всех в желудках амфибий встречаются ползающие формы.

При анализе типа питания жертв лягушек установлено, что ими в основном становятся фитофаги и зоофаги. При этом родительские виды *P. ridibundus* и в особенности *P. lessonae* предпочитают фитофагов, а гибридная

P. esculentus – зоофагов. Детритофаги, зоодетритофаги, фитодетритофаги и фитозоофаги попадают в желудках амфибий в незначительных количествах. Афаги чаще поедаются *P. ridibundus*.

Нами выявлены статистически достоверные различия встречаемости большинства экологических групп кормовых организмов в пище трех видов зеленых лягушек. В большинстве случаев наиболее высоко достоверны различия между родительскими видами *P. ridibundus* и *P. lessonae*, далее следуют различия между *P. lessonae* и *P. esculentus*, наименьшими являются различия между *P. ridibundus* и *P. esculentus*.

Таким образом, наши данные свидетельствуют о наличии заметной экологической дифференциации трех видов зеленых лягушек, обитающих на общей территории в смешанной популяционной системе *REL*-типа.

Благодарности. А. И. Зобов, А. В. Головков, Н. А. Карпов, Н. Ф. Марченко и В. В. Давыденко (Варварино Воронежской области) оказали помощь в организации исследования в ХГПЗ. И. В. Чихляев (Тольятти) подтвердил правильность видовой идентификации гельминтов. М. Н. Цуриков (Галичья Гора Липецкой области) содействовал определению кормовых организмов лягушек. А. В. Гончаров, М. П. Болдырева и А. С. Моднов (Тамбов) помогли в сборе материала. Авторы искренне благодарны всем перечисленным лицам за оказанную помощь в работе.

Библиографический список

1. **Günther, R.** Die Wasserfrösche Europas (Anura – Froschlurche) / R. Günther. – Wittenberg ; Lutherstadt : A. Ziemsen, 1990. – 288 s.
2. **Лада, Г. А.** Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему / Г. А. Лада // Флора и фауна Черноземья. – Тамбов, 1995. – С. 88–109.
3. **Plötner, J.** Die westpaläarktischen Wasserfrösche / J. Plötner. – Bielefeld : Laurenti-Verlag, 2005. – 161 s.
4. **Кулакова, Е. Ю.** Материалы по питанию зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) в Хоперском заповеднике / Е. Ю. Кулакова, Г. А. Лада, М. В. Резванцева // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения : материалы Международ. науч. конф., посвящ. 135-летию со дня рожд. И. И. Спрыгина. – Пенза, 2008. – Ч. 2. – С. 207–209.
5. **Кулакова, Е. Ю.** Таксономический состав пищевых компонентов в рационе зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Хоперского государственного заповедника (Новохоперский район Воронежской области) / Е. Ю. Кулакова, Г. А. Лада, М. В. Резванцева // Вестник Тамбовского университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2009. – Т. 14, вып. 3. – С. 549–554.
6. **Кулакова, Е. Ю.** Питание зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в смешанной популяционной системе *REL*-типа в Хоперском заповеднике (Воронежская область) / Е. Ю. Кулакова, Г. А. Лада, М. В. Резванцева // Вопросы герпетологии : материалы IV съезда Герпетологического общества имени А. М. Никольского. – СПб., 2011. – С. 124–128.
7. **Резванцева, М. В.** Материалы по гельминтофауне зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) на востоке Центрального Черноземья / М. В. Резванцева, Г. А. Лада, И. В. Чихляев, Е. Ю. Кулакова // Эколого-фаунистические исследования в Центральном Черноземье и сопредельных территориях : материалы III региональной конф. – Липецк, 2008. – С. 114–119.
8. **Резванцева, М. В.** Возрастные и половые особенности гельминтофауны зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) на востоке Центрального Черноземья /

- М. В. Резванцева, Г. А. Лада, Е. Ю. Кулакова // Вестник Тамбовского университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2010. – Т. 15, вып. 2. – С. 646–659.
9. **Аксенов, Д. С.** Сравнительная характеристика некоторых показателей биотопов трех видов зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) на востоке Центрального Черноземья / Д. С. Аксенов // Биоразнообразие: результаты и перспективы исследований : материалы заоч. науч. конф. – Тамбов, 2009. – С. 9–17.
 10. **Rezvantseva, M. V.** Helminth faunas of green frogs (*Rana esculenta* complex) in the Central Chernozem territory of Russia / M. V. Rezvantseva, G. A. Lada, I. V. Chikhlyayev, E. Yu. Kulakova // Russian Journal of Herpetology. – 2011. – Vol. 18, № 1. – P. 1–6.
 11. **Lada, G. A.** Distribution, population systems and reproductive behaviour of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the Central Chernozem Territory of Russia / G. A. Lada, L. J. Borkin, A. E. Vinogradov // Russian Journal of Herpetology. – 1995. – Vol. 2, № 1. – P. 46–57.
 12. **Нейштадт, М. И.** Определитель растений средней полосы европейской части СССР / М. И. Нейштадт. – М. : Учпедгиз, 1954. – 492 с.
 13. **Круберг, Ю. К.** Школьный определитель высших растений / Ю. К. Круберг, З. В. Чефранова. – М. : Учпедгиз, 1960. – 308 с.
 14. **Лапин, П. И.** Деревья и кустарники СССР / П. И. Лапин. – М. : Мысль, 1966. – 635 с.
 15. **Работнов, Т. А.** Дикорастущие полезные растения СССР / Т. А. Работнов. – М. : Мысль, 1976. – 360 с.
 16. **Губанов, И. А.** Определитель высших растений средней полосы европейской части СССР / И. А. Губанов, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров. – М. : Просвещение, 1981. – 287 с.
 17. **Курнишкова, Т. В.** Полевая учебная практика по географии растений с основами ботаники : метод. пособие для студентов-заочников II курса географических факультетов педагогических институтов / Т. В. Курнишкова, М. М. Старостенкова. – М. : Просвещение, 1982. – 79 с.
 18. **Печенюк, Е. В.** Атлас высших водных и прибрежно-водных растений / Е. В. Печенюк. – Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. пед. ун-та, 2004. – 128 с.
 19. **Скрябин, К. И.** Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека / К. И. Скрябин. – М. : Изд-во МГУ, 1928. – 45 с.
 20. **Судариков, В. Е.** Новая среда для просветления препаратов / В. Е. Судариков // Вопросы биологии гельминтов и их взаимоотношений с хозяевами (Труды ГелАН). – М., 1965. – Т. 15. – С. 156, 157.
 21. **Воейков, Ю. А.** Опыт использования эпоксидной смолы ЭД-6 для приготовления постоянных препаратов трематод и цестод / Ю. А. Воейков, В. А. Ройтман // Паразитология. – 1980. – Вып. 3. – С. 164, 165.
 22. **Быховская-Павловская, И. Е.** Паразиты рыб. Руководство по изучению / И. Е. Быховская-Павловская. – Л. : Наука, 1985. – 121 с.
 23. **Рыжиков, К. М.** Гельминты амфибий фауны СССР / К. М. Рыжиков, В. П. Шарпило, Н. Н. Шевченко. – М. : Наука, 1980. – 279 с.
 24. Метацеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России / В. Е. Судариков, А. А. Шигин, Ю. В. Курочкин, В. В. Ломакин, Р. П. Стенько, Н. И. Юрлова. – М. : Наука, 2002. – Т. 1. – 298 с.
 25. **Мэгарран, Э.** Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран. – М. : Мир, 1992. – 121 с.
 26. **Ивантер, Э. В.** Основы биометрии / Э. В. Ивантер, А. В. Коросов. – Петрозаводск : Изд-во Петрозавод. гос. ун-та, 1992. – 304 с.
 27. **Борисовский, А. Г.** Экология земноводных и пресмыкающихся Удмуртии: распространение, распределение, питание : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Борисовский А. Г. – Ижевск, 2000. – 18 с.

28. **Плавильщиков, Н. Н.** Определитель насекомых / Н. Н. Плавильщиков. – М. : Гос. учеб.-пед. изд-во Министерства просвещения РСФСР, 1957. – 248 с.
29. **Мамаев, Б. М.** Определитель насекомых по личинкам / Б. М. Мамаев. – М. : Просвещение, 1972. – 400 с.
30. **Мамаев, Б. М.** Определитель насекомых Европейской части СССР / Б. М. Мамаев, Л. Н. Медведев, Ф. Н. Правдин. – М. : Просвещение, 1976. – 304 с.
31. **Лада, Г. А.** Смешанные популяционные системы *REL*-типа зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в пойменных биогеоценозах реки Воронеж (Липецкая и Тамбовская области) / Г. А. Лада // Вопросы герпетологии : материалы I съезда Герпетологического общества имени А. М. Никольского. – Пушкино ; М., 2001. – С. 154–157.
32. О биотопическом распределении трех видов зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в бассейне р. Волги / А. Б. Ручин, Г. А. Лада, Л. Я. Боркин, С. Н. Литвинчук, Ю. М. Розанов, М. К. Рыжов, Р. И. Замалетдинов // Поволжский экологический журнал. – 2009. – № 2. – С. 137–147.
33. **Чихляев, И. В.** Гельминты земноводных (Amphibia) Среднего Поволжья (фауна, экология) : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Чихляев И. В. – М., 2004. – 19 с.
34. **Чихляев, И. В.** Трофические связи и гельминтофауна зеленых лягушек *Rana esculenta* complex (Anura, Amphibia) урбанизированных территорий Волжского бассейна / И. В. Чихляев, А. И. Файзулин, Р. И. Замалетдинов, А. Е. Кузовенко // Праці Українського Герпетологічного Товариства. – 2009. – № 2. – С. 102–109.
35. **Файзулин, А. И.** Амфибии Самарской области / А. И. Файзулин, И. В. Чихляев, А. Е. Кузовенко. – Тольятти : Кассандра, 2013. – 140 с.
36. **Лукиянов, С. В.** К изучению гельминтофауны земноводных Мордовии / С. В. Лукиянов, И. В. Чихляев, А. Б. Ручин, М. К. Рыжов // Фауна, биология, морфология и систематика паразитов : материалы Междунар. конф. – М., 2006. – С. 171, 172.
37. **Рыжов, М. К.** Земноводные и пресмыкающиеся Республики Мордовия: распространение, распределение, трофические связи и состояние охраны : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Рыжов М. К. – Тольятти, 2007. – 19 с.

References

1. Günther R. *Die Wasserfrösche Europas (Anura – Froschlurche)* [European water frogs (Anura – Froschlurche)]. Wittenberg; Lutherstadt: A. Ziemsen, 1990, 288 p.
2. Lada G. A. *Flora i fauna Chernozem'ya* [Chernozem's flora and fauna]. Tambov, 1995, pp. 88–109.
3. Plötner J. *Die westpaläarktischen Wasserfrösche* [West palearctic water frogs]. Bielefeld: Laurenti-Verlag, 2005, 161 p.
4. Kulakova E. Yu., Lada G. A., Rezvantseva M. V. *Bioraznoobrazie: problemy i perspektivy sokhraneniya: materialy Mezhdunar. nauch. konf., posvyashch. 135-letiyu so dnya rozhd. I. I. Sprygina* [Biodiversity: problems and preservation prospects: proceedings of an International scientific conference devoted to the 135th birthday of I. I. Sprygin]. Penza, 2008, part 2, pp. 207–209.
5. Kulakova E. Yu., Lada G. A., Rezvantseva M. V. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Bulletin of Tambov University. Series: Natural and engineering sciences]. 2009, vol. 14, iss. 3, pp. 549–554.
6. Kulakova E. Yu., Lada G. A., Rezvantseva M. V. *Voprosy gerpetologii: materialy IV s"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva imeni A. M. Nikol'skogo* [Problems of herpetology: proceedings of IV congress of the Herpetological society named after A. M. Nikolskiy]. Saint-Petersburg, 2011, pp. 124–128.
7. Rezvantseva M. V., Lada G. A., Chikhlyayev I. V., Kulakova E. Yu. *Ekologo-faunisticheskie issledovaniya v Tsentral'nom Chernozem'e i sopredel'nykh territoriyakh: materialy III regional'noy konf.* [Ecological and faunistic research in the Central Chernozem]

- area and adjacent territories: proceedings of III regional conference]. Lipetsk, 2008, pp. 114–119.
8. Rezvantseva M. V., Lada G. A., Kulakova E. Yu. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Bulletin of Tambov University. Series: Natural and engineering sciences]. 2010, vol. 15, iss. 2, pp. 646–659.
 9. Aksenov D. S. *Bioraznoobrazie: rezul'taty i perspektivy issledovaniy: materialy zaoch. nauch. konf.* [Biodiversity: research results and prospects: proceedings of a distant scientific conference]. Tambov, 2009, pp. 9–17.
 10. Rezvantseva M. V., Lada G. A., Chikhlyayev I. V., Kulakova E. Yu. *Russian Journal of Herpetology*. 2011, vol. 18, no. 1, pp. 1–6.
 11. Lada G. A., Borkin L. J., Vinogradov A. E. *Russian Journal of Herpetology*. 1995, vol. 2, no. 1, pp. 46–57.
 12. Neyshadt M. I. *Opredelitel' rasteniy sredney polosy evropeyskoy chasti SSSR* [Identifier of plants of the middle zone of the European part of the USSR]. Moscow: Uchpedgiz, 1954, 492 p.
 13. Kruberg Yu. K., Chefranova Z. V. *Shkol'nyy opredelitel' vysshikh rasteniy* [School identifier of embryophytes]. Moscow: Uchpedgiz, 1960, 308 p.
 14. Lapin P. I. *Derev'ya i kustarniki SSSR* [Trees and shrubs of the USSR]. Moscow: Mysl', 1966, 635 p.
 15. Rabotnov T. A. *Dikorastushchie poleznye rasteniya SSSR* [Useful wild plants of the USSR]. Moscow: Mysl', 1976, 360 p.
 16. Gubanov I. A., Novikov V. S., Tikhomirov V. N. *Opredelitel' vysshikh rasteniy sredney polosy evropeyskoy chasti SSSR* [Identifier of embryophytes of the middle zone of the European part of the USSR]. Moscow: Prosveshchenie, 1981, 287 p.
 17. Kurnishkova T. V., Starostenkova M. M. *Polevaya uchebnaya praktika po geografii rasteniy s osnovami botaniki: metod. posobie dlya studentov-zaochnikov II kursa geograficheskikh fakul'tetov pedagogicheskikh institutov* [Field training on plant geography with basic botany: tutorial for extramural 2nd-year students of geographical faculties of pedagogical institutes]. Moscow: Prosveshchenie, 1982, 79 p.
 18. Pechenyuk E. V. *Atlas vysshikh vodnykh i pribrezhno-vodnykh rasteniy* [Atlas of water and bank-water embryophytes]. Voronezh: Izd-vo Voronezh. gos. ped. un-ta, 2004, 128 p.
 19. Skryabin K. I. *Metod polnykh gel'mintologicheskikh vskrytiy pozvonochnykh, vlyuchaya cheloveka* [The method of full helminthological dissection of vertebrates, including human]. Moscow: Izd-vo MGU, 1928, 45 p.
 20. Sudarikov V. E. *Voprosy biologii gel'mintov i ikh vzaimootnosheniy s khozyaevami (Trudy GeLAN)* [Problems of helminths' biology and their interaction with hosts (Proceedings of HeLAS)]. Moscow, 1965, vol. 15, pp. 156, 157.
 21. Voeykov Yu. A., Roytman V. A. *Parazitologiya* [Parasitology]. 1980, iss. 3, pp. 164, 165.
 22. Bykhovskaya-Pavlovskaya I. E. *Parazity ryb. Rukovodstvo po izucheniyu* [Parasites of fish. Study guide]. Leningrad: Nauka, 1985, 121 p.
 23. Ryzhikov K. M., Sharpilo V. P., Shevchenko N. N. *Gel'minty amfibiya fauny SSSR* [Helminths of amphibians in the USSR]. Moscow: Nauka, 1980, 279 p.
 24. Sudarikov V. E., Shigin A. A., Kurochkin Yu. V., Lomakin V. V., Sten'ko R. P., Yurlova N. I. *Metatserkarii trematod – parazity presnovodnykh gidrobiontov Tsentral'noy Rossii* [Metacercarias of flukes – parasites of fresh-water hydrocoles of Central Russia]. Moscow: Nauka, 2002, vol. 1, 298 p.
 25. Megarran E. *Ekologicheskoe raznoobrazie i ego izmerenie* [Ecological diversity and its changes]. Moscow: Mir, 1992, 121 p.
 26. Ivanter E. V., Korosov A. V. *Osnovy biometrii* [Basic biometrics]. Petrozavodsk: Izd-vo Petrozavod. gos. un-ta, 1992, 304 p.
 27. Borisovskiy A. G. *Ekologiya zemnovodnykh i presmykayushchikhsya Udmurtii: rasprostraneniye, raspredeleniye, pitaniye: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Ecology of amphibians reptiles of Udmurtia: dissemination, distribution, nutrition: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Izhevsk, 2000, 18 p.

28. Plavil'shchikov N. N. *Opredelitel' nasekomykh* [Identifier of insects]. Moscow: Gos. ucheb.-ped. izd-vo Ministerstva prosveshcheniya RSFSR, 1957, 248 p.
29. Mamaev B. M. *Opredelitel' nasekomykh po lichinkam* [Insect identifier by larvae]. Moscow: Prosveshchenie, 1972, 400 p.
30. Mamaev B. M., Medvedev L. N., Pravdin F. N. *Opredelitel' nasekomykh Evropeyskoy chasti SSSR* [Insect identifier in the European part of the USSR]. Moscow: Prosveshchenie, 1976, 304 p.
31. Lada G. A. *Voprosy gerpetologii: materialy I s"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva imeni A. M. Nikol'skogo* [Problems of herpetology: proceedings of I congress of the Herpetological Society named after A. M. Nikolskiy]. Pushchino; Moscow, 2001, pp. 154–157.
32. Ruchin A. B., Lada G. A., Borkin L. Ya., Litvinchuk S. N., Rozanov Yu. M., Ryzhov M. K., Zamaletdinov R. I. *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal* [Volga region ecological journal]. 2009, no. 2, pp. 137–147.
33. Chikhlyayev I. V. *Gel'minty zemnovodnykh (Amphibia) Srednego Povolzh'ya (fauna, ekologiya): avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Helminths of amphibians of Middle Volga region (fauna ecology): author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Moscow, 2004, 19 p.
34. Chikhlyayev I. V., Fayzulin A. I., Zamaletdinov R. I., Kuzovenko A. E. *Pratsi Ukrain'skogo Gerpetologichnogo Tovaristva* [Proceedings of the Ukrainian Herpetological Society]. 2009, no. 2, pp. 102–109.
35. Fayzulin A. I., Chikhlyayev I. V., Kuzovenko A. E. *Amfibii Samarskoy oblasti* [Amphibians of Samara region]. Tol'yatti: Cassandra, 2013, 140 p.
36. Lukyanov S. V., Chikhlyayev I. V., Ruchin A. B., Ryzhov M. K. *Fauna, biologiya, morfologiya i sistematika parazitov: materialy Mezhdunar. konf.* [Fauna, biology, morphology and semantics of parasites: proceedings of an international Conference]. Moscow, 2006, pp. 171, 172.
37. Ryzhov M. K. *Zemnovodnye i presmykayushchiesya Respubliki Mordoviya: rasprostraneniye, raspredeleniye, troficheskie svyazi i sostoyaniye okhrany: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Amphibians and reptiles of the Republic of Mordovia: dissemination, distribution, trophic links and protection status: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Tolyatti, 2007, 19 p.

Лада Георгий Аркадьевич

доктор биологических наук,
доцент, профессор кафедры
природопользования и землеустройства,
Тамбовский государственный
университет имени Г. Р. Державина
(Россия, г. Тамбов,
ул. Интернациональная, 33)

E-mail: esculenta@mail.ru

Lada Georgiy Arkad'evich

Doctor of biological sciences, associate
professor, professor at the sub-department
of wildlife management and land
management, Tambov State University
named after G. R. Derzhavin
(33 Internatsionalnaya street,
Tambov, Russia)

Пятава Марина Викторовна

кандидат биологических наук, старший
преподаватель, кафедра медицинской
биологии с курсом инфекционных
болезней, Тамбовский государственный
университет имени Г. Р. Державина
(Россия, г. Тамбов,
ул. Интернациональная, 33)

E-mail: asfodeli_m@mail.ru

Pyatova Marina Viktorovna

Candidate of biological sciences, senior
lecturer, sub-department of medical biology
with a course of infectious diseases,
Tambov State University named after
G. R. Derzhavin (33 Internatsionalnaya
street, Tambov, Russia)

Холобурдина Евгения Юрьевна

учитель биологии, Лицей № 28
имени Н. А. Рябова (Россия, г. Тамбов,
ул. Куйбышева, 1)

E-mail: oreola83@mail.ru

Kholoburdina Evgeniya Yur'evna

Biology teacher, Lyceum № 28 named
after N. A. Ryabov (1 Kuybysheva street,
Tambov, Russian)

Аксенов Денис Сергеевич

лаборант, центр эколого-фаунистических
исследований, Тамбовский
государственный университет имени
Г. Р. Державина (Россия, г. Тамбов,
ул. Интернациональная, 33)

E-mail: farm777@yandex.ru

Aksenov Denis Sergeevich

Laboratory assistant, the center
of ecological and faunal studies, Tambov
State University named after
G. R. Derzhavin (33 Internatsionalnaya
street, Tambov, Russia)

УДК 597.851

Лада, Г. А.

Экологическая дифференциация трех видов зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) в смешанной популяционной системе REL-типа / Г. А. Лада, М. В. Пятова, Е. Ю. Холобурдина, Д. С. Аксенов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2018. – № 3 (23). – С. 12–31. – DOI 10.21685/2307-9150-2018-3-2.

**О ГЕНЕТИЧЕСКОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ НАСЕЛЕНИЯ
ОЗЕРНЫХ ЛЯГУШЕК КРЫМА, ВЫЯВЛЯЕМОЙ
ПО РЕЗУЛЬТАТАМ АНАЛИЗА МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ
И ЯДЕРНОЙ ДНК (*PELOPHYLAX (RIDIBUNDUS) COMPLEX*;
ANURA, RANIDAE)¹**

Аннотация.

Актуальность и цели. Озерная лягушка, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), представляет собой сложный комплекс криптических видов и эволюционных линий с невыясненным таксономическим статусом. Низкий уровень репродуктивной изоляции между формами *P. (ridibundus) complex* обуславливает их способность к гибридизации, причем зоны интрогрессии могут распространяться на обширные территории. Целями данной работы являлись: изучение генетической структуры и особенностей пространственно-биотопического распределения «западной» и «восточной» форм озерной лягушки (соответственно, средневропейской линии *P. ridibundus* s. l. и анатолийской *P. cf. bedriagae* s. str.) на всей территории Крыма.

Материалы и методы. Проведен молекулярно-генетический анализ 188 особей озерной лягушки *Pelophylax (ridibundus) complex* из 55 географических пунктов Крымского полуострова по двум молекулярным маркерам – фрагменту первой субъединицы гена цитохром оксидазы мтДНК (*COI*) и первому интрону гена сывороточного альбумина (*SAl-1*) яДНК. Различия частот аллелей мт- и яДНК в различных ландшафтных областях полуострова (Равнинный Крым, Предгорье, Главная гряда, Южный берег) оценивались с помощью критериев хи-квадрат (χ^2) и Фишера. При анализе биотопического распределения поселений озерной лягушки с одним и двумя митотипами учитывались высота местности над уровнем моря, тип и местоположение водоема, характер растительности и степень антропогенного влияния.

Результаты. Анализ мтДНК показал наличие у 87 % особей озерных лягушек маркеров, специфичных для «восточной» формы, в то время как доля митотипов «западной» формы составила 13 %. По результатам анализа маркера яДНК, частоты аллелей, специфичных для *P. cf. bedriagae* и *P. ridibundus*, соотносились как 4:1. Большая часть находок лягушек с мтДНК «западной» формы приходится на северный макросклон Главной гряды, где данный митотип отмечен почти у 1/5 особей. Местоположение локалитетов «западной» формы приурочено преимущественно к бассейну реки Черная на юго-западе Крыма и приайлинским местностям центрально-восточного участка Главной гряды. Популяции, в которых присутствуют особи с митотипом «западной» формы, тяготеют к малонарушенным лесным местообитаниям – ущельям горных рек, холодноводным источникам, озерам под пологом леса.

¹ Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-04-00640 а и частично в рамках Госзадания Зоологического института РАН АААА-А17-117030310017-8.

© 2018 Кукушкин О. В., Иванов А. Ю., Ермаков О. А. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

Выводы. Несоответствие частот распределения маркеров мт- и яДНК у озерных лягушек Крыма наряду с данными о ландшафтно-биотопическом распределении находок «западной» формы свидетельствует о сложной истории колонизации полуострова представителями *P. (ridibundus)* complex. По-видимому, вся территория Крыма должна быть отнесена к зоне гибридизации «западной» и «восточной» форм озерной лягушки. «Западная» форма, распространение которой на Крымском полуострове в настоящее время достаточно узко локализовано и связано с наиболее изолированными горными местностями, вероятнее всего, должна рассматриваться как реликт позднего плейстоцена.

Ключевые слова: *Pelophylax ridibundus*, *Pelophylax* cf. *bedriagae*, Крым, цитохромоксидаза, сывороточный альбумин, интрогрессивная гибридизация, реликты, плейстоцен, голоцен.

O. V. Kukushkin, A. Yu. Ivanov, O. A. Ermakov

**GENETIC HETEROGENEITY OF THE MARSH FROG
(PELOPHYLAX (RIDIBUNDUS) COMPLEX; ANURA, RANIDAE)
POPULATION IN CRIMEA REVEALED
BY MITOCHONDRIAL AND NUCLEAR DNA ANALYSES**

Abstract.

Background. According to current concept, the marsh frog, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), is a diverse complex of cryptic species and evolutionary lineages with an unelucidated taxonomical status. The low level of reproductive isolation between the forms of *P. (ridibundus)* complex defines their hybridizing potential, and besides the introgression zones could embrace quite large areas. The objectives of the current study was to dissect the genetic structure and features of spatial-biopic distribution of “western” and “eastern” forms of a marsh frog (the middle-European lineage *P. ridibundus* s. l. and the Anatolian lineage *P. cf. bedriagae* s. str., respectively) throughout the Crimea.

Materials and methods. Molecular analysis of 188 individuals of a marsh frog from 55 sites at the Crimean Peninsula was based on two genetic markers: a fragment of the first subunit of cytochrome oxidase (*COI*) mtDNA gene, and the first intron of the serum albumin (*SAL-1*) nuDNA gene. Differences in allele frequencies in different landscape areas of the peninsula (Plain Crimea, Piedmont area, Main Range, Southern Coast) were assessed using Pearson’s chi-squared (χ^2) and Fisher’s two-tailed tests. The analysis of the biotopic distribution of the of the marsh frog populations with one and two mitotypes was performed with considering of an altitude range above the sea level, water body type and location, vegetation type as well as the degree of anthropogenic disturbance.

Results. MtDNA marker-based analysis revealed the presence of “eastern” form specific mitotype in 87 % of marsh frog individuals, while the “western” form comprised only 13 %. In turn, nuDNA marker-based analysis showed that the frequency of alleles specific for *P. cf. bedriagae* and *P. ridibundus* was in 4:1 ratio. Frogs with mtDNA marker specific for the “western” form reside predominantly on northern macroslope of the Main Range, where this mitotype was found in almost 1/5 of the total sample of the assessed individuals, while frogs belonging to the “western” form are mainly confined to the Chernaya River basin in the south-west of the Crimean Peninsula and the pre-yaila (highland) terrains of the central-eastern part of the Main Range. It is noteworthy that the populations including individuals characterized by the “western” form mitotype prefer mostly undisturbed wooded habitats – the gorges of mountain rivers, cold-water springs and lakes under the forest canopy.

Conclusions. The discordant mt- and nuDNA markers distribution patterns in the Crimea along with the data on “western” form habitat distribution suggests a complex colonization history of the peninsula by representatives of *P. (ridibundus)* complex. Apparently, the hybridization of “western” and “eastern” forms of a marsh frog occurred throughout the Crimea. Thus, the “western” form should be considered as a late Pleistocene relic, because its distribution in the Crimean Peninsula is restricted and associated with most isolated mountains areas.

Key words: *Pelophylax ridibundus*, *Pelophylax* cf. *bedriagae*, cytochrome oxidase mtDNA gene, serum albumin nuDNA gene, the Crimean Peninsula, introgressive hybridization, relics, Pleistocene, Holocene.

Введение

В недалеком прошлом озерная лягушка, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), рассматривалась среди наиболее широкоареальных видов бесхвостых амфибий в фауне Западной Палеарктики. Согласно существовавшим во второй половине XX в. представлениям ареал вида “*Rana ridibunda*” охватывал колоссальную территорию в Северной Африке, Европе, Западной и Центральной Азии [1]. В последние 1,5–2 десятилетия сформировалось представление о *P. ridibundus* как о сложном комплексе криптических видов и эволюционных линий с невыясненным таксономическим статусом [2–5]. Несмотря на достаточно древний возраст обособления генетических линий *P. (ridibundus)* complex (поздний миоцен – ранний плейстоцен), уровень репродуктивной изоляции между видами низкий, что обуславливает их способность к гибридизации при совмещении ареалов [3; 6].

По данным анализа митохондриальной ДНК (далее мтДНК), в Восточной Европе, Северной и Западной Азии отмечено обитание двух генетически дифференцированных форм *P. (ridibundus)* complex – «западной» (центрально-европейская *P. ridibundus* sensu lato, включая балканскую “*P. kurtmuelleri* (Gayda, 1940)”) и «восточной» (анатолийская *P. cf. bedriagae* sensu stricto) [3; 4]. Фактически эти формы рассматриваются как хорошо обособленные виды, хотя в отношении последней соответствующий номенклатурный акт до настоящего времени не был совершен. *P. ridibundus* s. l. населяет преимущественно западную и северную части этой территории, в то время как *P. cf. bedriagae* тяготеет к южным и восточным ее частям (Крым, Кавказ, Нижнее Поволжье). Области распространения данных форм приходят в соприкосновение на восточных Балканах [3; 6] и в Поволжье, где выявлены многочисленные совместные поселения представителей «западной» и «восточной» форм [7; 8].

Анализ ядерной ДНК (далее яДНК) дает более сложную картину, поскольку в северной, восточной и центральной Анатолии, на Кавказском перешейке и на обширных пространствах в Поволжье у многих особей мтДНК *P. cf. bedriagae* совмещается с аллелями яДНК характерными для *P. ridibundus*. Таким образом, имеет место несоответствие частот распределения обоих генетических маркеров, что может рассматриваться как свидетельство вторичного контакта ареалов видов в позднем плейстоцене – голоцене, сопровождавшегося их гибридизацией, либо как проявление анцестрального полиморфизма и неполного расхождения эволюционных линий [5; 7–10].

В Крыму озерная лягушка – наиболее массовый вид бесхвостых амфибий, обитающий в диапазоне высот от нуля до 1150 м над уровнем моря

практически повсеместно, в любых типах пресных водоемов [11]. Предшествующими исследователями по результатам анализа мтДНК в Крыму выявлены исключительно представители анатолийской формы – *P. cf. bedriagae* [3–5]. Отметим, что ближайшие к Крыму пункты находок лягушек с мтДНК *P. ridibundus* s. l. в Северном Причерноморье известны из Нижнего Поднепровья и Предкавказья [5; 9; 10].

Результатами анализа маркера яДНК показано, что, кроме аллелей, характерных для «восточной» формы, у озерных лягушек Крыма встречаются аллели, специфичные для «западной» формы, при соотношении их частот, равном 5:2 [12]. Полученные данные позволили выдвинуть предположение, что в Крыму нет «чистых» озерных лягушек «западной» формы, поскольку все изученные экземпляры диагностировались либо *P. cf. bedriagae*, либо совмещали в своем генотипе маркеры *P. cf. bedriagae* и *P. ridibundus*.

Крымский полуостров характеризуется расчлененным рельефом, высоким разнообразием ландшафтов и климатов, богатством и длительной, сложной историей развития природного комплекса [13–15]. Тем не менее в период 2014–2016 гг. гаплотип «западной» формы был выявлен в единственном пункте на крайнем юго-западе Главной гряды Крымских гор, в горном обрамлении Байдарской долины. Данная находка дала основания предполагать, что распространение в Крыму *P. ridibundus* s. l. может быть связано с бассейном реки Черная – наиболее изолированной и стабильной на протяжении всей истории своего существования речной системы [12].

Целями данной работы являлись: получение более полного представления о географическом распределении генотипов озерной лягушки на территории Крыма; проверка предположения об особой роли реки Черная для сохранения реликтовых популяций «западной» формы с использованием более репрезентативного материала; выявление закономерностей в биотопической приуроченности представителей «западной» формы (если таковые будут повторно обнаружены).

Материалы и методы

Сбор материала производился в период с мая 2013 г. по август 2018 г. Типировано 188 особей озерной лягушки из 55 географических пунктов, расположенных на территории Крыма. Помимо этого, были исследованы шесть образцов *P. ridibundus* с территории Украины (1 локалитет в Нижнем Поднепровье). Список материала приводится в табл. 1. Сборами были охвачены все основные ландшафтные пояса и высотные ярусы, однако в общей выборке резко преобладали особи из Горного Крыма (90,4 %), занимающего около 25 % площади всего полуострова, но при этом характеризующегося наивысшим ландшафтно-климатическим разнообразием [14; 15]. Наиболее детально исследована в отношении распространения генетических форм озерной лягушки Главная горная гряда (табл. 1, рис. 1), особенно ее юго-западная часть, для чего имелись определенные предпосылки (см. выше). Наибольшая плотность отбора проб и их количество приходится на бассейн реки Черная в пределах территории Севастополя и юго-западной части Бахчисарайского района: 33 % локалитетов, 41 % всех типированных особей.

Номера, указанные перед названиями локалитетов, соответствуют таковым на рис. 1; знаком «*» отмечены пункты, выборки из которых (в указанном объеме или частично) послужили основой исследования Файзулина и др. (2017).

Характеристика исследованного материала

Локалитет; административная принадлежность	n	Координаты		Высота над уровнем моря, м
		с.ш., °	в.д., °	
1	2	3	4	5
1. «Чатырлык», с. Долинка; Краснопереконский район	2	45.864	33.930	3
2. «Балтыходжа», окрестности с. Зоркино; Нижегородский район	1	45.506	34.738	15
3. «Тарпанчи», окрестности с. Окуневка; Черноморский район	2	45.406	32.769	105
4.* «Сасык», с. Охотниково; Сакский район	3	45.236	33.588	1
5. «Акмонай», п. Владиславовка; Ленинский район	2	45.181	35.432	1
6.* «Хрони», окрестности с. Осовины; Ленинский район	2	45.433	36.599	5
7. «Чауда», близ мыса Чауда; Ленинский район	6	45.012	35.837	20
8. «Борла», окрестности с. Долиновка; Белогорский район	4	45.139	34.385	220
9. «Карабай», окрестности с. Мироновка; Белогорский район	4	45.128	34.561	225
10. «Саль», окрестности с. Грушевка; Белогорский район	2	45.047	34.953	190
11. «Бештерек», с. Мазанка; Симферопольский район	2	45.015	34.243	310
12. «Кайнаут», окрестности с. Овражки; Белогорский район	1	45.002	34.404	350
13. «Джан-Кая», с. Пожарское; Симферопольский район	2	44.935	33.846	125
14.* «Мангуп», окрестности с. Терновка; Бахчисарайский район	5	44.582	33.814	370
15.* «Бодрак», с. Прохладное; Бахчисарайский район	3	44.771	34.011	305
16.* «Казанлы», окрестности с. Межгорье; Белогорский район	1	44.943	34.492	680
17.* «Байсу», окрестности с. Красноселовка; Белогорский район	5	44.890	34.596	900
18. «Куртлук», с. Пчелиное; Белогорский район	5	44.936	34.545	530
19. «Фуна», выше с. Лучистое; Алушта	3	44.760	34.390	700
20. «Суат», уроч. Водопой, Симферопольский район	2	44.847	34.468	980
21. «Енисала», с. Чайковское; Симферопольский район	1	44.832	34.353	600

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5
22. «Бурчу-Голь», оз. Кутузовское; Алушта	4	44.739	34.336	870
23. «Суботхан», кордон Буковый; Симферопольский район	4	44.830	34.389	990
24. «Кизгич», уроч. Малый каньон; Симферопольский район	7	44.819	34.315	580
25. «Ангара», с. Перевальное; Симферопольский район	2	44.833	34.315	490
26.* «Байдар 1», ущелье Деймень-Дере; Севастополь	9	44.429	33.798	450
27. «Байдар 2», окрестности с. Орлиное; Севастополь	3	44.423	33.782	370
28. «Узунджа 1», с.Колхозное; Севастополь	8	44.476	33.881	365
29. «Узунджа 2», каньон р. Узунджа; Бахчисарайский район	8	44.489	33.895	500
30. «Календи», окрестности с. Подгорное; Севастополь	5	44.458	33.841	295
31. «Караголь», окрестности с. Соколиное; Бахчисарайский район	1	44.526	34.008	590
32.* «Айя», окрестности с. Резервное; Севастополь	1	44.479	33.680	260
33. «Бечку», окрестности с. Поляна; Бахчисарайский район	1	44.534	33.872	700
34. «Уппа», окрестности с. Родное; Севастополь	3	44.550	33.741	205
35. «Чоргунь», Чернореченский каньон; Севастополь	1	44.536	33.690	50
36. «Уркуста», окрестности с. Передовое; Севастополь	5	44.525	33.817	350
37. «Чуваш-Голь», окрестности с. Родниковское; Севастополь	5	44.447	33.907	815
38. «Шайтан-Мердвен», окрестности п. Мелас; Севастополь	2	44.423	33.845	580
39. «Бага», окрестности с. Новобобровское; Севастополь	2	44.505	33.850	330
40. «Скеля», окрестности с. Родниковское; Севастополь	3	44.457	33.867	350
41. «Адымтюр», окрестности с. Колхозное; Бахчисарайский район	5	44.506	33.907	650
42. «Узунджа 3», окрестности с. Колхозное; Севастополь	4	44.475	33.892	510
43. «Петролар», окрестности с. Передовое; Севастополь	5	44.549	33.815	520

1	2	3	4	5
44. «Узунджа 4», окрестности с. Колхозное; Бахчисарайский район	7	44.484	33.898	550
45. «Абалач», кордон Верховина; Бахчисарайский район	1	44.618	34.224	1100
46. «Хапхал», окрестности с. Генеральское; Алушта	2	44.807	34.454	550
47. «Хун», окрестности с. Рыбачье; Алушта	1	44.837	34.571	500
48.* «Меганом», окрестности п. Прибрежный; Судак	3	44.820	35.100	15
49.* «Карадаг», п. Биостанция; Феодосия	6	44.915	35.203	25
50.* «Отуз», окрестности п. Щебетовка; Феодосия	2	44.932	35.140	100
51.* «Кизилташ», окрестности п. Краснокаменка; Судак	3	44.953	35.106	240
52. «Кикенез», окрестности с. Оползневое; Ялта	5	44.418	33.957	535
53. «Лимены», окрестности п. Голубой Залив; Ялта	5	44.412	33.960	410
54. «Демерджи», ниже с. Лучистое; Алушта	1	44.731	34.397	410
55. «Кастель», окрестности п. Виноградное; Алушта	6	44.638	34.353	510
56. «Н. Каховка», п. Новая Каховка; Херсонская область	6	46.760	33.364	20

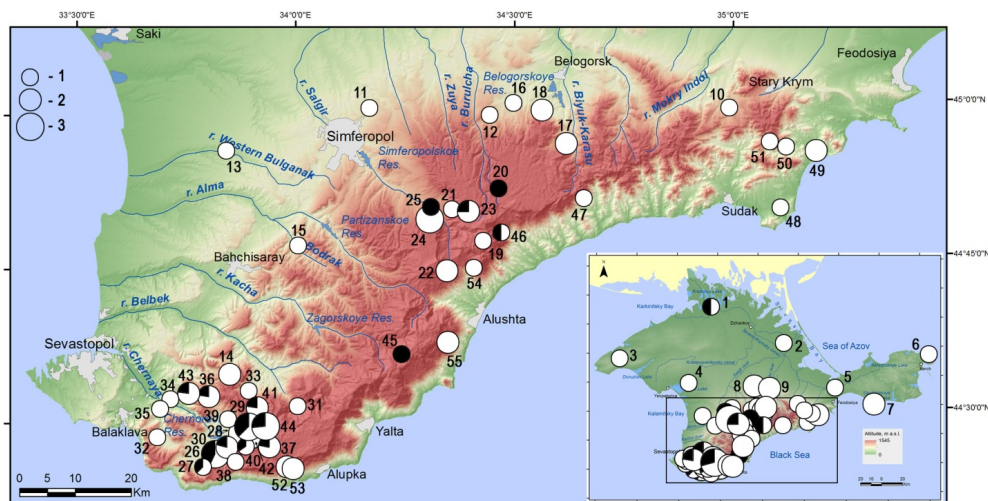


Рис. 1. Распространение гаплотипов мтДНК у озерной лягушки на Крымском полуострове: *P. cf. bedriagae* – прозрачный пунсон, *P. ridibundus* s. str. – залитый пунсон; пунсоны разных размеров соответствуют: 1–3 особям (меньший), 4–6 особям (средний) и 7–9 особям (крупный); номера локалитетов тождественны номерам в табл. 1

В качестве образцов тканей для выделения ДНК методом высаливания [16] брали первые фаланги пальцев, фиксированные в 96 %-м этаноле. Использовались два молекулярно-генетических маркера: для мтДНК – фрагмент первой субъединицы гена цитохром оксидазы (*COI*), для яДНК – интрон одного гена сывороточного альбумина (*SAL-1*). Принадлежность гаплотипов мтДНК и аллелей яДНК к «западной» или «восточной» формам устанавливалась по методике, опубликованной нами ранее [7].

Различия частот аллелей оценивались с помощью критерия хи-квадрат (χ^2) для таблиц 2×2 с поправкой Йетса и по критерию Фишера двустороннему, с использованием программного обеспечения STATISTICA v.10 (Stat-Soft).

Пункты сбора материала группировались по четырем основным ландшафтными областям Крыма [13; 15]. Равнинный (Степной) Крым включает Присивашье, Тарханкутский полуостров и Западное побережье до района г. Саки на юге, а также Керченский полуостров (локалитеты 1–7 в табл. 1; 18 особей). Под Предгорьем подразумевается район в пределах Внутренней (мел-палеогеновой) и Внешней (неогеновой) куэстовых гряд – вплоть до долины реки Западный Булганак и северной границы Белогорского района (локалитеты 8–15; 23 особи). Главная (юрская) гряда, включающая наиболее высокие известняковые массивы, на севере ограничена Южной продольной депрессией, в то время как ее естественными пределами на юге являются бровка яйлы или вершины перевалов (локалитеты 16–45; 113 особей). Под Южным берегом мы понимаем побережье Горного Крыма до Карадага на востоке и южный макросклон Главной гряды (локалитеты 46–55 в табл. 1; 34 особи).

При анализе вертикального распределения гаплотипов за основу взяты следующие диапазоны высот: 0–300, 301–600, 601–900, 901–1200 м над уровнем моря. Для характеристики особенностей биотопического распределения носителей маркеров мтДНК в горной части Крыма использовалась учитывающая специфику региона классификация местообитаний, которая включает сведения о типе водоема, его местоположении, преобладающем типе растительности и степени антропогенного влияния на ландшафт.

Нами выделено шесть основных типов водоемов: «река» (сравнительно крупная река со спокойным течением); «горная река» (характеризуется наличием перепадов и бурным течением на многих участках); «ручей» (сезонный водоток малой мощности); источник (небольшие бочажки или разливы близ выхода на поверхность карстовых вод); «пруд» (как правило, рукотворный стоячий или слабопроточный водоем крупных или средних размеров); «малое озеро» (диаметр около 10 м, также может иметь искусственное происхождение: запруда, копанка).

Преобладающий тип растительности (всего 6): «фригана» (степные или лесостепные сообщества с доминированием многолетних полукустарничков); «шибляк» (субсредиземноморский вариант лесостепи, представленный ассоциациями гемиксерофильных листопадных кустарников и низкорослых деревьев); «горный можжевельниковый лес» (доминирующие породы – можжевельники древовидный и дельтовидный, дуб пушистый; вдоль скалистых водотоков формируются ленточные лесошибляковые заросли с преобладанием граба восточного); «широколиственный лес» (неморальный лес с преобладанием дубов скального и черешчатого, граба обыкновенного, ясеня, клена, кизила);

«лес с буком» (широколиственный лес с доминированием или заметной примесью бука); «луг» (лугово-степные ассоциации в сочетании с обширными заболоченностями в поймах рек). С типом растительности тесно связана категория «местоположение водоема». Последнее может быть открытым, закрытым (лесным) или полуоткрытым (опушечным).

Учитывалась также степень антропогенного влияния на ландшафт: высокая (водоем расположен в сильно трансформированном человеком ландшафте и граничит с полями, пастбищами либо населенными пунктами); умеренная (в непосредственной близости от водоема имеются проезжие дороги, однако воздействие ограничено по преимуществу рекреацией и умеренным выпасом); низкая (ландшафт мало нарушен и сохранил облик, близкий к первозданному).

Результаты

Частотное распределение маркеров мт- и яДНК и генотипов в Крыму

Результаты анализа маркера мтДНК показали наличие у 87 % (164 экземпляра) исследованных особей озерных лягушек из Крыма митотипов, специфичных для «восточной» формы (табл. 2, рис. 1), что согласуется с ранее полученными нами данными [12]. Однако в сравнении с данными предшествующего исследования доля митотипов «западной» формы оказалась более значительной, превысив полученное ранее значение более чем в 3 раза: соответственно 13 % (24 экземпляра) и 4 % (1 экземпляр).

Таблица 2

Соотношение (%) типов мт- и яДНК в различных ландшафтных областях Крымского полуострова и в одном из локалитетов на континенте

Ландшафтная область, локалитет	n, экз.	COI мтДНК		SAI-1 яДНК			n	Аллели яДНК	
		B	R	BB	RB	RR		B	R
Н. Каховка, Украина	6	–	100	17	33	50	12	33	67
Равнинный Крым	18	94	6	39	50	11	36	64	36
Предгорье	23	100	–	74	17	9	46	83	17
Главная гряда	113	81	19	70	21	9	226	81	19
Южный берег	34	97	3	59	26	15	68	72	28
ВСЕ КРЫМ	188	87	13	65	25	10	376	78	22

Среди изученных особей преобладали гомозиготы *BB*-типа (123 экземпляра), диагностирующиеся как «восточная» форма, 46 экземпляров были гетерозиготами (*RB*), 19 экземпляров – гомозиготами «западной» формы (*RR*-тип). Частоты аллелей яДНК, специфичных для *P. cf. bedriagae* и *P. ridibundus*, в общей выборке соотносились как 4:1 (соответственно 292 и 84 случая) (см. табл. 2). В связи с преобладанием в общей выборке аллелей «восточной» формы представляется вероятным, что появление гомозигот «запад-

ной» формы может быть следствием выщепления при скрещиваниях гетерозиготных особей.

Частоты распределения маркеров мт- и яДНК двух форм озерных лягушек приблизительно равны и характеризуются преобладанием маркеров «восточной» формы (мтДНК – 87 %, яДНК – 78 %); различия в частотах распределения маркеров статистически не значимы ($\chi^2 = 2,81, p = 0,0940$).

Наиболее распространены в Крыму генотипы *B/BB* и *B/RB* – совокупная их доля составляет свыше 2/3 нашей выборки. Генотипы, гомозиготные по аллелям яДНК (*B/RR* и *R/BB*), встречаются с равной, но небольшой частотой (табл. 3). Особи с наиболее редким сочетанием аллелей *R/RR* (которые с известной долей условности могут быть отнесены к «чистым» представителям «западной» формы) найдены только в двух локалитетах на юго-западе Главной гряды (№ 27 и 44 в табл. 1).

Таблица 3

Соотношение генотипов у озерной лягушки
в различных ландшафтных областях Крыма

Ландшафтная область	n, экз.	Комбинация маркеров – яДНК/мтДНК n (%)					
		<i>BB/B</i>	<i>RB/B</i>	<i>RR/B</i>	<i>BB/R</i>	<i>RB/R</i>	<i>R/RR</i>
Равнина	18	6 (33)	9 (50)	2 (11)	1 (6)	–	–
Предгорье	23	17 (74)	4 (17)	2 (9)	–	–	–
Главная гряда	113	64 (57)	19 (17)	8 (7)	15 (13)	5 (4)	2 (2)
Южный берег	34	19 (56)	9 (26)	5 (15)	1 (3)	–	–
ВСЕ КРЫМ	188	106 (56)	41 (22)	17 (9)	17 (9)	5 (3)	2 (1)

Наивысшее разнообразие генотипов отмечено в зоне Главной гряды. Здесь выявлены все шесть возможных сочетаний маркеров мт- и яДНК. Наименьшее генотипическое разнообразие присуще Крымскому Предгорью (см. табл. 3). Процентное соотношение генотипов заметно различается во всех ландшафтных областях. Тем не менее, по нашим результатам, представляется возможным противопоставление равнинной и всех горно-крымских выборок, поскольку особи с генотипом *BB/B* в горно-лесной зоне всюду численно доминируют (56–74 %), в то время как в равнинно-степном Крыму их доля составляет лишь около 1/3 выборки.

Для сопоставления, все шесть исследованных особей из Херсонской области имели гаплотип «западной формы». Это соответствует представлениям об обитании на континенте к северу от Крыма популяций *P. ridibundus* s. l.

Распределение частот маркеров мт- и яДНК и генотипов по ландшафтным выделам

Из данных табл. 2 следует, что в Крыму представители «западной» митохондриальной линии были обнаружены во всех ландшафтных областях за исключением зоны предгорий. В равнинно-степном Крыму и на Южном берегу выявлено лишь по одной особи с митотипом *R*. Зато в зоне северного

макросклона Главной гряды он отмечен почти у 1/5 особей (у 22 экземпляров). Местоположение локалитетов «западной» формы не выглядит случайным. Так, в Равнинном Крыму данный митотип выявлен только на крайнем севере полуострова в протяженной и сравнительно многоводной реке Чатырлык (локалитет № 1), на Южном берегу – в холодном, хорошо обводненном ущелье Хапхал (№ 46). В зоне Главной гряды, откуда известно наибольшее количество локалитетов «западной» формы (всего 14), распространение митотипа *R* приурочено к приайлинским районам высокой центральной части и притокам р. Черная выше Чернореченского водохранилища (см. рис. 1).

При сравнении по частотам аллелей яДНК не обнаружено отличий между Главной грядой и Предгорьем. В этих ландшафтных областях соотношение аллелей «восточной» и «западной» форм варьирует как 4:1 – 5:1. Увеличение доли аллеля *R* (до 36 %, что соответствует соотношению около 2:1) наблюдается в Равнинном Крыму, в то время как Южный берег занимает промежуточное положение по этому признаку – около 3:1 (см. табл. 2). Подобная картина отмечена и в отношении особей (см. табл. 3). В Горном Крыму всюду доминируют гомозиготы *BB*-типа. Предгорье по этому признаку почти не отличается от Главной гряды, но на Южном берегу имеет место увеличение доли гетерозигот и гомозигот *RR*-типа. На равнине доля гетерозигот составляет уже 50 % выборки.

При сравнении выборок из различных ландшафтных областей на достоверность различий частот аллелей, по критериям χ^2 и Фишера, по маркеру мтДНК обнаружены достоверные отличия локалитета № 56 («Н. Каховка») от всех крымских выборок, тогда как по маркеру яДНК он достоверно отличался от выборок из Горного Крыма, но не из Равнинного (табл. 4).

Таблица 4

Сравнение выборок на достоверность различий с использованием критериев хи-квадрат (верхняя строка, χ^2) и Фишера (нижняя строка, $F(t-t)$): мтДНК над диагональю, яДНК под диагональю

Ландшафтная область, локалитет	Н. Каховка, Украина	Равнинный Крым	Предгорье	Главная гряда	Южный берег
1	2	3	4	5	6
Н. Каховка, Украина	–	$\chi^2 = 15,13$, $p = 0,0001$ $F(t-t)$, $p = 0,0001$	$\chi^2 = 23,23$, $p = 0,0000$ $F(t-t)$, $p = 0,0000$	$\chi^2 = 16,30$, $p = 0,0001$ $F(t-t)$, $p = 0,0001$	$\chi^2 = 26,89$, $p = 0,0000$ $F(t-t)$, $p = 0,0000$
Равнинный Крым	$\chi^2 = 2,29$, $p = 0,1306$ $F(t-t)$, $p = 0,0951$	–	$\chi^2 = 0,02$, $p = 0,9010$ $F(t-t)$, $p = 0,4390$	$\chi^2 = 1,23$, $p = 0,2681$ $F(t-t)$, $p = 0,1959$	$\chi^2 = 0,08$, $p = 0,7707$ $F(t-t)$, $p = 1,0000$
Предгорье	$\chi^2 = 9,23$, $p = 0,0024$ $F(t-t)$, $p = 0,0018$	$\chi^2 = 3,71$, $p = 0,0539$ $F(t-t)$, $p = 0,0747$	–	$\chi^2 = 4,00$, $p = 0,0454$ $F(t-t)$, $p = 0,0249$	$\chi^2 = 0,04$, $p = 0,8427$ $F(t-t)$, $p = 1,0000$

Окончание табл. 4

1	2	3	4	5	6
Главная гряда	$\chi^2 = 12,23$, $p = 0,0005$ $F(t-t)$, $p = 0,0008$	$\chi^2 = 5,05$, $p = 0,0246$ $F(t-t)$, $p = 0,0306$	$\chi^2 = 0,11$, $p = 0,7439$ $F(t-t)$, $p = 0,8392$	–	$\chi^2 = 4,23$, $p = 0,0397$ $F(t-t)$, $p = 0,0166$
Южный берег	$\chi^2 = 5,22$, $p = 0,0223$ $F(t-t)$, $p = 0,0172$	$\chi^2 = 0,74$, $p = 0,3904$ $F(t-t)$, $p = 0,5033$	$\chi^2 = 1,69$, $p = 0,1937$ $F(t-t)$, $p = 0,2622$	$\chi^2 = 2,23$, $p = 0,1355$ $F(t-t)$, $P = 0,1766$	–

Полужирным шрифтом выделены достоверные значения критериев.

При попарном сравнении по частотам аллелей ландшафтных областей Крымского полуострова, по маркеру мтДНК Главная гряда достоверно отличалась как от Предгорья, так и от Южного берега (но не от Равнины), в то время как по маркеру яДНК достоверные отличия были выявлены лишь при сравнении Главной гряды с Равнинным Крымом (см. табл. 4).

Биотопическое распределение особей с различными типами мтДНК

Данные о биотопическом распределении горно-крымских поселений озерной лягушки с одним (специфичным для «восточной» формы) и двумя (т.е. «восточной» и «западной» формы) аллелями мтДНК представлены в табл. 5 и визуализированы на рис. 2. На сегодняшний день представляется возможным обозначить некоторые общие тенденции. Так, популяции с двумя типами аллелей в сравнении с поселениями, представленными только «восточной» формой, тяготеют к более мезофильным местообитаниям. Такие «смешанные» поселения располагаются на отметках высот от 295 до 1100 м над уровнем моря (в среднем 594 ± 71 ; $n = 15$) и нередко приурочены к каньонам и ущельям горных рек, холодноводным источникам и лесным озерам малой величины. Положение водоемов лишь в редких случаях бывает открытым (на приайлинских лугах); обычно они располагаются под пологом или на краю леса и в большей или меньшей степени затенены кронами деревьев (рис. 3). Одна особь, идентифицируемая по маркеру мтДНК как «западная» форма, добыта в пещерном водоеме у истоков реки Черная (локалитет № 40).

Своего рода фитоиндикатором, указывающим на высокую вероятность нахождения особей «западной» формы в локалитете, является бук (*Fagus sp.*) – 2/3 ее находок приходится на лесные массивы с присутствием или доминированием этой древесной породы, а во всех остальных случаях бук произрастал на небольшом удалении от пункта отбора материала. Еще один признак, по которому можно судить о присутствии в биотопе лягушек с маркером *R* – наличие поблизости массивов горного можжевельного леса, представляющего собой реликтовый тип растительности. Степень антропогенного воздействия в пунктах выявления митотипа «западной» формы оценена нами как низкая (в 2/3 случаев) или умеренная (1/3 случаев).

Напротив, «чистые» популяции «восточной» формы придерживаются более ксероморфных местообитаний, расположенных на меньших высотах (диапазон 15–900 м над уровнем моря, в среднем $377 \pm 39,3$; $n = 33$), и не избегают антропогенно нарушенных биотопов (см. табл. 5). Водоемы нередко демонстрируют явные признаки эвтрофикации – «цветение воды».

Таблица 5

Высотнo-биогeoгичecкoe pacпpeдeлeниe пoceлeний oзepных лягушек из Горного Крыма с одним и двумя типами мтДНК: R [-] – выявлены особи только с гаплотипом *P. cf. bedriagae*; R [+] – выявлены особи с гаплотипами *P. cf. bedriagae* и *P. ridibundus*

Характеристика гаплотипического разнообразия поселений	n	Диапазон высот над уровнем моря, м экз., %				Тип водоема экз., %							Тип растительности экз., %						Местоположение водоема экз., %			Степень антропогенного воздействия экз., %		
		0-300	301-600	601-900	901-1200	Рк	Гр	Рч	Ис	Пр	Мо	Фр	Шб	Мж	Лс	Бл	Лг	О	ПО	3	Вс.	Ум.	Нз.	
R [+]	15	1 7	9 60	2 13	3 20	0 0	3 20	1 7	3 20	6 40	2 13	0 0	0 0	2 13	10 67	1 7	1 7	7 46,5	7 46,5	0 0	5 33	10 67		
R [-]	33	11 33	17 52	5 15	0 0	3 9	4 12	7 21	1 3	17 52	1 3	2 6	16 49	0 0	8 24	7 21	0 0	7 21	15 46	11 33	13 40	9 27	11 33	

Примечание. Условные обозначения: Тип водоема: Рк – река, Гр – ручей, Ис – источник, Пр – пруд, Мо – малое озеро; тип растительности: Фр – фригана, Шб – шибляк, Мж – можжевельный лес, Лс – широколиственный лес, Бл – лес с буком, Лг – луг; местоположение водоема: О – открытое, ПО – полуоткрытое, 3 – закрытое кронами деревьев; степень антропогенного воздействия: Вс. – высокая, Ум. – умеренная, Нз. – низкая.

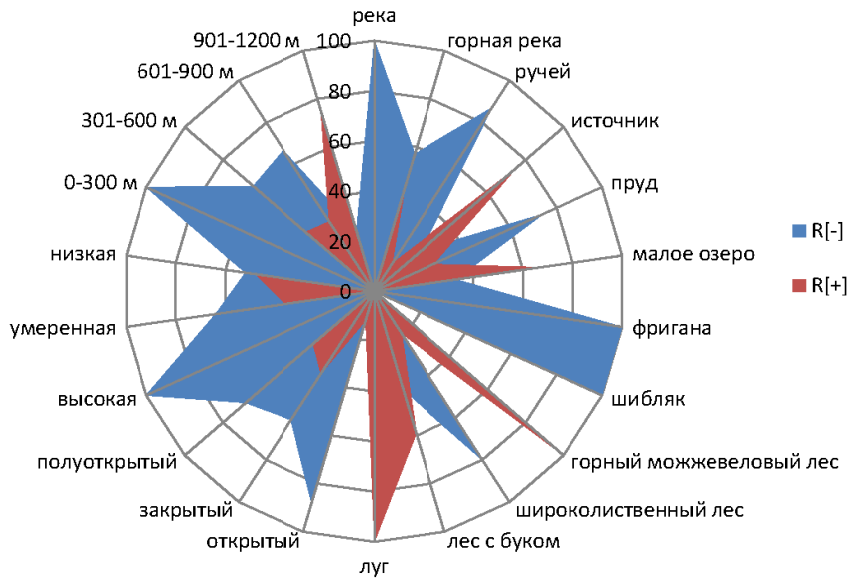


Рис. 2. Диаграмма высотно-биотопического распределения поселений озерной лягушки с одним – В (R[-]) и двумя – В, R (R[+]) митотипами

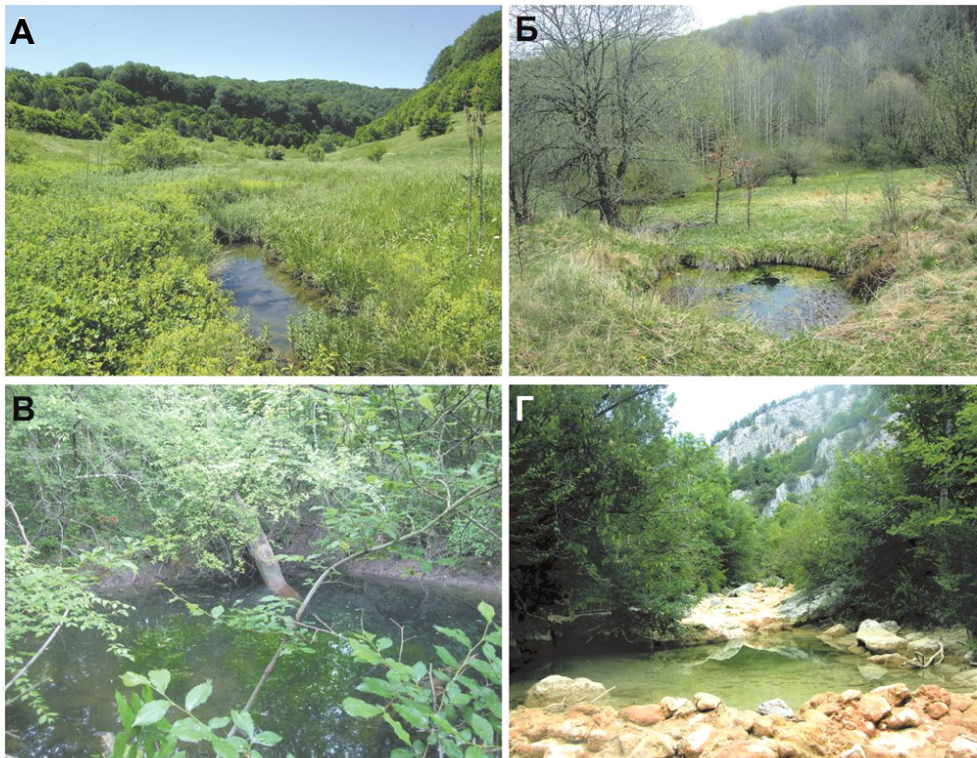


Рис. 3. Некоторые локалитеты «западной» формы озерной лягушки в Крыму:
 А – р. Суат, седловина между нагорьями Тырке, Караби-Яйла и Орта-Сырт (локалитет № 20), Б – р. Суботхан, Долгоруковская яйла (№ 23), В – озерцо-копанка в окрестности с. Орлиное, юг Байдарской долины (№ 27), Г – каньон р. Узунджа, северо-западные отроги нагорья Ай-Петринская яйла (№ 29)

Обсуждение

Отмечалось, что в Крыму, как и на Кавказе, доминируют гаплотипы и аллели, специфичные для *P. cf. bedriagae* [12]. По данным нашего исследования, распределение частот аллелей маркеров яДНК идентично в обоих южных регионах: *B* – 78 %, *R* – 22 %. Однако картина распределения митотипов на Крымском полуострове существенно иная, нежели на Кавказском перешейке, где особи «западной» формы не выявлены вовсе. При сравнении по частотам маркеров мтДНК 188 особей озерных лягушек из Крыма и 93 особей с Кавказа, данные по которым были опубликованы ранее [9; 10], различия достоверны ($\chi^2 = 10,35$, $p = 0,0013$).

Заслуживает внимания тот факт, что лягушки «западной» формы из бассейна реки Черная по результатам секвенирования гена *ND2* мтДНК идентифицируются как центрально-европейская *P. ridibundus* s. str., в то время как изученные особи с Нижнего Днепра принадлежали к балканской линии «*P. kurtmuelleri*» (неопубликованные данные авторов). Более того, даже в пределах очень небольшой территории на крайнем юго-западе Крыма (Байдарская долина и каньон реки Узунджа) сосуществуют несколько, несомненно, близкородственных, но при этом достаточно удаленных друг от друга уникальных гаплотипов *P. ridibundus* s. str. Следовательно, особенности распространения «западной» формы наряду с гаплотипическим своеобразием ее крымских представителей не позволяют связывать ее появление на полуострове с зарыблением водохранилищ, каковое нередко сопровождается заносом лягушек из других частей ареала [17]. Противоречит возможности случайной интродукции «западной» формы и отсутствие здесь «*P. kurtmuelleri*», между тем как зарыбление крымских водохранилищ, включая Чернореченское, производилось преимущественно из бассейна реки Днепр [18; 19].

На том основании, что в популяциях Крыма велика доля особей с несоответствием маркеров ядерной и митохондриальной ДНК, а особи с генотипом *RR/R* встречены единично, можно предполагать, что здесь имеют место возвратные скрещивания гибридов с той из родительских форм, которая в настоящее время численно доминирует, т.е. с «восточной». По-видимому, вся территория Крыма должна быть отнесена к зоне гибридизации «восточной» и «западной» форм.

Ранее отмечалось, что наблюдаемое распределение частот аллелей яДНК у озерных лягушек северной и восточной Анатолии может быть следствием вторичного контакта *P. cf. bedriagae* и *P. ridibundus* в позднем плейстоцене или раннем голоцене – в периоды, когда Черное море превращалось в солоноватоводный бассейн озерного типа [5]. Географическое положение Крымского полуострова на стыке Юго-Восточной Европы и Западной Азии создает предпосылки для возникновения аналогичной ситуации, что прослеживается на примере других групп организмов. Так, недавними исследованиями [20] был установлен гибридный генезис крымской популяции бука (*F. sylvaticus* × *F. orientalis*). Гибридное происхождение обсуждается и для ряда представителей эндемичной горно-крымской ихтиофауны [21].

Смешанные поселения, включающие особей с митотипом «западной» формы, выявлены в немногих районах горной части полуострова в пределах северного (чаще) и южного (значительно реже) макросклонов. Эти популяции, предположительно, представляют собой своего рода реликты, сохра-

нившиеся благодаря существованию барьеров, затрудняющих свободную миграцию амфибий. Опереденный уровень изоляции таких поселений может поддерживаться за счет целого ряда факторов. Так, на юго-западе Крыма вершины речных каньонов на протяжении большей части года отрезаны от нижележащих долин километрами сухих русел. Однако в средней и верхней части каньонов всегда сохраняются наполненными достаточно глубокие эвразийские котлы («каменные ванны»), в которых горные популяции лягушек переживают засушливые периоды. В этих же микроводоемах происходит размножение лягушек. Этот вариант изоляции характерен для наиболее теплообеспеченных участков северного макросклона Главной гряды (зона субсредиземноморских можжевельников на северо-западных отрогах Ай-Петринской яйлы). В других случаях (глубокое ущелье Хапхал, приайлинские популяции, обитающие в долинах у речных истоков) сохранению эксклавов «западной» формы, вероятно, способствовал неоптимальный для *P. cf. bedriagae* влажный холодный климат местообитаний. Отметим также, что в быстрых горных реках под пологом леса плотность популяций лягушек обычно очень низкая, и встречаются они далеко не повсеместно [11]. Данное обстоятельство, по-видимому, должно замедлять темпы ассимиляции древнего населения лягушек Крыма более молодыми вселенцами.

В действительности ситуация еще более сложная, поскольку особи с митотипом, специфичным для «западной» формы, добывались не только на участках с крутосклонным и приподнятым горным рельефом, но и в водоемах Байдарской долины, а также у подножья Чатырдага (см. рис. 1, 3). Возможно, отклонение от предложенной выше схемы является следствием встречной миграции особей «западной» линии вниз по течению горных рек, которые в отдельные периоды бывают весьма бурными.

Ранее высказанное нами предположение об уникальной роли реки Черная для сохранения «западной» формы озерной лягушки [12] подтвердилось отчасти. Эта короткая (до 40 км) артерия имеет площадь водосбора порядка 436 км², но занимает второе место по полноводности среди крымских рек и выделяется самобытностью гидрофауны [13; 18; 22]. 2/3 локалитетов, в которых отмечено присутствие «западной» формы, действительно расположены в бассейне реки Черная. Однако «западная» форма выявлена также в речных системах центральной и восточной частей Главной гряды: у истоков рек Писара (бассейн реки Кача), Суат (приток реки Бурульча, бассейн Салгира) и Суботхан (единственный постоянный водоток на крымской яйле), в долине реки Ангара (приток Салгира), а также на южном макросклоне в реке Восточный Улу-Узень (см. табл. 1, рис. 1). Перечисленные выше водотоки имеют малую протяженность (7–15 км) и небольшую площадь водосбора (10–70 км²). Отметим однако, что истоки рек, берущих начало на яйле, и горные потоки, заключенные в каньоны и ущелья, характеризуются сравнительным постоянством гидрографического режима, а их приподнятое и затененное (в силу закрытости горизонта склонами глубоких долин или горными обрывами) положение определяет своеобразный прохладный климат местообитаний, температуру и гидрохимические характеристики воды. Таким образом, «западная» форма в Крыму не столь узко локализована, как предполагалось ранее [12]. При дальнейших исследованиях, несомненно, будут выявлены и другие ее эксклавы в лесной зоне северного макросклона Главной гряды.

Данные о распределении частот маркеров мт- и яДНК у озерных лягушек Крыма наряду с представленными фактами по распространению «западной» формы, по нашему мнению, свидетельствуют о сложной истории колонизации полуострова формами *P. (ridibundus) complex* в конце плейстоцена – голоцене. Можно предполагать, что во время позднеплейстоценового похолодания в Крым с севера была оттеснена *P. ridibundus*, чему способствовало широкое соединение нынешнего Крымского полуострова с континентом в области ныне затопленной шельфовой зоны и наличие граничащих с Крымом мощных речных систем [23]. Потепление в голоцене обусловило экспансию либо восстановление доледникового ареала *P. cf. bedriagae*. Последняя форма, более термофильная и устойчивая к засушливому климату, распространилась, вероятно, с Кавказа (на что указывает сходство первичных последовательностей гена *ND2* у озерных лягушек Западного Кавказа и Крыма (неопубликованные данные авторов)) или имела рефугиум в районе дельты Дона – южнее современного Керченского пролива [24]. Высокая миграционная способность «восточной» формы [17], вероятно, благоприятствовала быстрой (ре-)колонизации территории Крыма, в то время как мезофильная и менее стойкая в отношении высоких температур «западная» форма была оттеснена в горы и к настоящему времени практически полностью ассимилирована экспансивным вселенцем. Предложенный здесь сценарий согласуется с концепцией, согласно которой эндемичная гидрофауна крымских рек (представленная оксифильными холодноводными формами) сформировалась на рубеже плейстоцена и голоцена у речных истоков, в то время как их предгорные участки были оккупированы голоценовыми иммигрантами [25]. Современная климатическая обстановка и ландшафтная динамика (повышение среднегодовых температур, аридизация, падение уровня грунтовых вод, возрастающее антропогенное воздействие [26]) должны приводить к еще большему сокращению площади пригодных биотопов *P. ridibundus* s. str. Одним из заметных признаков этого процесса явилось усыхание в конце XX в. – начале XXI в. большинства естественных озер на крымской яйле.

В заключение коснемся еще одного существенного аспекта проблемы. Еще совсем недавно реки Степного Крыма были включены в коллекторно-дренажную сеть Северо-Крымского канала. Ихтиофауна канала сформировалась на основе днепровской, причем для ряда видов предполагается самостоятельное расселение [19]. Также обсуждалась возможность вселения в Крым с использованием этой крупной гидросистемы видов и генетических линий амфибий и экологически тесно связанных с водной средой рептилий [11; 12; 27]. Нашими исследованиями значение Северо-Крымского канала для проникновения в Крым «западной» формы озерной лягушки не установлено. Находка близ Перекопского перешейка (в реке Чатырлык) особи, идентифицированной по маркеру мтДНК как «западная» форма (см. рис. 1), пока не имеет однозначной трактовки, поскольку ее принадлежность к одной из линий внутри *P. ridibundus* s. l. остается неустановленной. Чатырлык – наиболее многоводная и протяженная из крымских степных рек – представляет собой реликт древнего русла Салгира, в позднечетвертичное время объединявшегося с речной системой палео-Днепра или палео-Каланчака [28; 29]. Поэтому и занос с водами Северо-Крымского канала и сохранение в Чатырлыке оста-

точной популяции «западной» формы на данный момент кажутся событиями равновероятными.

Более общей тенденцией современности может быть, напротив, постепенное расширение ареала «восточной» формы в направлении на север и запад. Благодаря развитой системе дренажных каналов ирригация Равнинного Крыма привела к значительному увеличению численности озерной лягушки и способствовала ее продвижению на ранее не заселенные территории [27]. Поскольку в единую гидросистему канала были включены и такие значительные крымские реки, как Салгир и Бююк-Карасу, вероятность экспансии в недалеком прошлом «восточной» формы с использованием многочисленных искусственных водоемов, возникших в ранее безводной степи, выглядит не столь уж и низкой. В этом ключе представляет интерес выявление специфических для *P. cf. bedriagae* аллелей яДНК у части особей из нижнеднепровской популяции (локалитет № 56).

Изучение взаимоотношений крымских представителей *P. (ridibundus)* complex обнажает пласт проблем, связанных с интрогрессивной гибридизацией видов и линий, их экологическими предпочтениями, генетическими процессами в популяциях аборигенных форм при экспансии близкородственных вселенцев, действием изолирующих факторов, включая особенности конкретной гидрологической сети и рельефа местности, а также влиянием природопреобразующей деятельности человека на динамику ареалов амфибий. В силу сочетания многих причин Крым является перспективным полигоном для исследований, способных углубить знание о перечисленных аспектах биологии зеленых лягушек.

Благодарности. Авторы искренне признательны Илье Турбанову (Борк), Наталье Кушан (Николаев), Павлу Оксиненко (Симферополь), Александру Трофимову, Антону Надольному и Сергею Свиринову (Севастополь), Юлии Красиленко и Ольге Мануиловой (Киев), Ивану Блохину (Москва), Игорю Стаднику (п. Курортное, Феодосия) за содействие при проведении полевых исследований и сборе материала, Сергею Токареву (Симферополь) и Илье Турбанову – за предоставление использованной в данной работе картографической основы и помощь в изготовлении иллюстраций.

Библиографический список

1. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР / А. Г. Банников, И. С. Даревский, В. Г. Ищенко, А. К. Рустамов, Н. Н. Щербак. – М. : Просвещение, 1977. – 415 с.
2. Боркин, Л. Я. О криптических видах (на примере амфибий) / Л. Я. Боркин, С. Н. Литвинчук, Ю. М. Розанов, Д. В. Скоринов // Зоологический журнал. – 2004. – Т. 83, вып. 8. – С. 936–960.
3. Genetic Divergence and Evolution of Reproductive Isolation in Eastern Mediterranean Water Frogs / J. Plötner, T. Uzzel, P. Beerli, C. Akin, C. C. Bilgin, C. Haefeli, T. Ohst, F. Köhler, R. Schreiber, G. Gaston-Denis, S. N. Litvinchuk, R. Westaway, R. Heinz-Ulrich, N. Pruvost, H. Hotz // Evolution in Action / ed. M. Glaubrecht. – Berlin ; Heidelberg : Springer-Verlag, 2010. – P. 373–403.
4. Phylogeographic patterns of genetic diversity in eastern Mediterranean water frogs have been determined by geological processes and climate change in the Late Cenozoic / Ç. Akin, C. C. Bilgin, P. Beerli, R. Westaway, T. Ohst, S. N. Litvinchuk, T. Uzzel,

- M. Bilgin, H. Hotz, G.-D. Guex, J. Plötner // Journal of Biogeography. – 2010. – Vol. 37. – P. 2111–2124.
5. **Akin, Ç. P.** Molecular evolution and phylogeography of the Eastern Mediterranean water frog (*Pelophylax*) complex / Ç. P. Akin // Thesis submitted in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy. – Ankara : School of Natural and Applied Sciences of Middle East Technical University, 2015. – 342 p.
6. Balancing a Cline by Influx of Migrants: A Genetic Transition in Water Frogs of Eastern Greece / H. Hotz, P. Beerli, T. Uzzel, G.-D. Guex, N. B. M. Pruvost, R. Schreiber, J. Plötner // Journal of Heredity. – 2012. – Vol. 104, № 1. – P. 57–71.
7. **Ермаков, О. А.** Диагностика и распространение «западной» и «восточной» форм озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* s. l. в Пензенской области (по данным анализа гена COI мтДНК) / О. А. Ермаков, М. М. Закс, С. В. Титов // Вестник Тамбовского государственного университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2013. – Т. 18, вып. 6. – С. 2999–3002.
8. Распространение «западной» и «восточной» форм озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* s. l. на территории Самарской и Саратовской областей (по данным анализа митохондриальной и ядерной ДНК) / О. А. Ермаков, А. И. Файзулин, М. М. Закс, Э. И. Кайбелева, Ф. Ф. Зарипова // Известия Самарского научного центра РАН. – 2014. – Т. 16, № 5 (1). – С. 409–412.
9. Генетические формы озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus* complex) Западного Кавказа по данным анализа митохондриальной и ядерной ДНК / О. А. Ермаков, Е. П. Симонов, А. Ю. Иванов, Р. И. Замалетдинов, А. И. Файзулин // Молекулярная генетика гидробионтов / под ред. Б. А. Левина. – Ярославль : Филигрань, 2016. – Вып. 73 (76). – С. 70–76. – (Труды Ин-та биологии внутренних вод РАН).
10. **Ермаков, О. А.** Молекулярно-генетическая характеристика озерных лягушек *Pelophylax ridibundus* Республики Дагестан (по данным анализа митохондриальной и ядерной ДНК) / О. А. Ермаков, А. И. Файзулин, А. Д. Аскендеров, А. Ю. Иванов // Известия Самарского научного центра РАН. – 2016. – Т. 18, № 4. – С. 94–99.
11. **Писанець, Є.** Земноводні Криму / Є. Писанець, О. Кукушкін. – Київ : Національний науково-природничий музей НАН України, 2016. – 320 с.
12. **Файзулин, А. И.** Предварительные данные о молекулярно-генетической структуре *Pelophylax ridibundus* (Amphibia, Anura, Ranidae) южной части Крымского полуострова по результатам анализа митохондриальной и ядерной ДНК / А. И. Файзулин, О. В. Кукушкин, А. Ю. Иванов, О. А. Ермаков // Современная герпетология. – 2017. – Т. 17, вып. 1/2. – С. 56–65.
13. **Подгородецкий, П. Д.** Крым: Природа / П. Д. Подгородецкий. – Симферополь : Таврия, 1988. – 192 с.
14. **Ведь, В. И.** Климатический атлас Крыма / В. И. Ведь. – Симферополь : Таврия-Плюс, 2000. – 120 с.
15. **Ена, В. Г.** Заповедные ландшафты Тавриды / В. Г. Ена, Ан. В. Ена, Ал. В. Ена. – Симферополь : Бизнес-Информ, 2004. – 424 с.
16. **Aljanabi, S. M.** Universal and rapid salt-extraction of high genomic DNA for PCR-based techniques / S. M. Aljanabi, I. Martinez // Nucleic Acids Research. – 1997. – Vol. 25. – P. 4692–4693.
17. **Ляпков, С. М.** Распространение и происхождение двух форм озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* complex (Anura, Ranidae) на Камчатке по данным анализа митохондриальной и ядерной ДНК / С. М. Ляпков, О. А. Ермаков, С. В. Титов // Зоологический журнал. – 2017. – Т. 96, № 11. – С. 1384–1391.
18. **Прокопов, Г. А.** Пресноводная фауна бассейна р. Черной / Г. А. Прокопов // Вопросы развития Крыма : науч.-практ. дискуссионно-аналит. сб. Вып. 15. Проблемы инвентаризации крымской биоты. – Симферополь : Таврия-Плюс, 2003. – С. 151–174.

19. **Карпова, Е. П.** Чужеродные виды рыб в пресноводной ихтиофауне Крыма / Е. П. Карпова // Журнал российских биологических инвазий. – 2016. – № 3. – С. 47–60.
20. **Gömöry, D.** Phylogeny of beech in Western Eurasia as inferred by approximate Bayesian computation / D. Gömöry, L. Paule, V. Mačejovský // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. – 2018. – Vol. 87, № 2. – P. 1–11.
21. Molecular phylogeny of the genus *Gobio* Cuvier, 1816 (Teleostei: Cyprinidae) and its contribution to taxonomy / J. Mendel, S. Lusk, E. D. Vasil'eva, V. P. Vasil'ev, V. Lusková, F. G. Ekmekci, F. Erk'akan, A. Ruchin, J. Kosčšo, L. Vetešnik, K. Halačka, R. Šanda, A. N. Pashkov, S. I. Reshetnikov // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2008. – Vol. 47. – P. 1061–1075.
22. **Мирошниченко, А. И.** Паразитофауна рыб бассейна реки Черной / А. И. Мирошниченко // Заповедники Крыма: Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе : материалы VI Междунар. науч.-практ. конф. (г. Симферополь, 20–22 октября 2011 г.). – Симферополь : Таврический национальный ун-т, 2011. – С. 310–322.
23. **Yanina, T. A.** The Ponto-Caspian region: Environmental consequences of climate change during the Late Pleistocene / T. A. Yanina // Quaternary International. – 2014. – Vol. 345. – P. 88–99.
24. **Мищенко, А. А.** Палеогеография Черного и Азовского морей и их побережий в плейстоцене и голоцене (в пределах Краснодарского края) / А. А. Мищенко, Т. А. Волкова, В. В. Миненкова, Ю. О. Антипцева // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Сер.: Естественные и точные науки. – 2018. – Т. 12, № 1. – С. 65–72.
25. **Прокопов, Г. А.** Особенности распределения пресноводной фауны Крыма в свете истории ее формирования / Г. А. Прокопов // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету. Сер.: Біологія. – 2005. – № 3 (26). – С. 363–365.
26. Трансформация ландшафтно-экологических процессов в Крыму в XX веке – начале XXI века / под ред. А. В. Бокова. – Симферополь : ДОЛЯ, 2010. – 304 с.
27. **Котенко, Т. И.** Влияние ирригации на герпетокомплексы в Крымском Присивашье / Т. И. Котенко // Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах : матеріали III Міжнар. наук. конф. “Zoocenosis-2005” (м. Дніпропетровськ, 4–6 жовтня 2005 р.). – Дніпропетровськ : Від-во Дніпропетровського національного ун-ту, 2005. – С. 392–394.
28. **Позаченюк, Е. А.** Флористические связи Крыма с точки зрения позиционных отношений / Е. А. Позаченюк // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 7. – С. 11–21.
29. Палеогеография северо-западного шельфа Черного моря в голоцене / Ю. И. Иноземцев, Л. В. Ступина, Н. В. Тюленева, А. А. Парышев, Н. А. Маслаков, В. Б. Сидоренко, Е. Н. Рыбак, Т. А. Мельниченко, О. В. Паславская // Вісник Одеського національного університету. Сер.: Географічні та геологічні науки. – 2014. – Т. 19, вип. 1. – С. 43–52.

References

1. Bannikov A. G., Darevskiy I. S., Ishchenko V. G., Rustamov A. K., Shcherbak N. N. *Opredelitel' zemnovodnykh i presmykayushchikhsya fauny SSSR* [Identifier of amphibians and reptiles of the USSR]. Moscow: Prosveshchenie, 1977, 415 p.
2. Borkin L. Ya., Litvinchuk S. N., Rozanov Yu. M., Skorinov D. V. *Zoologicheskij zhurnal* [Zoological journal]. 2004, vol. 83, iss. 8, pp. 936–960.
3. Plötner J., Uzzel T., Beerli P., Akin C., Bilgin S. S., Haefeli S., Ohst T., Köhler F., Schreiber R., Gaston-Denis G., Litvinchuk S. N., Westaway R., Heinz-Ulrich R., Pru-

- vost N., Hotz H. *Evolution in Action*. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2010, pp. 373–403.
4. Akin Ç., Bilgin C. C., Beerli P., Westaway R., Ohst T., Litvinchuk S. N., Uzzell T., Bilgin M., Hotz H., Guex G.-D., Plötner J. *Journal of Biogeography*. 2010, vol. 37, pp. 2111–2124.
 5. Akin Ç. P. *Thesis submitted in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy*. Ankara: School of Natural and Applied Sciences of Middle East Technical University, 2015, 342 p.
 6. Hotz H., Beerli P., Uzzell T., Guex G.-D., Pruvost N. B. M., Schreiber R., Plötner J. *Journal of Heredity*. 2012, vol. 104, no. 1, pp. 57–71.
 7. Ermakov O. A., Zaks M. M., Titov S. V. *Vestnik Tambovskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Bulletin of Tambov State University. Series: Natural and engineering sciences]. 2013, vol. 18, iss. 6, pp. 2999–3002.
 8. Ermakov O. A., Fayzulin A. I., Zaks M. M., Kaybeleva E. I., Zaripova F. F. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of Samara Research Center of RAS]. 2014, vol. 16, no. 5 (1), pp. 409–412.
 9. Ermakov O. A., Simonov E. P., Ivanov A. Yu., Zamaletdinov R. I., Fayzulin A. I. *Molekulyarnaya genetika gidrobiontov* [Molecular genetics of hydrocoles]. Yaroslavl: Filigran', 2016, iss. 73 (76), pp. 70–76.
 10. Ermakov O. A., Fayzulin A. I., Askenderov A. D., Ivanov A. Yu. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of Samara Research Center of RAS]. 2016, vol. 18, no. 4, pp. 94–99.
 11. Pisanets' E., Kukushkin O. *Zemnovodni Krimu* [Amphibians of Crimea]. Kiev: Natsional'nyi naukovo-prirodnicхий muzey NAN Ukraïni, 2016, 320 p.
 12. Fayzulin A. I., Kukushkin O. V., Ivanov A. Yu., Ermakov O. A. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2017, vol. 17, iss. 1/2, pp. 56–65.
 13. Podgorodetskiy P. D. *Krym: Priroda* [Crimea: nature]. Simferopol: Tavriya, 1988, 192 p.
 14. Ved' V. I. *Klimaticheskiiy atlas Kryma* [Climatic atlas of Crimea]. Simferopol: Tavriya-Plyus, 2000, 120 p.
 15. Ena V. G., Ena An. V., Ena Al. V. *Zapovednye landshafty Tavridy* [Tavrida's nature reserve landscapes]. Simferopol: Biznes-Inform, 2004, 424 p.
 16. Aljanabi S. M., Martinez I. *Nucleic Acids Research*. 1997, vol. 25, pp. 4692–4693.
 17. Lyapkov S. M., Ermakov O. A., Titov S. V. *Zoologicheskiiy zhurnal* [Zoological journal]. 2017, vol. 96, no. 11, pp. 1384–1391.
 18. Prokopov G. A. *Voprosy razvitiya Kryma: nauch.-prakt. diskussionno-analit. sb. Vyp. 15. Problemy inventarizatsii krymskoy bioty* [Issues of Crimea's development: a scientific and practical analytical collection. Issue 15. Inventory problems of the Crimean biota]. Simferopol: Tavriya-Plyus, 2003, pp. 151–174.
 19. Karpova E. P. *Zhurnal rossiyskikh biologicheskikh invaziy* [Journal of Russian biological infestations]. 2016, no. 3, pp. 47–60.
 20. Gömöry D., Paule L., Mačejovský V. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 2018, vol. 87, no. 2, pp. 1–11.
 21. Mendel J., Lusk S., Vasil'eva E. D., Vasil'ev V. P., Lusková V., Ekmekci F. G., Erk'akan F., Ruchin A., Kosčšo J., Vetešnik L., Halačka K., Šanda R., Pashkov A. N., Reshetnikov S. I. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2008, vol. 47, pp. 1061–1075.
 22. Miroshnichenko A. I. *Zapovedniki Kryma: Bioraznoobrazie i okhrana prirody v Azovo-Chernomorskom regione: materialy VI Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. (g. Simferopol', 20–22 oktyabrya 2011 g.)* [Crimean natural reserves: Biodiversity and environmental protection in Azov-Black Sea region: proceedings of VI International scientific and practical conference (Simferopol, October 20th–22nd, 2011)]. Simferopol: Tavricheskiiy natsional'nyy un-t, 2011, pp. 310–322.
 23. Yanina T. A. *Quaternary International*. 2014, vol. 345, pp. 88–99.

24. Mishchenko A. A., Volkova T. A., Minenkova V. V., Antiptseva Yu. O. *Izvestiya Dagestanskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tochnye nauki* [Dagestan State Pedagogical University. Series: Natural and exact scientists]. 2018, vol. 12, no. 1, pp. 65–72.
25. Prokopov G. A. *Naukovi zapiski Ternopil'skogo natsional'nogo pedagogichnogo universitetu. Ser.: Biologiya* [Proceedings of Ternopyl National Pedagogical University. Series: Biology]. 2005, no. 3 (26), pp. 363–365.
26. *Transformatsiya landshaftno-ekologicheskikh protsessov v Krymu v XX veke – nachale XXI veka* [Transformation of landscape ecological processes in Crimea in the XX – early XXI centuries]. Ed. by A. V. Bokov. Simferopol: DOLYa, 2010, 304 p.
27. Kotenko T. I. *Bioriznomanitya ta rol' zootsenozu v prirodnykh i antropogennikh ekosistemakh: materialy III Mizhnar. nauk. konf. "Zoocenosis-2005" (m. Dnipropetrovs'k, 4–6 zhovtnya 2005 r.)* [Biodiversity and the role of cenosis in natural and anthropogenic ecosystems: proceedings of III International scientific conference “Zoocenosis-2005” (Dnepropetrovsk, October 4th–6th, 2005)]. Dnipropetrovsk: Vid-vo Dnipropetrovs'kogo natsional'nogo un-tu, 2005, pp. 392–394.
28. Pozachenyuk E. A. *Ekosistemy, ikh optimizatsiya i okhrana* [Ecosystems, their optimization and protection]. 2012, iss. 7, pp. 11–21.
29. Inozemtsev Yu. I., Stupina L. V., Tyuleneva N. V., Paryshev A. A., Maslakov N. A., Sidorenko V. B., Rybak E. N., Mel'nichenko T. A., Paslavskaya O. V. *Vicnik Odes'kogo natsional'nogo universitetu. Ser.: Geografichni ta geologichni nauki* [Bulletin of Odessa National University. Series: Geographical and geological sciences]. 2014, vol. 19, iss. 1, pp. 43–52.

Кукушкин Олег Витальевич

научный сотрудник, отдел изучения биоразнообразия и экологического мониторинга, Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского – природный заповедник Российской академии наук (Россия, Республика Крым, г. Феодосия, пос. Курортное, ул. Науки, 24); соискатель, отдел герпетологии, Зоологический институт Российской академии наук (Россия, г. Санкт-Петербург, Университетская набережная, 1)

E-mail: mtasketi2018@gmail.com

Kukushkin Oleg Vital'evich

Researcher, department of biodiversity studies and ecological monitoring, T. I. Vyazemsky Karadag Research Station – RAS Nature Reserve (24 Nauki street, Kurortnoe settlement, Theodosia, Russia); applicant, Department of Herpetology, Zoological Institute of RAS (1 Universitetskaya embankment, Saint Petersburg, Russia)

Иванов Александр Юрьевич

преподаватель, кафедра зоологии и экологии, Пензенский государственный университет (Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)

E-mail: akella58@mail.ru

Ivanov Aleksandr Yur'evich

Teacher, sub-department of zoology and ecology, Penza State University (40 Krasnaya street, Penza, Russia)

Ермаков Олег Александрович

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

E-mail: oaermakov@list.ru

Ermakov Oleg Aleksandrovich

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

УДК 597.851 (477.75)

Кукушкин, О. В.

О генетической неоднородности населения озерных лягушек Крыма, выявляемой по результатам анализа митохондриальной и ядерной ДНК (*Pelophylax (ridibundus) complex; anura, ranidae*) / О. В. Кукушкин, А. Ю. Иванов, О. А. Ермаков // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2018. – № 3 (23). – С. 32–54. – DOI 10.21685/2307-9150-2018-3-3.

УДК 58+001.891.32(470.40/.43)
DOI 10.21685/2307-9150-2018-3-4

А. К. Сытин, С. А. Сенатор

ВКЛАД П. С. ПАЛЛАСА В БОТАНИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ¹

Аннотация.

Актуальность и цели. Освещен вклад академика П. С. Палласа (1741–1811) в ботаническое изучение Среднего Поволжья.

Материалы и методы. Основой исследования является результат контент-анализа «Путешествия...» П. С. Палласа. Сопоставлены названия растений, упомянутые П. С. Палласом с современной номенклатурой. Выявлены и идентифицированы русскоязычные наименования растений, употребляемые во второй половине XVIII в.

Результаты. Полученные материалы представляют основу для выявления динамики флоры, определяют приоритет упоминания отдельных видов сосудистых растений, служат источником для изучения особенностей использования фитонимов. Особое внимание обращено на ассортимент сельскохозяйственных культур, возделываемых в регионе в XVIII в.

Выводы. Результатом ботанических изысканий П. С. Палласа в Среднем Поволжье является первое в научной литературе указание 163 дикорастущих видов сосудистых растений для флоры региона, выявление их экологической приуроченности и ботанико-географических закономерностей в их распространении. Почти все растения, отмеченные П. С. Палласом, известны в современной флоре Среднего Поволжья. Их географическая локализация и приуроченность к определенным типам местообитаний представляют основу для выявления динамики растительного покрова за 250 лет.

Ключевые слова: академические экспедиции XVIII в., Петер Симон Паллас, флора, фитонимы, метод Палласа, ботаническое краеведение, Среднее Поволжье.

А. К. Sytin, S. A. Senator

THE CONTRIBUTION BY P. S. PALLAS TO THE BOTANICAL STUDY OF MIDDLE VOLGA REGION

Abstract.

Background. The contribution of academician P. S. Pallas (1741–1811) to the botanical study of Middle Volga region is considered.

¹ Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 18-49-630004 p_a.

© 2018 Сытин А. К., Сенатор С. А. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

Materials and methods. The basis of study is the result of content analysis of “Travel to different provinces...” by P. S. Pallas. The plants names noted by P. S. Pallas are compared with the currently nomenclature. Russian plants names used in the second half of the 18th century were identified.

Results. The resulting materials are the basis for identifying of the flora dynamics, determine the priority of mentioning certain species of vascular plants, they are a source for studying the features of using phytonyms. Particular attention is paid to the range of crops cultivated in Middle Volga region in the 18th century.

Conclusions. The result of P. S. Pallas’s botanical research in the Middle Volga region is the first indication in the scientific literature of 163 indigenous species of vascular plants, identification of their ecological preferences and phytogeographical patterns of distribution. Almost all the plants noted by P. S. Pallas are known in the currently flora of the Middle Volga region. Their geographical localization and association with certain types of habitats provide a basis for identifying the dynamics of vegetation cover for 250 years.

Key words: academic expeditions in the 18th century, Peter Simon Pallas, flora, phytonyms, Pallas’s method, botanical local history, Middle Volga region.

Введение

В 2018 г. исполнилось 250 лет со времени первого посещения территории Среднего Поволжья отрядами Академических «физических» экспедиций, возглавляемых академиками Санкт-Петербургской Императорской академии наук и художеств П. С. Палласом и И. И. Лепехиным. Результаты этих экспедиций и их значение для науки и экономики страны освещены в многочисленных источниках. Вместе с тем представляется важным обращение к трудам этих исследователей, оставившим первое научное описание растительного покрова Среднего Поволжья, особенно в юбилейный год.

Составители альбома «Ломоносов и академические экспедиции XVIII века» в предисловии обратили внимание, что «не все еще в должной мере осмыслено» [1], а по справедливому замечанию Л. Я. Боркина [2], с именем Палласа связан грустный парадокс – «целый ряд трудов Палласа считается основополагающим, а что в них написано, большинству ныне практически неизвестно...».

Цель настоящей статьи – поиск и сопоставление названий растений, упомянутых в работе П. С. Палласа [3] для территории Среднего Поволжья, с современной номенклатурой. Внимательный анализ позволяет идентифицировать виды растений, впервые отмеченные для территории Среднего Поволжья в научной литературе, получить основу для выявления динамики отдельных видов, сравнить указания Палласа об их произрастании с их современным распространением и, наконец, обратить внимание исследователей на русскоязычные фитонимы, использовавшиеся в XVIII в. Особый интерес для истории систематики заключается в том, что вторая половина XVIII в. – это время перехода на бинарную номенклатуру Линнея, и Паллас, будучи адептом его метода, употреблял линнеевские названия, не всегда применимые для видов флоры Восточной Европы.

Приоритет в изучении флоры Среднего Поволжья остается за лейб-медиком Петра I Готлибом Шобером, посетившим эту территорию в 1717 г., а также директором Московского аптекарского сада доктором Трауготтом Гербером – в 1739 г. Однако материалы этих экспедиций до настоящего вре-

мени не опубликованы. Осталось в рукописи и сочинение доктора Иоганна Готфрида Гейнцельмана, составленное в 1737 г. и посвященное описанию растений, произрастающих вокруг «города и реки Самары», о чем до настоящего времени не было известно в обзорах, посвященных ботаническому изучению региона. В этой связи необходимо упомянуть недавно опубликованную статью В. П. Путенихина [4], в которой излагается биография исследователя и показан вклад в познание растительного мира Среднего Поволжья.

Материалы и методы

Основой исследования является результат контент-анализа текста «Путешествия...» П. С. Палласа в переводе С. И. Волкова и В. Г. Костыгова [3]. Область Среднего Поволжья очерчена в границах современных Самарской и Ульяновской областей. Сведения о современном составе флоры, распространении растений и характере их встречаемости содержатся в современных региональных сводках [5, 6]. Номенклатурные изменения названий видов растений учитываются по важнейшим источникам, прежде всего, по капитальной «Flora Rossica sive enumeratio plantarum in totius Imperii Rossici provinciis Europaeis, Asiaticis et Americanis hucusque observatarum» (Ledebour, 1842–1853), а также по сводке «Сборник сведений о флоре Средней России» (Цингер, 1885). Учтены данные 30-томной «Флоры СССР» (1934–1964). Современные названия растений приведены в соответствии с «The International Plant Names Index» [7]. Опыт сопоставления прежних названий растений с современными отражен в ряде источников [1, 8, 9]. Сведения о современном названии пунктов, посещенных экспедицией П. С. Палласа в 1768 г., опубликованы нами ранее [9, 10].

Результаты

В табл. 1 представлены результаты по идентификации современных названий видов растений с названиями, упоминаемыми П. С. Палласом для Среднего Поволжья.

Таблица 1

Номенклатура растений, приведенная П. С. Палласом*

Современное латинское название	Латинское название	Русское название
1	2	3
<i>Acer tataricum</i> L.	<i>Acer Tataricum</i>	Неклен, Татарский клен
<i>Aconogonon alpinum</i> (All.) Schur	<i>Rumex alpinus</i>	горный щавель
<i>Actaea spicata</i> L.	<i>Actaea spicata</i>	Христофорова трава
<i>Adonantha vernalis</i> (L.) Spach	<i>Adonis verna</i>	Стародубка, заячий мак
<i>Ajuga glabra</i> C. Presl	<i>Chamaepithys</i>	Параличная трава
<i>Allium schoenoprasum</i> L.	<i>Allium Schoenoprasum</i>	дикий чеснок
<i>Alyssum alyssoides</i> (L.) L.	<i>Alissum colicinum</i>	торица
<i>Amygdalus nana</i> L.	<i>Amygdalus nana</i>	дикий миндальный куст, Калмыцкий орех

1	2	3
<i>Androsace septentrionalis</i> L.	<i>Androsace septentrionalis</i>	северная андрозация
<i>Anemonoides altaica</i> (Fisch. ex C. A. Mey.) Holub	<i>Anemone nemorosa</i>	лесной одномесячник
<i>Anemonoides ranunculoides</i> (L.) Holub	<i>Anemone ranunculoides</i>	полевой одномесячник
<i>Anemone sylvestris</i> L.	<i>Anemone sylvestris</i>	ветреница, лесной одномесячник, овечье рунишко (самар.)
<i>Eremogone saxatilis</i> (L.) Ikonn.	<i>Arenaria "campestris" saxatilis</i>	каменная песчанка
<i>Armoracia rusticana</i> (Lam.) Gaertn., B. Mey et Scherb.	<i>Cochlearia armoracia</i>	Кохлеария арморация
<i>Asparagus officinalis</i> L.	–	дикая спаржа
<i>Asplenium ruta-muraria</i> L.	<i>Ruta muraria</i>	стенная Рута
<i>Astragalus arenarius</i> L.	<i>Astragalus arenarius</i>	песочной астрагал
<i>Astragalus contortuplicatus</i> L.	<i>Astragalus contortuplicatus</i>	Мышей горох свилеватый
<i>Astragalus onobrychis</i> L.	<i>Astragalus onobrychides</i>	Астрагал Онобрихис
<i>Astragalus tesiculatus</i> Pall.	[<i>Astragalus</i>] <i>Tragecanthoides</i>	крагекансид
<i>Atraphaxis frutescens</i> (L.) K. Koch.	<i>Polygonum frutescens</i>	кустарный подорожник
<i>Barbarea arcuata</i> (Opiz ex J. et C. Presl) Rchb.	<i>Erysimum Barbarea</i>	полевая горчица
<i>Betula pendula</i> Roth	–	Береза
<i>Bunias orientalis</i> L.	<i>Bunias orientalis</i>	Бунья восточная, дикая ретька
<i>Bupleurum aureum</i> (Hoffm.) Fisch. ex Hoffm.	<i>Bupleurum</i>	Буплевр
<i>Campanula sibirica</i> L.	<i>Campanula sibirica</i>	Сибирские колокольчики
<i>Caragana frutex</i> (L.) K. Koch	<i>Robinia frutescens</i>	Гороховое дерево, малое гороховое дерево, чилига, челезник
<i>Centaurea pseudomaculosa</i> Dobrocz.	<i>Centaurea paniculata</i>	ветвистая Кентаврия
<i>Ceratocarpus arenarius</i> L.	<i>Ceratocarpus</i>	Кератокарп, Цератокарп
<i>Centauria pseudophrygia</i> C. A. Mey.	<i>Centauria phrygia</i>	малорослая Кентаврия
<i>Centaurea ruthenica</i> Lam.	<i>Centaurea moschata</i>	Кентаврия с запахом бобровой струи
<i>Centaurea scabiosa</i> L.	<i>Centaurea scabiosa</i>	Кентаврия чесоточная

Продолжение табл. 1

1	2	3
<i>Centaurea sibirica</i> L.	<i>Centaurea Sibirica</i>	Кентаврия Сибирская
<i>Cerasus fruticosa</i> Pall.	<i>Cerasus pumila</i>	дикие вишни
<i>Ceratocarpus arenarius</i> L.	–	цератокарп
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (Fisch. ex Wol.) Klask.	<i>Cytisus hirsutus</i>	Беляк, ракитник
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	<i>Epilobium angustifolium</i>	кипрейник
<i>Chorispora tenella</i> (Pall.) DC. [Raphanus tenellus Pall.]	<i>Cheiranthus Chius</i>	Хийской рукоцвет
<i>Cichorium intybus</i> L.	<i>Cichoria</i>	Цикория
<i>Clematis integrifolia</i> L.	<i>Clematis recta</i>	Клемат
<i>Corispermum hyssopifolium</i> L.	<i>Corispermum hyssopifolium</i>	Корисперм иссоповый
<i>Corylus avellana</i> L.	–	орешина
<i>Crepis praemorsa</i> Tausch.	<i>Hieracium praemorsum</i>	соколя трава
<i>Crepis sibirica</i> L.	<i>Crepis Sibirica</i>	Шнярда, скерда (самар.)
<i>Cynoglossum officinale</i> L.	<i>Cynoglossa</i>	Киноглосса
<i>Cypripedium calceolus</i> L.	<i>Calceolus</i>	Кокушкины Сапожки
<i>Delphinium elatum</i> L.	<i>Delphinium elatum</i>	Кавалерская спора («шпора»), Кавалерской Спор
<i>Dianthus borbasii</i> Vandas	<i>Dianthus glaucus</i>	полевая гвоздика
<i>Dianthus deltoides</i> L.	<i>Dianthus deltoides</i>	разноцветная гвоздика
<i>Dictamnus caucasicus</i> Fisch. ex Grossh.	<i>Dictamus albus</i>	душистый белый диктам
<i>Dracocephalum ruyschiana</i> L.	<i>Ruyschiana</i>	трава Руйшиева
<i>Dracocephalum thymiflorum</i> L.	<i>Dracocephalum thymiflorum</i>	Дракоцефал душистый
<i>Echinops ruthenicus</i> M. Bieb.	<i>Echinops ritro</i>	–
<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	<i>Helleborine</i>	красная Чемерица
<i>Eremopyrum triticeum</i> (Gaertn.) Nevski	<i>Secale reptans</i> (= <i>S. prostratum</i> Pall.)	стелющаяся рожь
<i>Euphorbia pseudagraria</i> P. A. Smirn.	<i>Euphorbia segetalis</i>	молочай сеянный, сеянной молочай
<i>Euphorbia semivillosa</i> (Prokh.) Kryl.	<i>Euphorbia pilosa</i>	мошистый молочай
<i>Euphorbia virgata</i> Waldst. et Kit.	<i>Euphorbia Cyparissias</i>	кипарисной молочай
<i>Falcaria vulgaris</i> Bernh.	<i>Falcaria</i>	Фалкария
<i>Fragaria viridis</i> Duch.	–	земляница, клубайка
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	–	ясень

1	2	3
<i>Fritillaria ruthenica</i> Wikstr.	<i>Fr[itillaria] Pyrenaica</i>	фритиллярий
<i>Gagea minima</i> (L.) Ker-Gawl.	<i>Ornithogalum minimum</i>	орнитогал
<i>Galatella biflora</i> (L.) Nees	<i>Chrysocome biflora</i>	двухцветная степная полынь
<i>Galatella villosa</i> (L.) Reichb. fil.	<i>Chrysocome villosa</i>	степная полынь
<i>Galium hexanarium</i> Knjaz.	<i>Gallium glaucum</i>	сыворочная трава березового цвета
<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	<i>Asperula odorata</i>	душистая Сыворочная трава
<i>Galium rubioides</i> L.	<i>Galium rubioides</i>	мариона
<i>Galium triandrum</i> Hyl.	<i>Asperula tinctoria</i>	сыворочная трава, мариона
<i>Galium verum</i> L.	<i>Gallium verum</i>	сыворочная трава
<i>Genista tinctoria</i> L.	<i>Genista tinctoria</i>	дрок
<i>Glycyrrhiza echinata</i> L.	<i>Glicirrhiza hirsuta</i>	солодковое дерево, Солодковое дерево с мошистыми стручками
<i>Goniolimon tataricum</i> (L.) Boiss.	<i>Statice Tatarica</i>	Татарская статика
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	<i>Orchis conopsea</i>	кокушкины слезы
<i>Gypsophila paniculata</i> L.	<i>Gypsophila paniculata</i>	Качим (около Ставрополя), Покатин (при Самаре), Катиполе (при Кинеле), Катун или Покатун (при Яике)
<i>Hedysarum grandiflorum</i> Pall.	<i>Astragalus grandiflorus</i>	Мышей горох великоцветный
<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench	<i>Gnaphalium stoechas</i>	горлянка
<i>Hieracium virosium</i> Pall.	<i>Hieracium virosium</i> Pall.	ядовитая соколя трава
<i>Hypericum perforatum</i> L.	<i>Hypericum perforatum</i>	Зверобой (в Черкасской слободе – ножик)
<i>Inula germanica</i> L.	<i>Inula germanica</i>	Немецкой девясил
<i>Inula hirta</i> L.	<i>Inula hirta</i>	Девясил мошистый
<i>Inula salicina</i> L.	<i>Bupthalmum salicifolium</i>	Иванов цвет
<i>Iris pumila</i> L.	<i>Iris pumila</i>	душистый бубенчик, малый бубенчик, двухцветный бубенчик, двухцветная фьялка
<i>Iris sibirica</i> L.	<i>Iris Sibirica</i>	Бубенчик
<i>Isatis costata</i> C. A. Mey.	<i>Isatis lusitanica</i>	Португальская вайда
<i>Jurinea cyanoides</i> (L.) Reichb.	<i>Carduus cyanoides</i>	синий Чертополох, Чертополох лазоревый
<i>Lamium paczoskianum</i> Vorosch.	<i>Lamium multifidum</i>	–

Продолжение табл. 1

1	2	3
<i>Laser trilobum</i> (L.) Borkh.	<i>Laserpitium trilobum</i>	гладыш
<i>Lathyrus pallescens</i> (M. Bieb.) K. Koch.	<i>Orobus angustifolius</i>	узколистное гороховое дерево
<i>Lathyrus pisiformis</i> L.	<i>Lathyrus pisiformis</i>	гороховый лафир
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	<i>Orobus vernus</i>	весеннее Сибирское гороховое дерево
<i>Lavatera thuringiaca</i> L.	<i>Lavatera thuringica</i>	разноцветная роза
<i>Leonurus glaucescens</i> Bunge	<i>Leonurus Tataricus</i>	татарская дикая крапива
<i>Lilium martagon</i> L.	<i>Lilium Martagon</i>	турецкие пестрые лилеи
<i>Linum uralense</i> Juz.	<i>Linum campanulatum</i>	колокольчатый лен
<i>Lithospermum officinale</i> L.	<i>Lithospermum officinale</i>	воробьево семя
<i>Lonicera tatarica</i> L.	<i>Lonicera Tatarica</i>	Татарская жимолость
<i>Lychnis chalcedonica</i> L.	<i>Lychnis chalcedonica</i>	боярская спесь
<i>Melilotus albus</i> Medik.	–	белый донник
<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Lam.	–	желтый донник
<i>Nepeta ucrainica</i> L.	<i>Nepeta violacea</i>	Кошечья мята фиолкового цвета
<i>Onobrychis viciifolia</i> Scop.	<i>Hedysarum onobrychis</i>	Гедизар онобрихис
<i>Onosma simplicissima</i> L.	<i>Onosma simplicissima</i>	румяница
<i>Onosma tinctoria</i> M. Bieb.	<i>Onosma echioides</i>	Румяница
<i>Oreoselinum nigrum</i> Delarbre	<i>Peucedanum</i>	дикий укроп
<i>Origanum vulgare</i> L.	<i>Origanum</i>	Душица
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	<i>Pyrola secunda</i>	грушовка
<i>Oxytropis pilosa</i> (L.) DC.	<i>Astragalus pilosus</i>	Мышей горох мошистый
<i>Oxytropis spicata</i> (Pall.) O. et B. Fedtsch.	<i>Astragalus Uralensis</i>	Уральской астрагал
<i>Paeonia tenuifolia</i> L.	<i>Paeonia</i>	пион
<i>Pedicularis kaufmannii</i> Pinzger	<i>Pedicularis comosa</i>	мохнатой педикуляр
<i>Peucedanum ruthenicum</i> M. Bieb.	<i>Peucedanum officinale</i>	дикий укроп
<i>Phlomis tuberosa</i> (L.) Moench	<i>Phlomis tuberosa</i>	шишковое медвежье ухо, шишковатое медвежье ухо
<i>Pinus sylvestris</i> L.	–	сосна
<i>Polygala comosa</i> Schkuhr	<i>Polygala amara</i>	Горькая полигала
<i>Polygala sibirica</i> L.	<i>Polygala Sibirica</i>	Сибирская полигала
<i>Populus tremula</i> L.	–	осина
<i>Potentilla glaucescens</i> Willd. ex D. F. K. Schldl.	<i>Potentilla fragarioides</i>	Серебреник
<i>Potentilla reptans</i> L.	<i>Potentilla reptans</i>	мохна

1	2	3
<i>Primula macrocalyx</i> Bunge	<i>Primula veris</i>	свербибус
<i>Prunus stepposa</i> Kotov	–	терновник
<i>Psephellus sumensis</i> (Kalen.) Greuter	<i>Centaurea Sibirica</i>	Сибирская Кентаврия
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	<i>Pulmonaria officinalis</i>	лекарственная медуница
<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	<i>Anemone patens</i> , <i>Pulsatilla</i>	Одномесячник, Ветреница
<i>Quercus robur</i> L.	–	дуб
<i>Rhamnus cathartica</i> L.	<i>Rhamnus cataricus</i>	крушина простая
<i>Rindera tetraspis</i> Pall.	<i>Rindera tetraspis</i> Pall.	«доктором Риндером примеченное растение»
<i>Rubia tatarica</i> (Trevir.) F. Schmidt	<i>Rubia peregrina</i>	Дикая мариона
<i>Salix acutifolia</i> Willd.	–	верба
<i>Kali collinum</i> (Pall.) Akhani et Roalson [<i>Salsola collina</i> Pall.]	<i>Salsola Kali</i>	Салсола-Кали, простой кали
<i>Salvia tesquicola</i> Klokov et Pobed.	<i>Salvia nemorosa</i>	лесный шалфей
<i>Salvia nutans</i> L.	<i>Salvia nutans</i>	колеблющийся
<i>Salvia pratensis</i> L.	<i>Salvia pratensis</i>	луговой шалфей
<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	<i>Scabiosa ochroleuca</i>	грудная трава
<i>Scorzonera purpurea</i> L.	<i>Scorzonera purpurea</i>	багряная скорцонера
<i>Senecio schwetzwii</i> Korsh.	<i>Senecio Doria</i>	Сенецио Дориа
<i>Serratula cardunculus</i> (Pall.) Schischk.	<i>Cardunculus</i> (= <i>Centaurea cardunculus</i> Pall.)	кардункул
<i>Seseli libanotis</i> (L.) W. D. J. Koch	<i>Athamanta Cervaria</i> , <i>Cervaria</i>	порезная трава
<i>Silaum silaus</i> (L.) Schinz et Thell.	<i>Peucedanum Silaus</i>	дикий укроп
<i>Orites borysthenica</i> (Gruner) Klokov	<i>Cucubalus orites</i>	ягодная мокрица
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	–	Рябина
<i>Spiraea crenata</i> L.	<i>Spiraea crenata</i>	таволга
<i>Stipa pennata</i> L.	<i>Stipa pennata</i>	ковыла
<i>Syrenia cana</i> (Piller et Mitterp.) Simonk.	<i>Cheirantus erysimoides</i>	горький Хейранф
<i>Pyrethrum corymbosum</i> (L.) Scop.	<i>Chrysanthemum corymbiferum</i>	Иванов цвет
<i>Thesium ramosum</i> Hayne	<i>Thesium linophyllum</i>	льняной тефий
<i>Tilia cordata</i> Mill.	–	липа

Окончание табл. 1

1	2	3
<i>Trinia multicaulis</i> (Poir.) Schischk.	<i>Seseli pumilum</i>	малая сеселия
<i>Trollius europaeus</i> L.	<i>Trollius Europaeus</i>	Пригрит
<i>Tulipa biebersteiniana</i> Schult. et Schult. fil.	<i>Tul[ipa] sylvestris</i>	дикие тюльпаны
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	–	илем
<i>Valeriana tuberosa</i> L.	<i>Valeriana bulbosa</i>	луковичная валериана
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	<i>Veratrum</i>	Чемерица белая
<i>Verbascum blattaria</i> L.	<i>Blattaria</i>	степной зверобой
<i>Verbascum phoeniceum</i> L.	<i>Verbascum phoeniceum</i>	царский скипетр
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	<i>Veronica chamaedrys</i>	вероника
<i>Veronica spuria</i> L.	<i>Veronica paniculata</i> , <i>Veronica spuria</i>	вероника
<i>Vicia pisiformis</i> L.	<i>Vicia pisiformis</i>	мышей горох
<i>Viola mirabilis</i> L.	<i>Viola mirabilis</i>	веселые глазки
<i>Vincetoxicum scandens</i> Somm. et Levier	<i>Asclepias nigra</i>	Ластовичной корень

Примечание. * В первом столбце приведено современное латинское название вида, во втором и третьем – латинское и русское названия по первоисточнику. Полу-жирным шрифтом выделены растения, описанные П. С. Палласом впервые для науки.

Рангом рода, без видового эпитета, Паллас обозначил названия следующих растений (в скобках приводятся русскоязычные названия согласно П. С. Палласу): *Agrimonia* (репник, Червечник), *Arenaria* (песчанка), *Astragalus* (Астрагал), *Campanula* (Колокольчики), *Centaurea* (Кентаврия), *Cypripedium* (Кокушкины Сапожки), *Lathyrus* (Лафир), *Melilotus* (Донник), *Phlomis* (медвежье ухо), *Vincetoxicum* (винцетоксик). Также без латинского названия упомянуты «Девясил», «Дикия яблони», «тополь» и «шиповник».

Некоторые палласовские названия не поддаются идентификации. Неясно, например, что понималось им под «Девясилом душистым» (*Inula odorata*) [3, с. 232], «полевой плодовой гвоздикой» (*Dianthus prolifer*) [3, с. 232, 294], «душистым Голком» [3, с. 270], «листвицей» [3, с. 275], «воробьевым семенем» (*Lithospermum frutescens*) [3, с. 282], «крушиной горной» (*Rhamnus Alpinus*) [3, с. 289], «медвежьим ухом» (*Phlomis Nissolii*) [3, с. 280]. С. В. Саксонов высказал предположение [8], что последнее название можно отнести к *Phlomis pungens* Willd., однако смущает несоответствие его характерного местообитания с тем, что описано у Палласа: «на полых мокрых местах находилось много душистой травы». Также неясно, что подразумевалось под «Дракоцефалом Сибирским», который П. С. Палласом приводится дважды под разными латинскими названиями – (*Dragocephalum Sibiricum* и *Dragocephalum nutans*) и «дикий морковью» (*Sium Talearia*), которой «я больше нигде не видал, как только при Кинеле и в верхней части Самары» [3, с. 301] и растущей «по дороге везде».

Дважды П. С. Палласом упоминается ветреница (*Herba venti*) – при описании окрестностей Самары [3, с. 232] и «во всех степях при Кинеле и Самаре» [3, с. 311]. Однако трудно сказать, какое именно растение имелось в виду, поскольку ветреницей он называл и *Anemone sylvestris*, и *Pulsatilla patens*.

Наибольшее количество растений упоминается для окрестностей Самары – 49 видов, в «стране между Кинелем и Соком» – 26, «во всех степях при Кинеле и Самаре» – 17, для Усолья и Караульного бугра и Борской крепости с окрестностями – по 13 видов, для Костычей – 11, Березовки и ее окрестностей – 10.

С территории Среднего Поволжья исследователем впервые для науки были описаны такие виды, как *Rindera tetraspis* Pall. и *Salsola collina* Pall.

Обсуждение

Некоторые данные П. С. Палласа о найденных им видах подлежат проверке в связи с имеющейся сегодня информацией об их распространении. Так, для Винновки указано: «здесь же стояли нарочито высокие деревья Татарского клена и ясени» [3, с. 280]. Позднее для Самарской Луки *Fraxinus excelsior* указан Р. И. Аболиным и В. Н. Сукачевым [5], однако в настоящее время в естественных насаждениях он здесь не встречается. Для с. Винновка имеется любопытное указание о нахождении здесь «Ластовичного корня» (*Vincetoxicum scandens*). В настоящее время ближайшие места произрастания этого растения известны в Саратовском Предволжье [11]. Отмеченный для окрестностей Костычей (совр. г. Октябрьск) «пион» (*Paenonia tenuifolia*) [3, с. 264] в настоящее время не встречается на Самарской Луке, а ближайшая точка его произрастания находится в Радищевском районе Ульяновской области [6].

Целенаправленными экспедиционными исследованиями 2018 г. не выявлено произрастание описанного П. С. Палласом «доктором Риндером примеченного растения» как нового для науки вида *Rindera tetraspis* [3, с. 304] в его типичном месте произрастания – “locus classicus” (окрестности дер. Марковка, Кинель-Черкасский район).

Указание П. С. Палласом на произрастание «Татарской жимолости» (*Lonicera tatarica*) [3, с. 231] и «Кохлеарии арморации» (*Armoracia rusticana*) [3, с. 302] является, вероятно, первым упоминанием чужеродных растений для региона.

Обратим внимание, что помимо дикорастущих растений, в работе П. С. Палласа имеются сведения о составе культивируемых видов. Так, характеризуя благоприятные природные условия Самарского края, исследователь отмечает, что местные жители «поныне еще не старались о произращении других плодов кроме арбузов и стручкового перцу» [3, с. 229]. Косвенные указания на огурцы [3, с. 229] и «капустные семена» [3, с. 230] позволяют предположить, что эти овощи стали вводить в культуру в Среднем Поволжье если не ранее, то примерно уже с XVIII в. В литературе отмечается, что огурцы, как овощная культура, были уже широко распространены в России к XVI в., а арбузы с середины XVII в. выращивались в низовьях Волги [12].

Разумеется, П. С. Палласом были отмечены пшеница и ячмень. Также было записано, что «около Самары начали разводить и яблонные сады, которые около Симбирска и Сызрани производятся с хорошим успехом и прибытком» [3, с. 230] и, позднее, в характеристике Сызрани: «есть хорошие яблонные сады, и вообще в здешнем городе стараются о разведении оных, нежели в иных местах Российской империи» [3, с. 254].

Описывая Черкасскую слободу (совр. с. Кинель-Черкассы), П. С. Паллас отмечает, что население «по большей части старается о табашных садах» и «кроме того сеют они для собственного употребления еще разные огородные овощи, как то арбузы, Турецкое пшено и всякие поварные травы» [3, с. 305, 307]. Таким образом исследователь указывает на выращивание *Nicotiana rustica* L., *Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. et Nakai и *Zea mays* L. Именно кукурузу, или маис, попавшую в Россию во время русско-турецкой войны, первое время называли «турецкой пшеницей» [13, с. 36]. Под «поварными травами» могли подразумеваться укроп, анис и мята, известные в России уже к XIII в. [12].

Особый интерес в качестве самостоятельного предмета для изучения представляют русскоязычные наименования растений, употребляемые во второй половине XVIII в. Для ряда видов П. С. Паллас приводит пояснение к названию. Так, боярская спесь (*Lychnis chalcedonica*) «у здешних крестьян называется кокушкино, или дикое мыло, потому что цветные головки, да и вся трава делает воду мыльною, и может употребляться для мытья рук и белья». Одномесячник (*Pulsatilla patens*) назван так, поскольку «онный цвет бывает виден только в апреле месяце». Ветреницы также имеют название по короткому сроку их цветения и приуроченности к характерным биотопам – полевой одномесячник (*Anemone ranunculoides*), лесной одномесячник (*Anemone altaica*). Овечье рунишко (*Anemone sylvestris*) – «по мягкому, белому и может быть на фабриках в употребление годному ея пуху». Румяницу (*Onosma tinctoria*) «тамошние девки собирают оной коренья, мажут маслом, и употребляют вместо румян: почему у них сия трава румяницею, а у татар кршагъ называется».

П. С. Паллас обращает внимание и на чисто локальные фитонимы, характерные для самарского края – «Шнярда, скерда» (*Crepis sibirica*); *Gypsophila paniculata* «около Ставрополя называют Качим, при Самаре Покатин, при Кинеле Катиполе, при Яике Катун или Покатун»; зверобой (*Hypericum perforatum*) в Черкасской слободе именуется «ножик».

Наблюдая и осмысливая увиденное, П. С. Паллас отмечает связи растений с окружающей средой, характеризует места их произрастания, фиксирует смену характера растительного покрова. Так, в качестве засорителей пашен им отмечаются *Adonis vernalis*, *Barbarea arcuata*, *Bunias orientalis*, *Gypsophila paniculata*, *Silaum silaus*. Там «где степь становится лесистее, там растет» *Galatella villosa*, *Centaurea ruthenica*, *Lithospermum officinale*, *Hieracium virosium*. Для окрестностей с. Борское «на песчаных полях» им указывается целый комплекс с участием псаммофитов – *Jurinea cyanooides*, *Caragana frutex*, *Centaurea sibirica*, *Helichrysum arenarium*, *Euphorbia virgata*, *Astragalus onobrychis*, *Corispermum hyssopifolium*, *Salsola collina*, *Ceratocarpus arenarius*. Отметим, что Паллас мог принять за *Astragalus onobrychis* еще не описанный тогда *A. varius* S. G. Gmel. – именно этот астрагал является характерным видом

песчаных степей. Его описал коллега Палласа по Академическим экспедициям Самуил Готлиб Гмелин из окрестностей села Костенки близ Воронежа в 1770 г. Указание на то, что «от растущего во многих местах Цератокарпа земля казалась серого цвета» [3, с. 312], является свидетельством о перевыпасе, что действительно связано с массовым развитием *Ceratocarpus arenarius* L. Действительно, в описании Черкасской слободы находим: «наипаче держат они много рогатого скота... иные мужики имеют у себя по 20 и 30 лошадей: также овечьи стада многочисленны и некоторые хозяева содержат у себя до четырех сот овец» [3, с. 306].

П. С. Паллас размышляет и о причинах, создавших определенное сочетание растений: «растут разные лесные травы *Galium rubioides*, *Laserpitium trilobum*, *Lilium Martagon*, *Epilobium angustifolium* может быть для того, что дно глинисто и наполнено скрытыми ключами или что страна прежде всего была гораздо лесистее» [3, с. 275], или «которую поросль я видел растущую только на соленых местах *Statice Tatarica*» [3, с. 258].

Рассуждения П. С. Палласа о флористических различиях правого и левого берегов Волги: «Последняя трава находится (*двуцветный бубенчик*. – прим. авторов) во всех кустарниками оброслых местах на западной стороне Волги, а на восточной нигде оной не видно; напротив того на западной стороне никогда не растет малый бубенчик» [3, с. 257] и «луговой шалфей, которого в восточной стороне от Волги больше не видно, напротив того здесь очень много растет с лесным шалфеем» [3, с. 264] – дают право называть его одним из основателей сравнительного метода в изучении флор. К. К. Клаус обратит внимание на эти ботанико-географические особенности лишь 83 годами позднее.

Заключение

Результатом ботанических изысканий П. С. Палласа в Среднем Поволжье является первое в научной литературе указание 163 дикорастущих видов сосудистых растений для флоры региона, выявление их экологической приуроченности и ботанико-географических закономерностей в их распространении. С территории региона исследователем описаны два новых для науки вида – *Rindera tetraspis* Pall. и *Salsola collina* Pall.

В работе П. С. Палласа можно найти сведения о составе сельскохозяйственных культур, возделываемых в Среднем Поволжье во второй половине XVIII в., что до настоящего времени не освещалось в региональной ботанической литературе и подчеркивает актуальность обращения к его сочинению.

Почти все растения, отмеченные П. С. Палласом, известны в современной флоре Среднего Поволжья. Их точная географическая локализация и приуроченность к определенным типам местообитаний представляют основу для выявления динамики растительного покрова, что, на наш взгляд, до настоящего времени не использовано исследователями в должной мере. Не вполне оценен и вклад участников Академических экспедиций при анализе региональных фитонимов, хотя точные и обстоятельные данные об использовании растений местным населением следовало бы признать началом этноботаники в России.

Итоги ботанических исследований Палласом Среднего Поволжья весьма значительны, особенно учитывая относительно небольшой срок его пре-

бывания в этом регионе. В связи с этим приходится лишь удивляться интенсивности исследовательского метода Палласа, суть которого, по его собственному определению, заключается в том, чтобы «благоразумно и тщательно рассуждая, передать нам свое точнейшее наблюдение» [9, с. 110].

Благодарности. Авторы благодарят С. В. Саксонова, В. М. Васюкова и А. Г. Бакиева за обсуждение настоящей работы.

Библиографический список

1. Ломоносов и академические экспедиции XVIII века / авт.-сост.: О. А. Александровская, В. А. Широкова, О. Р. Романова, Н. А. Озерова. – М. : РТСофт, 2011. – 272 с.
2. **Боркин, Л.** Парадокс Палласа / Л. Боркин // Троицкий вариант. – 2016. – № 19 (213). – С. 6, 7.
3. **Паллас, П. С.** Путешествие по разным провинциям Российской империи / П. С. Паллас. – СПб., 1773. – Ч. 1. – 784 с.
4. **Путенихин, В. П.** Ботаник Оренбургской экспедиции И. Г. Гейнцельман – первый исследователь флоры Южного Урала и Самарского Поволжья / В. П. Путенихин // Биозоологическое краеведение: мировые, российские и региональные проблемы : материалы 5-й Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 110-летию со дня рожд. д-ра биол. наук, проф. Л. В. Воржевой и 125-летию со дня рожд. канд. пед. наук, доц. Г. Г. Штехера. – Самара, 2016. – С. 20–34.
5. **Саксонов, С. В.** Путеводитель по Самарской флоре (1851–2011). Флора Волжского бассейна. Т. I / С. В. Саксонов, С. А. Сенатор. – Тольятти : Кассандра, 2012. – 512 с.
6. **Раков, Н. С.** Сосудистые растения Ульяновской области. Флора Волжского бассейна. Т. II / Н. С. Раков, С. В. Саксонов, С. А. Сенатор, В. М. Васюков. – Тольятти : Кассандра, 2014. – 295 с.
7. The International Plant Names Index. – URL: <http://www.ipni.org> (дата обращения: 28.10.2018).
8. **Саксонов, С. В.** История изучения флоры и растительности Самарской Луки (от Палласа до Спрыгина) / С. В. Саксонов // Самарская Лука: Бюл. – 1994. – № 5. – С. 33–80.
9. **Сытин, А. К.** Ботаник Петр Симон Паллас / А. К. Сытин. – М. : Т-во науч. изд. КМК, 2014. – 456 с.
10. Маршруты П. С. Палласа на территории современной Самарской области / А. Г. Бакиев, В. М. Васюков, Р. А. Горелов, Г. В. Дронин, Р. С. Кузнецова, С. В. Саксонов, С. А. Сенатор, А. К. Сытин // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2018. – Т. 27, № 4 (2). – С. 47–55. – DOI 10.24411/2073-1035-2018-10135.
11. **Еленевский, А. Г.** Определитель сосудистых растений Саратовской области / А. Г. Еленевский, Ю. И. Буланый, В. И. Радыгина. – Саратов, 2009. – 248 с.
12. **Шипилов, А. В.** Огородничество и садоводство в России XVIII века / А. В. Шипилов // Известия Воронежского государственного педагогического университета. Сер.: Гуманитарные науки. – 2016. – № 3 (272). – С. 91–95.
13. Словарь русского языка XVIII века. Вып. 12. Лыстец-Молвотворство. – СПб. : Наука, 2001. – С. 36.

References

1. *Lomonosov i akademicheskie ekspeditsii XVIII veka* [Lomonosov and academic expeditions of the XVIII century]. Authors-compilers: O. A. Aleksandrovskaya, V. A. Shirokova, O. R. Romanova, N. A. Ozerova. Moscow: RTSoft, 2011, 272 p.
2. Borkin L. *Troitskiy variant* [Troitskiy variant]. 2016, no. 19 (213), pp. 6, 7.

3. Pallas P. S. *Puteshestvie po raznym provintsiyam Rossiyskoy imperii* [A trip around different provinces of the Russian Empire]. Saint-Petersburg, 1773, part 1, 784 p.
4. Putenikhin V. P. *Bioekologicheskoe kraevedenie: mirovye, rossiyskie i regional'nye problemy: materialy 5-y Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., posvyashch. 110-letiyu so dnya rozhd. d-ra biol. nauk, prof. L. V. Vorzhevoy i 125-letiyu so dnya rozhd. kand. ped. nauk, dots. G. G. Shtekhera* [Biological regional studies: world, Russian and regional problems: proceedings of V International scientific and practical conference devoted to the 110th birthday of doctor of biological sciences, professor L. V. Vorzheva and the 125th birthday of candidate of pedagogical sciences, associate professor G. G. Shtekher]. Samara, 2016, pp. 20–34.
5. Saksonov S. V., Senator S. A. *Putevoditel' po Samarskoy flore (1851–2011). Flora Volzhskogo basseyna. T. I* [Samara's flora guide (1851–2011). Volga basin flora. Vol. 1]. Tolyatti: Kassandra, 2012, 512 p.
6. Rakov N. S., Saksonov S. V., Senator S. A., Vasyukov V. M. *Sosudistye rasteniya Ulyanovskoy oblasti. Flora Volzhskogo basseyna. T. II* [Vascular plants of Ulyanovsk region. Volga basin flora. Vol. 2]. Tolyatti: Kassandra, 2014, 295 p.
7. *The International Plant Names Index*. Available at: <http://www.ipni.org> (accessed Oct. 28, 2018).
8. Saksonov S. V. *Samarskaya Luka: Byul.* [Samaraksaya Luka: bulletin]. 1994, no. 5, pp. 33–80.
9. Sytin A. K. *Botanik Petr Simon Pallas* [Botanist Petr Simon Pallas]. Moscow: T-vo nauch. izd. KMK, 2014, 456 p.
10. Bakiev A. G., Vasyukov V. M., Gorelov R. A., Dronin G. V., Kuznetsova R. S., Saksonov S. V., Senator S. A., Sytin A. K. *Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii* [Samarskaya Luka: problems of regional and global ecology]. 2018, vol. 27, no. 4 (2), pp. 47–55. DOI 10.24411/2073-1035-2018-10135.
11. Elenevskiy A. G., Bulanyy Yu. I., Radygina V. I. *Opredelitel' sosudistykh rasteniy Saratovskoy oblasti* [Identifier of vascular plants of Saratov region]. Saratov, 2009, 248 p.
12. Shipilov A. V. *Izvestiya Voronezhskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. Ser.: Gumanitarnye nauki* [Proceedings of Voronezh State Pedagogical University. Series: Humanities]. 2016, no. 3 (272), pp. 91–95.
13. *Slovar' russkogo yazyka XVIII veka. Вып. 12. L'stets-Molvotvorstvo* [The dictionary of Russian language of the XVIII century. Issue 12. "L'stets-Molvotvorstvo"]. Saint-Petersburg: Nauka, 2001, p. 36.

Сытин Андрей Кириллович

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, отдел «Гербарий высших растений», Ботанический институт имени В. Л. Комарова Российской академии наук (Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2)

E-mail: andrey.syтин.bin@gmail.com

Сенатор Степан Александрович

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, лаборатория проблем фиторазнообразия, Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук (Россия, г. Тольятти, ул. Комзина, 10)

E-mail: stsenator@yandex.ru

Sytin Andrey Kirillovich

Doctor of biological sciences, leading researcher, "Higher plants herbarium" department, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (2 Professora Popova street, Saint-Petersburg, Russia)

Senator Stepan Aleksandrovich

Candidate of biological sciences, senior researcher, laboratory of phytodiversity problems, Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Science (10 Komzina street, Togliatti, Russia)

УДК 58+001.891.32(470.40/.43)

Сытин, А. К.

Вклад П. С. Палласа в ботаническое изучение Среднего Поволжья /
А. К. Сытин, С. А. Сенатор // Известия высших учебных заведений. Поволж-
ский регион. Естественные науки. – 2018. – № 3 (23). – С. 55–69. –
DOI 10.21685/2307-9150-2018-3-4.

УДК 638.111.5+573.6
DOI 10.21685/2307-9150-2018-3-5

Е. Г. Куликова, С. Ю. Ефремова

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОВЫШЕНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕСНОЙ ПАСЕКИ (НА ПРИМЕРЕ ГОСУДАРСТВЕННОЙ ЗАЩИТНОЙ ЛЕСОПОЛОСЫ БЕЛАЯ КАЛИТВА – ПЕНЗА)

Аннотация.

Актуальность и цели. Большая часть древесных пород Государственной защитной лесополосы Белая Калитва – Пенза (на участке Калининск – Широкий Уступ) является пыльценосной. Целью исследований являлась разработка мероприятий по улучшению продуктивности лесной пасеки на территории защитной лесополосы.

Материалы и методы. Исследования проводились в условиях пасечного хозяйства, расположенного на участке государственной защитной лесополосы протяженностью 13,4 км (Россия, Саратовская область, Калининский район, село Широкий Уступ, 51°39' с.ш. и 44°24' в.д.). Для определения медопродуктивности территории лесных насаждений в радиусе продуктивного лета пчелы использовали метод пробных площадей (в 2-кратной повторности). Размер пробных площадей составлял 60×10 м (600 м²) по ширине лесополосы. Медопродуктивность сельскохозяйственных растений рассчитывали, используя данные лесохозяйственного регламента. Степень участия медоносных растений в травостое покосов, лугов и пастбищ проводили методом пробных площадок размером 0,5×0,5 м (0,25 м²) в 5-кратной повторности на каждом из выделенных участков землепользования. Видовой состав медоносных растений, сроки их цветения и продуктивность определяли по справочной литературе.

Результаты. В лесничестве пригодно для пчеловодства 1894 га лесных и нелесных земель. Основным источником медосбора являются земли лесного фонда, представленные Государственной защитной лесополосой, продуктивность которых составляет 57,4 % от общей медопродуктивности. Общий медовой запас пасеки в радиусе продуктивного лета пчел составил 10,89 т, полезного – около 4,36 т. Анализ эффективного использования медоносных ресурсов по сезонам года показал, что в летний период на исследованном участке могут продуктивно работать 68 пчелосемей, в весенний период – 23.

Выводы. Показана возможность улучшения кормовой базы для пчел в весенний период и повышения стабильности суточного взятка пчел в результате посадки белой акации по берегам и дну близлежащего к пасеке необлесенного оврага протяженностью 130 м. Посадка каждого ряда древесных насаждений позволит увеличить пасеку на 4 пчелосемьи.

© 2018 Куликова Е. Г., Ефремова С. Ю. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

Ключевые слова: пчеловодство, государственная защитная лесополоса, медоносы, улучшение кормовой базы пчел, робиния лжеакация.

E. G. Kulikova, S. Yu. Efremova

ENVIRONMENTAL ASPECTS OF INCREASING PRODUCTIVITY OF THE FOREST APIARIES (BY EXAMPLE OF THE STATE PROTECTIVE FOREST BELT BELAYA KALITVA – PENZA)

Abstract.

Background. The most part of tree breeds of the state protective forest belt White Kalitva – Penza on the site Kalininsk – Shirokiy Ustup is pollen. The aim of the research was to develop measures to improve the productivity of the forest apiary on the territory of the protective forest belt.

Materials and methods. The studies were carried out in the conditions of apiary economy, located on the site of the state protective forest belt with a length of 13,4 km (Russia, Saratov region, Kalinin district, village Shirokiy Ustup, 51°39' s.h. and 44°24' v.d.). To determine the honey productivity of the forest area within the radius of productive summer bees used the method of trial areas (2-fold repetition). The size of sample plots was 60×10 m (600 m²) over the width of the shelterbelt. The honey productivity of agricultural plants was calculated using the data of forestry regulations. The degree of participation of melliferous plants in the herbage of meadows, meadows and pastures carried out by the method of sample plots of size 0,5×0,5 m (0,25 m²) in 5-fold replication on each of the allocated portions of land. The species composition of honey plants, their flowering time and productivity were determined by reference literature.

Results. In forestry suitable for beekeeping 1894 hectares of forest and non-forest land. The main source of honey collection is forest lands represented by the state protective forest belt, the productivity of which is 57,4 % of the total honey productivity. Common stock honey apiary in a radius of a productive summer bees totaled 10,89 t, useful – about 4,36 t. Analysis of effective use of the melliferous resources for the seasons of the year showed that in summer in the studied area can work only 68 colonies, in the spring – 23.

Conclusions. The possibility is shown to improve forage for bees in the spring and increase the stability of the daily bribe of bees by landing the white acacia trees on the banks and bottom of the lying near to the apiary neobmenennogo of the ravine with a length of 130 m. The gate of each of a number of tree plantings will increase by 4 apiary bee colonies.

Key words: beekeeping, state protective forest belt, honey plants, improve forage bees, Robinia leachate.

Введение

Развитие пчеловодства и повышение его продуктивности невозможно без научной организации кормовой базы для пчел, которое заключается в обеспечении их не только богатым, но и непрерывным медосбором за счет использования природных и сельскохозяйственных культур. Для продуктивного пчеловодства является необходимым иметь в радиусе 2 км от пасеки достаточного количества цветущих как дикорастущих, так и культурных насаждений с начала весны до осенних холодов. Поэтому изучение эффективных способов повышения продуктивности пасеки является актуальным.

Целью исследований являлась разработка мероприятий по улучшению продуктивности лесной пасеки на территории защитной лесополосы. В задачи исследований входило: проведение учета медоносных ресурсов и времени цветения медоносов Калининского лесничества Саратовской области, определение медового запаса и проведение расчета медового баланса пасеки.

Материалы и методы

Исследования проводили в условиях пасечного хозяйства, расположенного на участке государственной защитной лесополосы протяженностью 13,4 км (Россия, Саратовская область, Калининский район, село Широкий Уступ, 51°39' с.ш. и 44°24' в.д.). Пасека состояла из 30 пчелиных семей Карпатской породы, ульи которых были расположены в один ряд.

Для определения медопродуктивности территории лесных насаждений в радиусе продуктивного лета пчелы использовали метод пробных площадей (в 2-кратной повторности) [2]. Размер пробных площадей составлял 60×10 м (600 м²) по ширине лесополосы. Медопродуктивность сельскохозяйственных растений рассчитывали, используя данные лесохозяйственного регламента [3].

Степень участия медоносных растений в травостое покосов, лугов и пастбищ определяли методом пробных площадок размером 0,5×0,5 м (0,25 м²) в 5-кратной повторности на каждом из выделенных участков землепользования. Видовой состав медоносных растений, сроки их цветения и продуктивность определяли по справочной литературе [4–6].

Результаты и их обсуждение

Для рационального использования и планомерного улучшения медоносной базы нужны сведения о медоносных ресурсах всей территории Калининского лесничества или в окрестностях пасеки. Оценить в медоносном отношении ту или иную местность посредством существующих на сегодняшний день методов можно лишь приблизительно, поскольку выделение растениями нектара зависит от многих факторов, трудно поддающихся учету.

Исследуемая пасека в качестве медоносной базы для пчел использует как покрытые, так и свободные от лесной растительности земли (табл. 1). Анализ данных показал, что в этом качестве пригодно только 1894 га указанных земель, и основными медоносами на них являются древесные растения: липа мелколистная и различные виды ивы и клена.

Кормовой базой для пчел на облесенных территориях служат лесные участки, на которых произрастают медоносные растения древесного, кустарникового или травяно-кустарничкового яруса. Сроки цветения медоносных растений в разные годы, как правило, различаются. Однако по многолетним наблюдениям, начало цветения отдельных медоносов остается более или менее постоянным по времени [2]. Для средней полосы РФ составлен своеобразный календарь цветения медоносных растений, по которому можно рассчитать примерные сроки цветения основных медоносов. Безусловно, погодные условия могут внести в прогноз некоторые изменения, поскольку в жаркую погоду периоды между началом цветения различных медоносов могут сокращаться, холодную – увеличиваться.

Таблица 1

Сведения о категориях земель лесничества, пригодных для пчеловодства

Категория земель	Вид с/х использования	Площадь, га
Лесные земли	пчеловодство	
в том числе покрытые лесной растительностью по породам		
Липа мелколистная (<i>Tilia cordata</i> Mill.)		285,0
Клен татарский (<i>Ácer tatáricum</i>)		45,3
Клен остролистный (<i>Ácer platanoides</i>)		181,2
Ивы древовидные (<i>Salix alba, fragilis, caprea, cinerea, acutifolia, triandra, pentandra</i>)		1343,9
Нелесные земли		
Сенокосы (разнотравье для пчеловодства)		38,5
Итого:		1894

Для правильной организации и использования медоносной базы пчеловодства особое значение имеет оценка медоносного потенциала местности в радиусе продуктивного лета пчел, составляющего 2 км. В нашем исследовании эта территория имела площадь 1256 га, на которой мы проводили учет медоносов по различным категориям земель (рис. 1).



Рис. 1. Расположение исследуемой пасеки в границах защитной лесополосы и выделенный радиус продуктивного лета пчел

Оценка исследуемой местности в радиусе лета пчелы показала, что основная масса древесных насаждений сосредоточена в границах государственной защитной лесополосы, которая состоит из трех отдельных параллельных полос древесной растительности шириной около 60 м. Общая ширина защитной лесополосы при этом составляет 700 м. Большая часть древесных пород лесополосы является только пыльценосами.

В табл. 2 представлен медовый запас пасеки по категориям земель в радиусе 2 км. Основным источником медосбора являются земли лесного фонда, представленные Государственной защитной лесополосой, продуктивность которых составляет 57,4 % от общей медопродуктивности.

Таблица 2
Медовый запас пасеки в радиусе продуктивного лета пчел

Категория земель	Наименование медоноса	Среднее количество медоноса на пробной площади/площадке, шт	Площадь медоноса, га	Средняя медопродуктивность, кг/га	Общая медопродуктивность, т
Лесные земли					
Государственная защитная лесная полоса	Липа мелколистная (<i>Tilia cordata M.</i>)	12	7,2	500	3,6
	Клен татарский (<i>Ácer tatáricum</i>)	4	3,6	110	0,40
	Клен остролистный (<i>Ácer platanoides</i>)	7	5,4	150	0,81
	Ива белая (<i>Salix alba</i>)	14	7,2	130	0,94
	Акация желтая (<i>Caragana arborescenc</i>)	11	7,2	70	0,50
Нелесные земли					
Сенокосы (разнотравье для пчеловодства)	Шалфей луговой (<i>Salvia pratensis</i>)	11,3	2,5	35	0,09
	Одуванчик лекарственный (<i>Taraxacum officinale</i>)	3,1	0,7	40	0,03
	Синяк обыкновенный (<i>Échium vulgáre</i>)	2,2	0,5	650	0,33
	Мордовник круглоголовый (<i>Echinops sphaerocephalus</i>)	1,4	0,3	150	0,05
	Разнотравье	26,7	6,0	195	1,17
Пашня	Подсолнечник обыкновенный (<i>Helianthus argophyllus</i>)	–	10	50	0,5
	Гречиха посевная (<i>Fagopyrum esculentum</i>)	–	9	80	0,72
Сенокосы	Эспарцет обыкновенный (<i>Onobrychis sativa</i>)	–	7	250	1,75
Итого					10,89

Равномерность поступления нектара в течение всего сезона и на период главного медосбора является важной характеристикой для оценки кормовой базы.

Анализ сроков цветения медоносных растений на территории пасеки и прилегающих к ней участках показал, что в мае и июле основными медоносами являются древесные растения. В обычно безвзяточный июньский период основной медосбор идет с эспарцета и разнотравья, включая шалфей луговой. Главный медосбор происходит в июле во время цветения липы, гречихи и подсолнечника (табл. 3).

Таблица 3

Календарь цветения медоносных растений
в радиусе продуктивного лета пчелы

Наименование медоноса	Декады месяцев																	
	апрель			май			июнь			июль			август			сентябрь		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Липа мелколистная (<i>Tilia cordata</i> M.)																		
Клен татарский (<i>Acer tataricum</i>)																		
Клен остролистный (<i>Acer platanoides</i>)																		
Ива белая (<i>Salix alba</i>)																		
Акация желтая (<i>Caragana arborescenc</i>)																		
Шалфей луговой (<i>Salvia pratensis</i>)																		
Одуванчик лекарственный (<i>Taraxacum officinale</i>)																		
Синяк обыкновенный (<i>Échium vulgáre</i>)																		
Мордовник круглоголовый (<i>Echinops sphaerocephalus</i>)																		
Разнотравье																		
Подсолнечник обыкновенный (<i>Helianthus argophyllus</i>)																		
Гречиха посевная (<i>Fagopyrum esculentum</i>)																		
Эспарцет обыкновенный (<i>Onobrychis sativa</i>)																		

По нашим данным, начало главного взятка приходится преимущественно на первую декаду июля, а окончание его – на первую декаду августа. Его продолжительность составляет от 15 до 30 дней.

Неблагоприятные погодные условия, состояние семей, потребление части нектара дикими насекомыми и ряд других причин не позволяют пчелам полностью использовать медовый запас местности. Так, при пониженных температурах воздуха весной пчелы используют медовый запас местности лишь на 30 %, а в более теплое время – до 50 % [1]. Таким образом, полезный медовый запас участка составляет в среднем 4,36 т от общего запаса в 10,89 т.

Принято считать, что в условиях степной зоны пчелиной семье требуется на весеннее развитие около 30 кг меда, на летнюю жизнедеятельность – примерно 35 кг, на осеннюю – 5 кг, а на период зимовки – в среднем 20 кг. В совокупности это составляет около 90 кг меда, которые необходимы каждой пчелиной семье для нормальной жизнедеятельности в течение всего года, учитывая, что в течение жизни пчела делает около 80 вылетов за взятком; в семье за год рождается 150 000 пчел [1, 6] (табл. 4).

Таблица 4

Потребность пчелиной семьи в пищевых ресурсах в течение года

Показатели	Количество, кг	
	меда	перги
Поддержание жизнедеятельности взрослых пчел	24	1,4
Вскармливание личинок	17	13,4
Выделение воска, отстройка сотов	3	0,05
Летная деятельность пчел	21	–
Переработка нектара в мед	25	–
Всего	90	14,85

По справочным данным в данной местности в среднем от одной пчелиной семьи можно получать около 30 кг товарного меда [6]. Тогда на каждую из них должно приходиться 120 кг медовых запасов. Следовательно, на данной пасеке можно содержать 36 пчелиных семей, фактически содержится 30.

Для оценки эффективности использования медоносных ресурсов исследуемой пасеки проанализируем формирующее ее фактическое и нормативное количество пчелиных семей по периодам сезона медосбора.

В летний период могут продуктивно существовать, т.е. не только обеспечивать себя кормом на летний и зимний периоды, но и давать товарный мед, 68 пчелосемей (8,18 т, 120 кг/семью), при выходе 30 кг товарного меда. В этот период имеющиеся ресурсы медовых запасов полностью не используются, так как на пасеке содержится только 30 семей. Однако в весенний период на пасеке можно продуктивно содержать только 23 пчелосемьи (2,71 т, 120 кг/семью), что соответствует фактическому количеству пчелосемей на пасеке.

Улучшить кормовую базу для пчел в этот период можно за счет посадки робинии (лжеакация; белой акации) *Robinia pseudoacacia L.*, что обеспечит стабильный ранневесенний взятки. Белая акация (робиния) является одним из

лучших медоносов юга России. Цветки ее дают много нектара и пыльцы. Цветение продолжительностью 2–3 недели приходится на середину мая. Пчеловоды называют ее южной липой, так как ее медопродуктивность достигает 1000 кг/га. Посадка робинии может дать для пасеки дополнительно до 470 кг полезного запаса меда, что позволит увеличить ранневесенний сбор меда и увеличить количество пчелосемей. Робиния нетребовательна к плодородию почв, устойчива к почвенному засолению и благодаря разветвленной корневой системе успешно противостоит сильным ветрам и засухе. Именно за эти качества белой акации в лесоустроительной инструкции одним из видов особо защитных участков лесов, требующих специальной охраны, являются медоносные территории, включающие приспевающие, спелые и перестойные насаждения с преобладанием *R. pseudoacacia* в радиусе 3 км вокруг постоянных пасек [7].

Кроме перечисленных выше качеств робинии, она может быть использована и в качестве древесных насаждений, закрепляющих эрозионные формы рельефа. На арендованной для пасеки территории землепользования имеется необлесенный растущий овраг, протяженностью 130 м площадью 1 га (рис. 2). Для закрепления склонов и дна этого оврага рекомендуется посадка робинии в три ряда с шагом 2 м между соседними растениями. Для осуществления этого мероприятия потребуется 195 саженцев робинии.



Рис. 2. Расположение пасеки на участке землепользования

Кроме этого, с целью улучшения кормовой базы пчел и продления периода медосбора можно использовать гречиху с посевом в два срока с интервалами в 7–10 дней. Для эффективного медосбора и опыления гречихи используют 2 пчелосемьи на 1 га, для 1 га подсолнечника – 1 семья. Соответственно, для опыления имеющихся в пасечном хозяйстве посевов гречихи (9 га) и подсолнечника (10 га) потребуется 28 семей.

Анализ экономической эффективности рассматриваемых мероприятий показал, что введение в «цветочно-нектарный конвейер» пасеки акации белой

позволит увеличить количество пчелиных семей с 30 до 38, чистая прибыль при этом увеличится на 32 %, уровень рентабельности пасеки повысится с 142,3 до 157,3 %.

Заключение

На основе проведенных исследований по учету медоносных ресурсов пасеки на территории государственной защитной лесополосы и времени цветения медоносов было выявлено, что в летний период могут продуктивно работать 68 пчелосемей, а имеющиеся ресурсы медовых запасов полностью не используются фактическим (30 семей) их количеством. В весенний период на пасеке можно продуктивно содержать только 23 пчелосемьи. Для эффективной организации ранневесеннего стабильного взятка, выхода товарного меда необходимо улучшить кормовую базу путем посадки робинии (*Robinia pseudoacacia L.*).

Библиографический список

1. **Зуева, Е. А.** Пчеловодство : метод. указания к лаб.-практ. занятиям / Е. А. Зуева, А. Н. Кшникаткина. – Пенза : РИО ПГСХА, 2012. – 130 с.
2. **Пономарева, Е. Г.** Медоносные ресурсы и опыление сельскохозяйственных растений / Е. Г. Пономарева. – М. : Агропромиздат, 1986. – 224 с.
3. Лесохозяйственный регламент Калининского лесничества Саратовской области. – Саратов : Волжский институт леса, 2013. – 182 с.
4. **Жилин, В. В.** Методика оценки пасек / В. В. Жилин, А. Г. Маннапов // Пчеловодство. – 2006. – № 4. – С. 40, 41.
5. **Микульский, Н. Н.** Критерии оценки состояния семьи / Н. Н. Микульский // Пчеловодство. – 2007. – № 1. – С. 42–44.
6. **Сесютченков, М. А.** Справочник пчеловода / М. А. Сесютченков. – М. : Лада, 2003. – 352 с.
7. Об утверждении Лесоустроительной инструкции : приказ Минприроды РФ от 6 февраля 2008 г. № 31 // ГАРАНТ.РУ. – URL: www.garant.ru

References

1. Zueva E. A., Kshnikatkina A. N. *Pchelovodstvo: metod. ukazaniya k lab.-prakt. zanyatiyam* [Bee-keeping: instructional ines for laboratory practice]. Penza: RIO PGSKhA, 2012, 130 p.
2. Ponomareva E. G. *Medonosnye resursy i opylenie sel'skokhozyaystvennykh rasteniy* [Honey resources and pollination of agricultural plants]. Moscow: Agropromizdat, 1986, 224 p.
3. *Lesokhozyaystvennyy reglament Kalininskogo lesnichestva Saratovskoy oblasti* [Forest management regulations of Kalininskiy forestry of Saratov region]. Saratov: Volzhskiy institut lesa, 2013, 182 p.
4. Zhilin V. V., Mannapov A. G. *Pchelovodstvo* [Bee-keeping]. 2006, no. 4, pp. 40, 41.
5. Mikul'skiy N. N. *Pchelovodstvo* [Bee-keeping]. 2007, no. 1, pp. 42–44.
6. Sesyutchenkov M. A. *Spravochnik pchelovoda* [Reference book of a bee-keeper]. Moscow: Lada, 2003, 352 p.
7. *Ob utverzhdenii Lesoustroitel'noy instruksii: prikaz Minprirody RF ot 6 fevralya 2008 g. № 31* [On approval of the Forest arrangement instruction: the order of the Ministry of Environment of Russia from February 6th, 2008 № 31]. GARANT.RU. Available at: www.garant.ru

Куликова Евгения Геннадьевна

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

E-mail: kuleg@mail.ru

Kulikova Evgeniya Gennad'evna

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

Ефремова Сания Юнусовна

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

E-mail: s_sharkova@mail.ru

Efremova Saniya Yunusovna

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

УДК 638.111.5+573.6

Куликова, Е. Г.

**Экологические аспекты повышения продуктивности лесной пасеки
(на примере государственной защитной лесополосы Белая Калитва –
Пенза) / Е. Г. Куликова, С. Ю. Ефремова // Известия высших учебных заве-
дений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2018. – № 3 (23). –
С. 70–79. – DOI 10.21685/2307-9150-2018-3-5.**

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ МЕТАПОПУЛЯЦИЙ КРАПЧАТОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS SUSLICUS* GÜLD.) В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА: АНАЛИЗ МАРКЕРОВ яДНК¹

Аннотация.

Актуальность и цели. Фрагментация исторического ареала широко распространенных видов млекопитающих под действием экологических факторов естественной и антропогенной природы в последнее время стала довольно обычным явлением. За последние 40 лет ареал крапчатого суслика в Поволжье сильно изменился. В результате быстрой фрагментации восточная часть ареала крапчатого суслика приобрела метапопуляционную структуру. Целью исследования было изучение генетического полиморфизма метапопуляций крапчатого суслика, обнаруженных в восточной части его ареала, с использованием молекулярно-генетического маркера ядерной ДНК – НОХ b5 и сопоставление полученных результатов с полученными ранее данными.

Материалы и методы. Была исследована генетическая структура 12 популяций крапчатого суслика, обнаруженных на территории Ульяновской области и входящих в состав пяти выделенных ранее метапопуляций. Были использованы специфические для сусликов праймеры, применяемые для амплификации фрагментов гена НОХ b5, и просеквенировано 29 образцов. Генетическая структура метапопуляций описывали по соотношению гаплотипов и генотипов НОХ b5 при использовании результатов ранее проведенных исследований структуры популяций крапчатого суслика по фрагменту гена р53.

Результаты. Анализ нуклеотидных последовательностей (713 пн) фрагмента гена НОХ b5 из 12 географических популяций крапчатого суслика в Ульяновской области показал высокую консервативность последовательностей этого молекулярного маркера ($C = 0,999$). Была выявлена только одна нуклеотидная замена по 173-й позиции – транзиция А–G. Проведенный ML-анализ нуклеотидных последовательностей позволил объединить отдельные географически изолированные точки в две группировки – группу “А” и группу “G” (по имеющемуся нуклеотиду в позиции 173). Полиморфизм изученного ядерного маркера НОХ b5 в границах фрагментированной восточной части ареала крапчатого суслика снижается с юга на север и с востока на запад. Наиболее мономорфны оказались Центральная и Северо-Западная метапопуляции. При этом по этой же линии отмечается и уменьшение доли менее распространенного гаплотипа (G) этого ядерного маркера.

Выводы. Изучение полиморфизма двух ядерных маркеров (НОХ b5 и 6 интрона гена р53) показало, что они достаточно надежно дифференцируют географически изолированные популяции крапчатого суслика. При этом второй из маркеров является более информативным для подобных исследований.

¹ Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках проекта № 16-34-60059 мол_а_дк (С. С. Закс) и проекта № 18-04-00687 а (А. А. Кузьмин, М. Д. Симаков, С. В. Титов).

© 2018 Закс С. С., Кузьмин А. А., Симаков М. Д., Титов С. В. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

По обоим маркерам как по гаплотипам, так и по генотипам не отличаются метапопуляции II (Восточная или Приволжская) и IV (Северная). По всей видимости, эти результаты могут косвенно указывать на однородность населения этих метапопуляций, а также, возможно, только на внешнюю их географическую дифференциацию при внутренней генетической однородности.

Ключевые слова: крапчатый суслик, ядерная ДНК, ген p53, ген HOX b5, Ульяновская область.

S. S. Zaks, A. A. Kuz'min, M. D. Simakov, S. V. Titov

**GENETIC POLYMORPHISM OF METAPOPOPULATIONS
OF THE SPOTTED GROUND SQUIRREL
(*SPERMOPHILUS SUSLICUS* GÜLD.) OF THE EASTERN PART
OF THE AREA: ANALYSIS OF NDNA MARKERS**

Abstract.

Background. In recent years, fragmentation of the historical area of mammal species has become quite common under the influence of environmental factors of natural and anthropogenic nature. Over the last 40 years the habitat of the spotted ground squirrels in the Volga region has change much. The Eastern part of the spotted ground squirrel area acquired metapopulation structure as a result of rapid fragmentation. The aim of the study was to research the genetic polymorphism of populations of the spotted ground squirrel in the Eastern part of the area, according to the study of the variability of a marker of nuclear DNA HOX b5. The results will be compared with the data obtained earlier.

Materials and methods. Genetic structure of 12 local spotted souslik's populations on the territory of Ul'yanovsk Region was studied. These susliks populations are part of the previously identified 5 metapopulations. Specific for ground squirrels primers applicable for gene HOX b5 amplification were used. 29 samples from these populations were sequenced. Populations' genetic structure was described on the ratio of haplotypes and genotypes of HOX b5 using the results of previous studies of the structure of populations of spotted ground squirrel on the fragment gene p53.

Results. Analysis of the nucleotide sequences (713 pn) fragment of the gene HOX b5 of 12 geographical populations of the spotted ground squirrel has shown highly conserved sequence of this molecular marker ($C = 0,999$). Was identified only one nucleotide replacement at position 173 – a transition A–G. Carried out the ML analysis of the nucleotide sequences allowed us to combine the separate geographically isolated point in two groups – group “A” and group “G” (according to the available nucleotide at position 173). The polymorphism of the studied nuclear marker HOX b5 decreases from South to North and from East to West within the boundaries of the fragmented Eastern part of the spotted ground squirrel area. The most monomorphic were Central and North-Western metapopulations. Along the same line, there is a decrease in the proportion of the less common haplotype (G) of this nuclear marker.

Conclusions. The study of polymorphism of two nuclear markers (HOX b5 and 6 intron of p53 gene) showed that these markers reliably differentiate populations of spotted gopher. The second marker is more informative for such studies. Metapopulations II (Eastern or Volga) and IV (Northern) do not differ in both markers by haplotype frequencies and genotype frequencies. These results indicate the homogeneity of the population in these metapopulations. Perhaps their geographical differentiation is only external, internally they are genetically homogeneous.

Key words: Spotted Ground Squirrel, nuclear DNA, gene p53, gene HOX b5, Ul'yanovsk Region.

Фрагментация исторического ареала широко распространенных видов млекопитающих под действием экологических факторов естественной и антропогенной природы в последнее время стала довольно обычным явлением [1]. Особенно часто этот процесс наблюдается у тех из них, которые не обладают высоким репродуктивным потенциалом и не проявляют высокой миграционной активности [2, 3]. К таким видам в полной мере можно отнести крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Güld.). Этот вид сусликов характеризуется низким репродуктивным успехом (в Поволжье число эмбрионов в среднем составляет 7,9 – 5–11, $n = 16$, а в размножении участвует менее 50 % самок) и редкой регистрацией широких перемещений с целью освоения новых мест обитания [4, 5]. За последние 40 лет ареал крапчатого суслика в Поволжье сильно изменился. Быстрая его фрагментация произошла как по причине сокращения общей численности зверьков, так и из-за исчезновения большого числа поселений этого грызуна. В результате такой популяционной динамики восточная часть ареала крапчатого суслика приобрела метапопуляционную структуру [6], а этот вид был включен в Красные книги большинства субъектов Поволжского региона [7–11], а также в Красную книгу Международного союза охраны природы (МСОП) (<http://www.iucnredlist.org/details/20492/0>).

Целью исследования было изучение генетического полиморфизма метапопуляций крапчатого суслика, обнаруженных в восточной части его ареала, с использованием молекулярно-генетического маркера ядерной ДНК – НОХ b5 и сопоставление результатов и полученных ранее данных.

Материалы и методы

Генетический материал для работы был собран в Ульяновской области в ходе проведения полевых работ в период 2014–2018 гг. Исследована генетическая структура 24 популяций крапчатого суслика, обнаруженных на обследованной территории. Аналитическая выборка составила 202 особи (табл. 1).

Таблица 1
Исследованные на аллельное разнообразие фрагмента гена НОХ b5 интрона 6 гена p53 популяции крапчатого суслика в Ульяновской области

Популяция	Адрес поселения	N	
		НОХ b5	p53
1	2	3	4
1. Беловодье	с. Беловодье, Карсунский район, 54°15' с.ш., 46°39' в.д.	–	3
2. Белозерье	с. Белозерье, Карсунский район, 54°16' с.ш., 47°16' в.д.	–	2
3. Бестужевка	с. Бестужевка, Кузоватовский район, 53°44' с.ш., 47°38' в.д.	–	2
4. Волчанка	с. Волчанка, Радищевский район, 53°00' с.ш., 47°10' в.д.	2	3

Окончание табл. 1

1	2	3	4
5. Вязовка	с. Вязовка, Радищевский район, 52°54' с.ш., 48°22' в.д.	2	4
6. Загоскино	с. Загоскино, Майнский район, 53°53' с.ш., 47°38' в.д.	–	2
7. Зыково	с. Зыково, Новоспасский район, 53°04' с.ш., 47°46' в.д.	–	4
8. Красноборск	пос. Красноборск, 53°45' с.ш., 48°02' в.д.	–	5
9. Николаевка	пос. Николаевка, Николаевский район, 53°07' с.ш., 47°19' в.д.	4	38
10. Погорелово	с. Нов. Погорелово, Вешкаймский район, 54°09' с.ш., 46°50' в.д.	–	5
11. Горенки	с. Русские Горенки, Карсунский район, 54°15' с.ш., 46°44' в.д.	–	8
12. Сарым	Ур. Сарым, Теренгульский район, 53°36' с.ш., 48°19' в.д.	1	2
13. Смышляевка	с. Смышляевка, Кузоватовский район, 53°45' с.ш., 47°44' в.д.	5	79
14. Соловчиха	с. Соловчиха, Радищевский район, 52°58' с.ш., 47°48' в.д.	1	2
15. Ярыкла	с. Ст. Ярыкла, Теренгульский район, 53°41' с.ш., 47°58' в.д.	–	2
16. Студенец	ст. Студенец, Кузоватовский район, 53°25' с.ш., 47°58' в.д.	2	2
17. Сухаревка	с. Сухаревка, Майнский район, 53°58' с.ш., 47°47' в.д.	2	3
18. Терешка	с. Сухая Терешка, Николаевский район, 52°59' с.ш., 47°29' в.д.	–	1
19. Тимерсяны	с. Нижние Тимерсяны, Цильнинский район, 54°33' с.ш., 47°48' в.д.	3	10
20. Трубетчина	с. Трубетчина, Кузоватовский район, 53°38' с.ш., 47°52' в.д.	–	7
21. Урено-Карлинское	с. Урено-Карлинское, Карсунский район, 54°15' с.ш., 47°15' в.д.	3	6
22. Кулатка	с. Чув. Кулатка, Старокулатский район, 52°43' с.ш., 47°43' в.д.	–	1
23. Шевченко	пос. Шевченко, Радищевский район, 52°53' с.ш., 48°11' в.д.	2	5
24. Элита	пос. Элита, Сурский район, 54°28' с.ш., 46°51' в.д.	1	6
Всего:		28	202

Молекулярно-генетические исследования проводили на базе лаборатории молекулярной экологии и систематики животных кафедры зоологии и экологии Пензенского государственного университета.

ДНК выделяли из образцов ткани, зафиксированных после биопсии в этаноле (96 %). Предварительно гомогенизовав, небольшие кусочки ткани (около 50 мг) инкубировали в течение 6–12 ч в смеси, включающей 0,5 мл буфера STE, 50 мкл 10 %-го додецилсульфата натрия (SDS) и 17 мкл протеиназы К, при 50 °С с последующей фенольной экстракцией [12].

Полимеразную цепную реакцию (PCR) проводили в 25 мкл реакционной смеси, содержащей 50 мМ Трис-HCl (pH 8,9), 20 мМ сульфата аммония, 20 мкМ ЭДТА, 170 мкг/мл бычьего сывороточного альбумина (BSA), смесь дезоксинуклеозидтрифосфатов (200 мкМ каждого из них), 2 мМ хлористого магния, 0,6 мкМ каждого из праймеров, 0,1–0,2 мкг ДНК и 2 ед. акт. Taq-полимеразы.

В качестве молекулярно-генетического маркера для описания генетической структуры популяций крапчатого суслика был использован фрагмент гена HOX b5, кодирующего гомеодоменные белки, которые являются факторами транскрипции и имеют характерную складчатую структуру, связывающую ДНК [14–16].

В работе были использованы специфические для сусликов праймеры, применяемые для амплификации фрагментов HOX b5: HOX 5D – 5'-agactcctcagatattcccc-3' и HOX 5R – 5'-gaactcctctccagctcca-3'. Реакцию проводили при условиях – 94 °С – 1 мин, 62 °С – 1 мин (отжиг), 72 °С – 3 мин (30 циклов). Впоследствии полученные таким образом PCR-продукты были подвергнуты электрофоретическому исследованию в 6 %-м полиакриламидном геле (ПААГ) с целью качественного подтверждения прохождения реакции для каждого образца. Далее полученные таким образом 28 фрагментов гена HOX b5 из 12 географических популяций крапчатого суслика были секвенированы на генетическом анализаторе ABI 3500 при использовании реактива BigDye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kits.

Генетический анализ полученных последовательностей фрагмента гена HOX b5 был проведен при использовании пакета программ MEGA 7.0.21 [17] и DnaSP 5.10 [18]. Достоверность различий непараметрических показателей оценивалась с помощью теста Стьюдента и χ^2 -теста при использовании пакета программ Statistica for Windows.

Результаты и обсуждение

Анализ нуклеотидных последовательностей (713 пн) фрагмента гена HOX b5 из 12 географических популяций крапчатого суслика в Ульяновской области показал высокую консервативность последовательностей этого молекулярного маркера ($S = 0,999$). Была выявлена только одна нуклеотидная замена по 173-й позиции – транзиция А–G. Таким образом, при изучении генетической структуры ареала крапчатого суслика в Ульяновской области можно ожидать 2-аллельную модель генетической дифференциации его популяций.

С целью выявления по этому маркеру генетических группировок, образованных географическими популяциями крапчатого суслика, был проведен ML-анализ последовательностей фрагментов гена HOX b5 в пакете программ MEGA 7.0.21 с использованием эволюционной модели JC (модель Джукса-Кантора, максимальный логарифм правдоподобия: –1021,5). Выбор эволюционной модели в ML-анализе определяется результатами модель-теста, по ко-

торым по использованному ядерному маркеру для модели JC получены минимальные значения байесового информационного критерия (BIC) – 2632,8.

Уровень изменчивости ядерных фрагментов HOX b5 крапчатого суслика (число нуклеотидных замен) оказался чрезвычайно низким, даже для внутривидового уровня. Он составил в среднем 0,1 %. Проведенный ML-анализ нуклеотидных последовательностей позволил построить кладограмму и объединить отдельные географически изолированные точки в две группировки – группу “А” (в позиции 173 последовательностей присутствует аденин) и группу “G” (в позиции 173 – гуанин) (рис. 1).



Рис. 1. Результаты генетического ML-анализа (модель JC) нуклеотидных последовательностей ($n = 30$) участка яДНК (HOX b5, 713 пн), показывающие генетическую дифференциацию современных популяций крапчатого суслика в восточной части ареала. В узлах – результаты будструп-анализа (1000 реплик), шкала – генетические дистанции между гаплотипами (A и G). Названия популяций приведены рядом с номерами образцов, звездочкой отмечены популяции, в которых выявлен только один гаплотип

Проведенный анализ гаплотипического и нуклеотидного разнообразия проанализированных последовательностей фрагментов гена *HOX b5* в программе DnaSP 5.10 выявил наличие только двух гаплотипов ($h = 2$). При этом гаплотипическое разнообразие (Hd) выборки последовательностей составило 0,491, а нуклеотидное разнообразие (Pi) – 0,00069. В целом, полученные данные подтверждают высказанное выше предположение о низком полиморфизме популяций по этому генетическому маркеру и наличии 2-аллельной модели генетической дифференциации популяций крапчатого суслика в Ульяновской области.

При рассмотрении характера распределения образцов из отдельных географических популяций крапчатого суслика по двум выделенным генетическим группам на кладограмме (см. рис. 1) заметна некоторая генетическая их дифференциация. Так, в популяциях Элита, Урено-Карлинское, Соловчиха, Сухаревка, Журавлевка и Сарым выявлен только гаплотип “А”, а в популяции Шевченко только гаплотип “G”. В остальных проанализированных популяциях (Смышляевка, Чихан-Гора, Студенец, Вязовка, Тимерсяны) отмечается наличие двух этих гаплотипических форм.

При сопоставлении полученных результатов по генетическому полиморфизму популяций крапчатого суслика по ядерному маркеру *HOX b5* с результатами по полиморфизму этих же популяций, но по другому ядерному маркеру 6 интрону гена *p53* [19], при учете метапопуляционного характера структуры восточной части ареала этого вида были получены следующие результаты (табл. 2, рис. 2).

Таблица 2

Гаплотипическая и генотипическая структура метапопуляций крапчатого суслика в Ульяновской области по двум ядерным маркерам – *HOX b5* и 6 интрону гена *p53*

Мета-популяция*	HOX b5					6 интрон гена p53				
	гаплотип		генотип			гаплотип		генотип		
	A	G	AA	AG	GG	S ₁	S ₂	S ₁ S ₁	S ₁ S ₂	S ₂ S ₂
I	14/63	8/37	5/45	4/36	2/19	95/83	20/17	38/65	19/33	1/2
II	5/83	1/17	2/66	1/36	–	31/78	9/22	13/65	5/25	2/10
III	13/93	1/7	6/86	1/14	–	92/55	76/45	23/27	46/55	15/18
IV	10/83	2/17	4/66	2/36	–	29/81	7/19	12/67	5/28	1/5
V	2/100	–	1/100	–	–	33/75	11/25	15/68	3/14	4/18
Всего	44/78	12/22	18/64	8/29	2/7	280/69	123/31	101/50	78/39	23/11

Примечание. *Популяции, входящие в состав метапопуляционных группировок: I – Журавлевка, Вязовка, Зыково, Николаевка, Соловчиха, Сухая Терешка, Чувашская Кулатка, Шевченко; II – Трубетчина, Студенец, Бестужевка, Красноборск, Сарым, Старая Ярыкла; III – Загоскино, Смышляевка, Сухаревка; IV – Белозерье, Урено-Карлинское, Тимерсяны; V – Беловодье, Новое Погорелово, Русские Горенки, Элита.

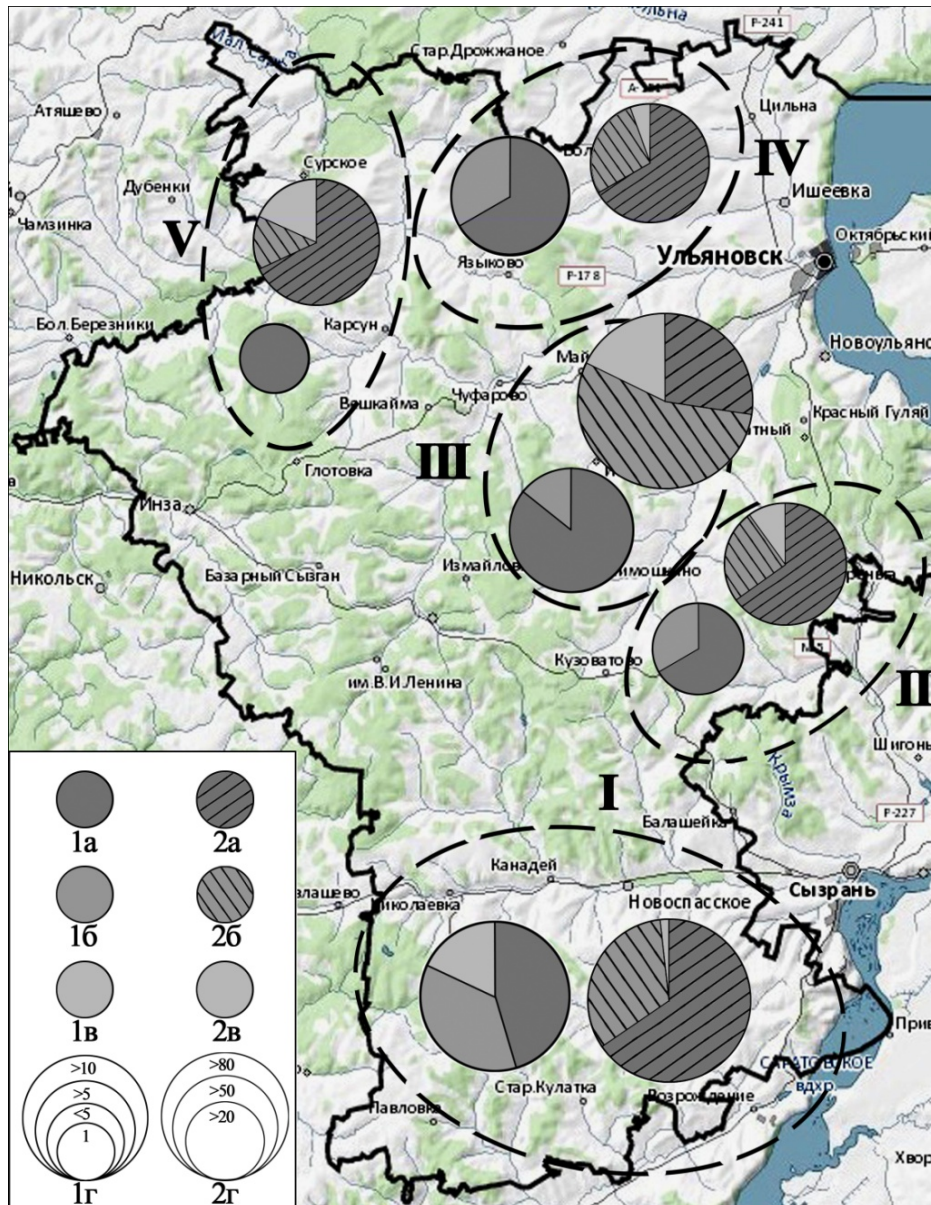


Рис. 2. Распределение генотипов двух ядерных маркеров в метапопуляциях крапчатого суслика в Ульяновской области: NOX b5 (1) – 1а – генотип AA, 1б – генотип AG, 1в – генотип GG, 1г – размер популяционных выборок; интрона 6 гена p53 – 2а – генотип S₁S₁, 2б – генотип S₁S₂, 2в – генотип S₂S₂, 2г – размер метапопуляционных выборок; пунктирной линией показаны границы метапопуляций: I – Южной (Сызранской), II – Восточной (Приволжской), III – Центральной, IV – Северной, V – Северо-Западной (Присурской)

По генотипическому составу суммарные выборки всех метапопуляций по двум ядерным маркерам (NOX b5, $n = 28$ и 6 интрону гена p53, $n = 202$), имеющих 2-аллельную модель полиморфизма, достоверно не отличаются друг от друга (two-side $p = 0,306$). По маркеру NOX b5 соотношение (%) гомо- и гетерозигот составляет 71/29, по маркеру 6 интрон гена p53 – 61/39.

При этом сравнение моделей полиморфизма двух исследуемых ядерных маркеров по частотам гаплотипов и генотипов внутри выделенных пяти метапопуляций (см. рис. 2) показало их достоверные различия по всем парам сравнения ($\chi^2 = 6105,1 \div 20,5$, $df = 1-2$, $p < 0,0001$).

Сравнение показателей полиморфизма маркера НОХ b5 в пяти выделенных метапопуляциях крапчатого суслика показал, что в большинстве пар сравнения (I-II, I-III, I-IV; II-III) отмечаются достоверные различия по соотношению гаплотипов ($\chi^2 = 65,2 \div 4,9$, $df = 1$, $0,027 > p > 0,0001$). Заметно меньше достоверно различающихся пар сравнения (I-II, I-III) отмечается при анализе частот генотипов ($\chi^2 = 13,5 \div 9,2$, $df = 2$, $0,01 > p > 0,001$). По гаплотипам не различаются метапопуляции II и III с метапопуляцией IV ($\chi^2 = 3,0 \div 1,4$, $df = 1$, $0,237 > p > 0,083$), по генотипам – метапопуляция IV с метапопуляциями I, II, III, а также метапопуляции II и III ($\chi^2 = 2,6 \div 1,5$, $df = 2$, $0,472 > p > 0,264$) (табл. 2, рис. 2).

Точно такое же сравнение, но уже показателей полиморфизма маркера 6 интрона гена r53, выявило более высокий уровень дифференциации метапопуляций. Для большинства пар сравнения (I-II, I-III, I-IV, I-V; III-II, III-IV, III-V) по данному ядерному маркеру отмечаются достоверные различия как по соотношению гаплотипов ($\chi^2 = 817,0 \div 14,6$, $df = 1$, $p < 0,0001$), так и по соотношению генотипов ($\chi^2 = 650,9 \div 38,7$, $df = 1$, $p < 0,0001$). При этом, как по гаплотипам, так и по генотипам не различаются метапопуляция V с метапопуляциями II и IV, а также метапопуляции II и IV ($\chi^2 = 4,2 \div 1,1$, $df = 1-2$, $0,582 > p > 0,123$).

Заключение

Таким образом, изучение полиморфизма двух ядерных маркеров (НОХ b5 и 6 интрона гена r53) показало, что они достаточно надежно дифференцируют географически изолированные популяции крапчатого суслика. При этом второй из маркеров является более информативным для подобных исследований. По обоим маркерам как по гаплотипам, так и по генотипам метапопуляции II (Восточная или Приволжская) и IV (Северная) ($\chi^2 = 3,0 \div 1,1$, $df = 1-2$, $0,582 > p > 0,083$) не отличаются друг от друга. Данные результаты указывают на однородность населения этих метапопуляций. Возможно, их географическая дифференциация является только внешней, внутренне они генетически однородны.

В целом, уровень полиморфизма изученного ядерного маркера НОХ b5 в границах фрагментированной восточной части ареала крапчатого суслика снижается с юга на север и с востока на запад. Наиболее мономорфными оказались Центральная и Северо-Западная метапопуляции. По этим же линиям отмечается и уменьшение доли менее распространенного гаплотипа (G) этого ядерного маркера.

Библиографический список

1. **Hanski, I.** A practical model of metapopulation dynamics / I. Hanski // *Journal of Animal Ecology*. – 1994. – Vol. 63. – P. 151–162.
2. **Титов, С. В.** Современное распространение и изменение численности крапчатого суслика в восточной части ареала / С. В. Титов // *Зоологический журнал*. – 2001. – Т. 80, № 2. – С. 230–235.

3. **Закс, С. С.** Современное распространение и биотопические предпочтения крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Güld.) в Среднем Поволжье / С. С. Закс, А. А. Кузьмин, С. В. Титов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2016. – № 3 (15). – С. 47–56. – DOI 10.21685/2307-9150-2016-3-5.
4. **Попов, В. А.** Млекопитающие Волжско-Камского края (насекомоядные, рукокрылые, грызуны) / В. А. Попов. – Казань : Изд-во Казан. фил. АН СССР, 1960. – 468 с.
5. **Титов, С. В.** Популяционные и генетические механизмы межвидовой гибридизации млекопитающих (на примере рода *Spermophilus*) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Титов С. В. – М., 2009. – 48 с.
6. Динамика ареалов и современное состояние поселений наземных белых в правобережных районах Поволжья / С. В. Титов, А. А. Кузьмин, Р. В. Наумов, О. А. Ермаков, С. С. Закс, О. В. Чернышова. – Пенза : Изд-во ПГУ, 2015. – 124 с.
7. Красная книга Пензенской области. Т. 2. Животные – Пенза : Пензенская правда, 2005. – 300 с.
8. Красная книга Саратовской области. Грибы. Лишайники. Растения. Животные / Комитет охраны окружающей среды и природопользования Саратовской области. – Саратов : Изд-во Торгово-промышленной палаты Саратовской области, 2006. – 528 с.
9. Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы). – 2-е изд. – Казань, 2006. – 832 с.
10. Красная книга Ульяновской области / под науч. ред. Е. А. Артемьевой, А. В. Масленникова, М. В. Корепова. – М. : Буки Веди, 2015. – 550 с.
11. Красная книга Чувашской Республики. Т. 1. Ч. 2. Животные. – Чебоксары : ИПК Чувашия, 2011. – 372 с.
12. **Sambrook, J.** Molecular cloning: A laboratory Manual / J. Sambrook, E. F. Fritsch, T. Maniatis. – New York : Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, 1989. – P. 58–64.
13. Изучение гибридизации четырех видов сусликов (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) молекулярно-генетическими методами / О. А. Ермаков, В. Л. Сурин, С. В. Титов, А. Ф. Тагиев, А. В. Лукьяненко, Н. А. Формозов // Генетика. – 2002. – Т. 38, № 7. – С. 950–964.
14. **Gehring, W. J.** The homeobox in perspective / W. J. Gehring // Trends in Biochemical Sciences. – 1992. – Vol. 17, № 8. – P. 277–280. – DOI 10.1016/0968-0004(92)90434-B.
15. **Gehring, W. J.** Exploring the homeobox / W. J. Gehring // Gene. – 1993. – Vol. 135 (1–2). – P. 215–221. – DOI 10.1016/0378-1119(93)90068-E.
16. **Bürglin, T. R.** Homeodomain proteins: an update / T. R. Bürglin, M. Affolter // Chromosoma. – 2015. – № 125 (3). – P. 1–25. – DOI 10.1007/s00412-015-0543-8.
17. Estimating Divergence Times in Large Molecular Phylogenies / K. Tamura, F. U. Battistuzzi, P. Billings-Ross, O. Murillo, A. Filipinski, S. Kumar // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2012. – № 109. – P. 19 333–19 338.
18. **Librado, P.** DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data / P. Librado, J. Rozas // Bioinformatics. – 2009. – № 25. – P. 1451–1452.
19. **Закс, С. С.** Генетическая структура популяций крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Güld.) в Среднем Поволжье по данным анализа яДНК / С. С. Закс, А. А. Кузьмин, С. В. Титов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2016. – № 4 (16). – С. 3–13. – DOI 10.21685/2307-9150-2016-4-1.

References

1. Hanski I. *Journal of Animal Ecology*. 1994, vol. 63, pp. 151–162.
2. Titov S. V. *Zoologicheskij zhurnal* [Zoological journal]. 2001, vol. 80, no. 2, pp. 230–235.

3. Zaks S. S., Kuz'min A. A., Titov S. V. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki* [University proceedings. Volga region. Natural sciences]. 2016, no. 3 (15), pp. 47–56. DOI 10.21685/2307-9150-2016-3-5.
4. Popov V. A. *Mlekopitayushchie Volzhsko-Kamskogo kraya (nasekomoyadnye, rukokrylye, gryzuny)* [Mammals of Volga-Kama region (insects, cheiroptera, rodents)]. Kazan: Izd-vo Kazan. fil. AN SSSR, 1960, 468 p.
5. Titov S. V. *Populyatsionnye i geneticheskie mekhanizmy mezhvidovoy gibridizatsii mlekopitayushchikh (na primere roda Spermophilus): avtoref. dis. d-ra biol. nauk* [Population and genetic mechanisms of interspecies hybridization of mammals (by the example of Spermophilus genus): author's abstract of dissertation to apply for the degree of the doctor of biological sciences]. Moscow, 2009, 48 p.
6. Titov S. V., Kuz'min A. A., Naumov R. V., Ermakov O. A., Zaks S. S., Chernyshova O. V. *Dinamika arealov i sovremennoe sostoyanie poseleniy nazemnykh belich'ikh v pravoberezhnykh rayonakh Povolzh'ya* [Habitat dynamics and the modern condition of settlements of ground squirrels in the right-bank areas of Volga region]. Penza: Izd-vo PGU, 2015, 124 p.
7. *Krasnaya kniga Penzenskoy oblasti. T. 2. Zivotnye* [The Red Book of Penza region. Vol. 2. Animals]. Penza: Penzenskaya pravda, 2005, 300 p.
8. *Krasnaya kniga Saratovskoy oblasti. Griby. Lishayniki. Rasteniya. Zivotnye* [The Red Book of Saratov region. Fungi. Lichens. Plants. Animals]. Committee of environmental protection and nature management of Saratov region. Saratov: Izd-vo Torgovo-promyshlennoy palaty Saratovskoy oblasti, 2006, 528 p.
9. *Krasnaya kniga Respubliki Tatarstan (zivotnye, rasteniya, griby)* [The Red Book of the Republic of Tatarstan (animals, plants, fungi)]. 2nd ed. Kazan, 2006, 832 p.
10. *Krasnaya kniga Ulyanovskoy oblasti* [The Red Book of Ulyanovsk region]. Eds. E. A. Artem'eva, A. V. Maslennikov, M. V. Korepov. Moscow: Buki Vedi, 2015, 550 p.
11. *Krasnaya kniga Chuvashskoy Respubliki. T. 1. Ch. 2. Zivotnye* [The Red Book of the Republic of Chuvashia. Vol. 1. Part 2. Animals]. Cheboksary: IPK Chuvashiya, 2011, 372 p.
12. Sambrook J., Fritsch E. F., Maniatis T. *Molecular cloning: A laboratory Manual*. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, 1989, pp. 58–64.
13. Ermakov O. A., Surin V. L., Titov S. V., Tagiev A. F., Luk'yanenko A. V., Formozov N. A. *Genetika* [Genetics]. 2002, vol. 38, no. 7, pp. 950–964.
14. Gehring W. J. *Trends in Biochemical Sciences*. 1992, vol. 17, no. 8, pp. 277–280. DOI 10.1016/0968-0004(92)90434-B.
15. Gehring W. J. *Gene*. 1993, vol. 135 (1–2), pp. 215–221. DOI 10.1016/0378-1119(93)90068-E.
16. Bürglin T. R., Affolter M. *Chromosoma*. 2015, no. 125 (3), pp. 1–25. DOI 10.1007/s00412-015-0543-8.
17. Tamura K., Battistuzzi F. U., Billing-Ross P., Murillo O., Filipski A., Kumar S. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012, no. 109, pp. 19 333–19 338.
18. Librado P., Rozas J. *Bioinformatics*. 2009, no. 25, pp. 1451–1452.
19. Zaks S. S., Kuz'min A. A., Titov S. V. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki* [University proceedings. Volga region. Natural sciences]. 2016, no. 4 (16), pp. 3–13. DOI 10.21685/2307-9150-2016-4-1.

Закс Светлана Сергеевна

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Научно-учебная лаборатория молекулярной экологии и систематики животных, Пензенский государственный университет (Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)

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

Zaks Svetlana Sergeevna

Candidate of biological sciences, senior researcher, scientific and educational laboratory of molecular ecology and systematics of animals, Penza State University (40 Krasnaya street, Penza, Russia)

Кузьмин Антон Алексеевич

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

E-mail: kuzmin-puh@yandex.com

Симаков Максим Дмитриевич

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

E-mail: maksimakov@bk.ru

Титов Сергей Витальевич

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

E-mail: svtitov@yandex.ru

Kuz'min Anton Alekseevich

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

Simakov Maksim Dmitrievich

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

Titov Sergey Vital'evich

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

УДК 591.557:599.322.2

Закс, С. С.

Генетический полиморфизм метапопуляций крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Güld.) в восточной части ареала: анализ маркеров яДНК / С. С. Закс, А. А. Кузьмин, М. Д. Симаков, С. В. Титов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2018. – № 3 (23). – С. 80–91. – DOI 10.21685/2307-9150-2018-3-6.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ДИНАМИКА ПРИСУРСКОЙ ДУБРАВЫ¹

Аннотация.

Актуальность и цели. Мониторинговые исследования пространственной структуры на постоянных площадях позволяют на основе анализа наблюдать динамику изменений ценозов, а также прогнозировать их развитие.

Материалы и методы. С 1993 г. на постоянной площади размером 1 га проводятся мониторинговые исследования флористического состава, популяционной и пространственной структур древесной и травянистой растительности.

Результаты. В результате мониторинговых исследований за 25-летний период на территории памятника природы «Присурская дубрава» составлены три карты (примерно через 10 лет) мозаичности растительного покрова.

Выводы. Сообщество сохранило свойственную ему мелкомасштабную мозаику. Однако произошло существенное увеличение доли малых прорывов полога, связанное с выпадом значительного числа средне- и старовозрастных деревьев нормальной и пониженной жизнеспособности, формирующих в прошлом средние и большие по размеру окна.

Ключевые слова: пойменная дубрава, мозаичность, мониторинговые исследования.

N. A. Leonova, M. M. Krupenina

SPATIAL DYNAMICS OF PRISURSKY OAK GROVE

Abstract.

Background. Monitoring researches of spatial structure on constant squares allow to observe dynamics of changes of cenoz on the basis of the analysis and also to predict their development.

Materials and methods. Since 1993, monitoring of the floristic composition, population and spatial structures of woody and herbaceous vegetation has been carried out on a constant area of 1 ha.

Results. As a result of monitoring studies over a 25-year period, 3 maps (of approximately 10 years) of the mosaic pattern of vegetation cover were compiled on the territory of the Prisurskaya Dubrava nature monument.

Conclusions. The community has retained its inherent small-scale mosaic. However, there has been a significant increase in the proportion of small canopy breaks associated with the outbreak of a significant number of medium and old growth trees of normal and reduced vitality, which in the past have formed medium and large gap-mosaic.

Key words: floodplain oak, gap-mosaic, monitoring studies.

¹ Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-04-00395.

© 2018 Леонова Н. А., Крупенина М. М. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

Введение

Мониторинговые исследования пространственной структуры фитоценозов на постоянных площадях позволяют на основе анализа наблюдать динамику изменений ценозов, а также прогнозировать их развитие.

Мониторинговые исследования являются наиболее актуальными в малонарушенных сообществах, сохранивших разномасштабную и разновозрастную структуры, так как служат необходимой основой для решения ряда теоретических вопросов синэкологии и прикладных проблем сохранения биоразнообразия.

Методы исследований

Памятник природы «Присурская дубрава» расположен в правобережье р. Суры между старым и новым руслом. До 1979 г. (строительство плотины) эта территория ежегодно подтоплялась на длительное время. Микрорельеф представляет собой чередование грив, межгривных понижений и различных бессточных понижений.

На территории памятника природы в 1993 г. была заложена постоянная площадь размером 1 га, на которой с момента закладки до настоящего времени проводятся мониторинговые исследования флористического состава, популяционной и пространственной структур древесной и травянистой растительности по общепринятым методикам [1, 2].

Пространственная организация в работе оценивается по результатам подробных картирований массива. Степень выраженности возрастной мозаичности устанавливали путем наложения абсолютного возраста деревьев на карту их размещения с последующим объединением группы деревьев одного класса возраста в одно пятно, которое соответствует элементу мозаики сообщества – окну, начало формирования которого совпадало с прорывом полога верхнего яруса. Под термином «окно» мы принимаем как прорыв в пологе верхнего яруса, так и территорию, которая заселяется одновозрастными микрогруппировками деревьев одного или разных видов.

В результате 25-летних мониторинговых исследований на территории памятника природы «Присурская дубрава» было проведено три картирования и составлены карты мозаичности растительного покрова.

Результаты и обсуждение

За двадцатипятилетний период мониторинга пространственной структуры сообщество сохранило разномасштабную и разновозрастную структуру (рис. 1, 2, 3).

В ценозе отмечены «окна» практически всех классов возраста (от самых молодых (0–10 лет) до 220–240-летних) и разного размера: от маленьких (площадью до 200 м²) до больших (свыше 600 м²).

Детальный анализ соотношения «окон» разных размеров в пределах исследованного сообщества показал, что в 2018 г. произошло существенное увеличение доли прорывов полога малых размеров по сравнению с 1993 и 2003 гг. (табл. 1).

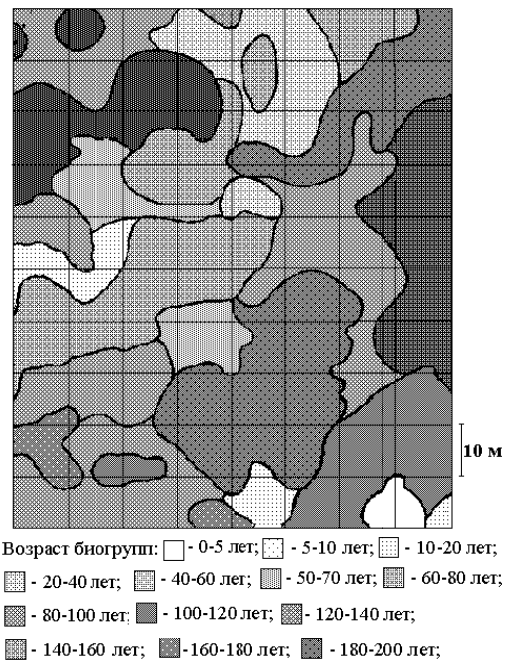


Рис. 1. Карта мозаичности Присурской дубравы (1993 г.) по [3]

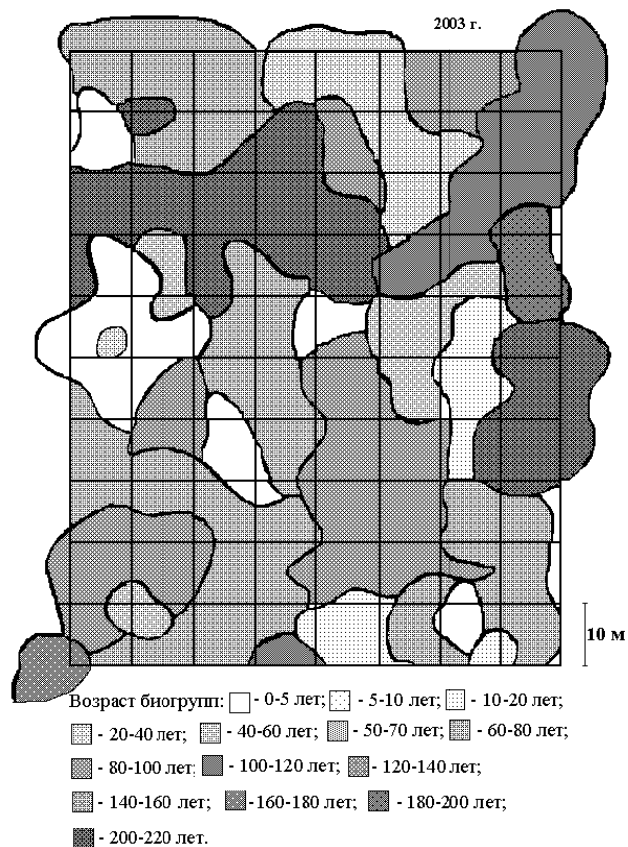


Рис. 2. Карта мозаичности Присурской дубравы (2003 г.) по [4]

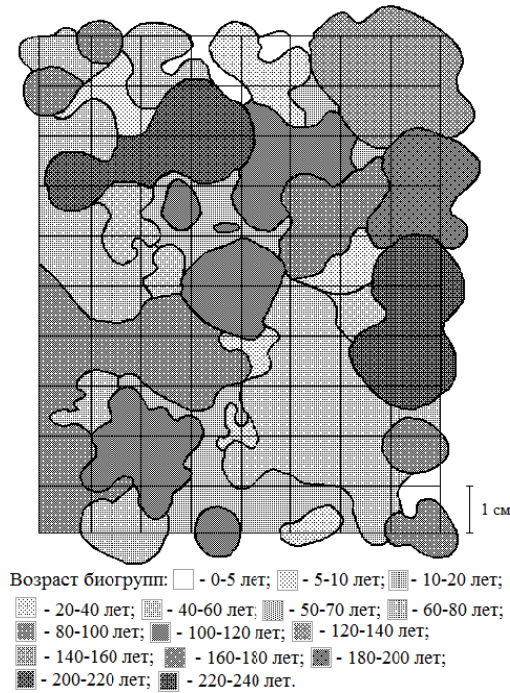


Рис. 3. Карта мозаичности Присурской дубравы (2018 г.)

Таблица 1

Процентное соотношение «окон» разных размеров по годам исследования

Размеры	1993 г., %	2003 г., %	2018 г., %
Большие (свыше 600 м ²)	11,5	13,3	7,9
Средние (от 200 до 600 м ²)	34,6	37	29
Маленькие (до 200 м ²)	53,9	49,7	63,1

Такое изменение связано с выпадом значительного числа средне- и старовозрастных деревьев дуба черешчатого и незначительного числа вязов голого и гладкого нормальной и пониженной жизненности, формирующих в прошлом средние и большие по размеру «окна». В настоящее время сохранившиеся единичные деревья отмеченных видов образуют только семь «окон» маленького размера площадью до 100 м² (22,3 % от всей площади).

Прогноз дальнейшего укрупнения размерных элементов мозаики растительного сообщества, наблюдаемый с 1993 по 2003 г. [5, 6], не подтверждается. Очевидно, это объясняется несколькими причинами. Прежде всего это связано с дальнейшим выпадением наиболее крупных деревьев, формирующих крупномасштабную мозаику, на фоне продолжающегося изменением режима поёмности. В 1993 г. для дубравы был характерен средний уровень поёмности и постоянное повышенное увлажнение в течение всего вегетационного сезона. В 2003 г. уровень грунтовых вод опустился в среднем на 60–80 см (с 50–80 см в 1993 г. до 100 см и глубже в 2003 г.). В 2017–2018 гг. грунтовые воды на глубине более 110 см нами не были отмечены. В резуль-

тате таких изменений произошли смена режима увлажнения (с постоянного на переменный) и осушение верхних слоев почвы. Это в свою очередь привело к резкому увеличению численности деревьев клена остролистного и липы сердцевидной, формирующих мелко- и среднеразмерную мозаику прорывов.

Ориентация «окон» по сторонам света практически не изменилась: по-прежнему доминируют прорывы, ориентированные с востока на запад и с севера на юг, что объясняется направлением господствующих ветров.

Подробный анализ «окон» разного возраста и размера показал, что в сообществе формируются мало- и поливидовые микрогруппировки.

Заключение

Присурская дубрава представляет собой уникальный фитоценоз с ярко выраженной разновозрастной и разномасштабной мозаикой. За 25-летний период размеры прорывов древесного полога изменились незначительно. Сообщество сохранило свойственную ему мелкомасштабную мозаику. Однако произошло существенное увеличение доли малых «окон», связанное с выпадом значительного числа средне- и старовозрастных деревьев нормальной и пониженной жизнестойкости, формирующих в прошлом средние и большие по размеру окна. Снижение уровня грунтовых вод и степени затопления дубравы весенними талыми водами повлияло на развитие подроста и взрослых растений с поверхностной корневой системой, а также привело к укреплению в сообществе липы сердцевидной и клена остролистного, видов, не выносящих длительного подтопления. В итоге этих изменений в изученном сообществе формируются «окна», образованные либо одним или реже двумя видами деревьев, или поливидовые элементы мозаики.

Библиографический список

1. **Миркин, Б. М.** Методические указания для практикума по классификации растительности методом Браун-Бланке / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Солонешч. – Уфа, 1989. – 37 с.
2. **Миркин, Б. М.** Список и диагностические критерии высших единиц эколого-флористической классификации растительности СССР / Б. М. Миркин, А. И. Солонешч, А. Р. Ишбирдин, Л. М. Алимбекова. – М., 1989. – 46 с.
3. Восточноевропейские широколиственные леса. – М. : Наука, 1994. – 364 с.
4. **Леонова, Н. А.** Структура ценопуляций *Ulmus glabra* и *Ulmus laevis* в плакорных и пойменных лесах центральной России : дис. ... канд. биол. наук / Леонова Н. А. – М., 1999. – 21 с.
5. **Леонова, Н. А.** Десятилетний мониторинг древесной растительности Присурской дубравы / Н. А. Леонова // Актуальные вопросы ботаники и физиологии растений : материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рожд. проф. В. Н. Ржавитина. – Саранск : Изд-во Мордов. ун-та, 2004. – С. 135–137.
6. **Леонова, Н. А.** Динамика растительности Присурской дубравы за 10-летний период / Н. А. Леонова // Принципы и способы сохранения биоразнообразия : сб. материалов II Всерос. науч. конф. – Йошкар-Ола, 2006. – С. 196, 197.

References

1. Mirkin B. M., Naumova L. G., Solomeshch A. I. *Metodicheskie ukazaniya dlya praktikumy po klassifikatsii rastitel'nosti metodom Braun-Blanke* [Instructional lines for practical studies of vegetation classification by the Braun-Blanquet method]. Ufa, 1989, 37 p.
2. Mirkin B. M., Solomeshch A. I., Ishbirdin A. R., Alimbekova L. M. *Spisok i diagnosticheskie kriterii vysshikh edinits ekologo-floristicheskoy klassifikatsii rastitel'nosti SSSR*

- [The list and diagnostic criteria of top positions of the ecological floristic classification of vegetation of the USSR]. Moscow, 1989, 46 p.
3. *Vostochnoevropейskie shirokolistvennye lesa* [East-European broad-leaved forests]. Moscow: Nauka, 1994, 364 p.
 4. Leonova N. A. *Struktura tsenopulyatsiy Ulmus glabra i Ulmus laevis v plakornykh i poymennykh lesakh tsentral'noy Rossii: dis. kand. biol. nauk* [The structure of *Ulmus glabra* and *Ulmus laevis* coenopopulations in flood-plain forests of central Russia: dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Moscow, 1999, 21 p.
 5. Leonova N. A. *Aktual'nye voprosy botaniki i fiziologii rasteniy: materialy Mezhdunar. nauch. konf., posvyashch. 100-letiyu so dnya rozhd. prof. V. N. Rzhavitina* [Topical problems of botany and plant physiology: proceedings of an International scientific and practical conference devoted to the 100th birthday of professor V. N. Rzhavitin]. Saransk: Izd-vo Mordov. un-ta, 2004, pp. 135–137.
 6. Leonova N. A. *Printsipy i sposoby sokhraneniya bioraznoobraziya: sb. materialov II Vseros. nauch. konf.* [Principles and methods of biodiversity preservation: proceedings of II All-Russian scientific conference]. Yoshkar-Ola, 2006, pp. 196, 197.

Леонова Наталья Алексеевна

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра общей биологии и биохимии,
Пензенский государственный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Красная, 40)

E-mail: na_leonova@mail.ru

Leonova Natal'ya Alekseevna

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of general
biology and biochemistry, Penza State
University (40 Krasnaya street, Penza,
Russia)

Крупенина Мария Михайловна

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

E-mail: na_leonova@mail.ru

Krupenina Mariya Mikhaylovna

Master's degree student, Penza State
University (40 Krasnaya street, Penza,
Russia)

УДК 581.55

Леонова, Н. А.

Пространственная динамика Присурской дубравы / Н. А. Леонова, М. М. Крупенина // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2018. – № 3 (23). – С. 92–97. – DOI 10.21685/2307-9150-2018-3-7.

УДК 612.172.2:612.2

DOI 10.21685/2307-9150-2018-3-8

Д. А. Димитриев, Н. М. Ремизова, А. Д. Димитриев

ВЛИЯНИЕ ДЫХАНИЯ С ЗАДАННОЙ ЧАСТОТОЙ НА РЕЗУЛЬТАТЫ АНАЛИЗА РЕКУРРЕНТНОЙ ДИАГРАММЫ РИТМА СЕРДЦА

Аннотация.

Актуальность и цели. Рекуррентность является важной особенностью функционирования физиологических систем и графически представляется, как правило, в виде рекуррентной диаграммы (РД). Целью данного исследования является оценка влияния дыхания с навязанной частотой на количественные показатели РД variability ритма сердца (ВСР) у молодых здоровых женщин.

Материалы и методы. В исследовании принимали участие 29 молодых здоровых женщин в возрасте $20,4 \pm 0,2$ года (от 19 до 24 лет). Участники исследования дышали спонтанно и, следуя заданному ритму, в течение 5 мин на каждой из 5 частот: 6,5; 6; 5,5; 5 и 4,5 дыханий в минуту. Посредством записи ритма сердца были получены 5-минутные ритмограммы для каждого режима дыхания. Анализ ВСР осуществлялся с использованием стандартных линейных показателей временной и частотной области, а также посредством анализа рекуррентных диаграмм.

Результаты. При дыхании с навязанной частотой наблюдалось существенное повышение линейных индексов *SDNN* и *LF*. Дыхание с фиксированной частотой вызвало значительное повышение количественных показателей РД *REC*, *DET*, I_{mean} , I_{max} , *ShanEn*, что указывает на то, что динамика ритма сердца при дыхании с навязанной частотой существенно отличается от таковой при свободном дыхании и предполагает снижение степени сложности функционирования вегетативной системы при регуляции ритма сердца.

Выводы. Показатели, вычисляемые в ходе количественного анализа рекуррентной диаграммы, чувствительны к изменению режима дыхания, и их можно использовать для оценки взаимодействия между сердечно-сосудистой системой и дыханием. Наблюдаемое снижение сложности ВСР является следствием повышенной регулярности динамики ритма сердца при дыхании с навязанной частотой. Таким образом, анализ РД может дать дополнительную информацию о динамике регуляции ритма сердца.

Ключевые слова: дыхательная аритмия, variability ритма сердца, рекуррентный анализ.

© 2018 Димитриев Д. А., Ремизова Н. М., Димитриев А. Д. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

D. A. Dimitriev, N. M. Remizova, A. D. Dimitriev

THE EFFECT OF PACED BREATHING ON RECURRENCE QUANTIFICATION ANALYSIS OF HEART RATE

Abstract.

Background. Recurrence is an essential feature of many physiological systems and recurrence plot (RP) is a graphical representation of such recurrences. The aim of this study is to assess the effects of paced breathing on RP measures of heart rate variability (HRV) in healthy young females.

Materials and methods. We investigated 29 young healthy females aged $20,4 \pm 0,2$ years (range: 19–24 years). Participants breathed spontaneously and following the respiratory pacer for 5 min at each of 5 frequencies: 6,5; 6; 5,5; 5; 4,5 breaths/min. Five-minute heart rate variability time series were obtained during spontaneous and paced breathing from each participant. HRV was analyzed using standard linear time and frequency domain analysis and recurrence plot analysis.

Results. Linear indexes (*SDNN*, *LF*) were significantly increased during paced breathing. Paced breathing causes significant increase of RP measures *REC*, *DET*, l_{mean} , l_{max} , *ShanEn*. Recurrence indexes showed that the heart rate dynamics during paced breathing are different from free breathing, suggesting loss of complexity of heart rate autonomic regulation system.

Conclusions. Recurrence quantification analysis of HRV is sensitive to paced breath and might therefore be suited to assess interactions between cardiovascular system and respiration. The loss of HRV complexity might reflect an increased regularity of HR oscillations caused by paced breathing. Thus, RP has potential to provide supplementary information about the dynamics in heart rate regulation.

Key words: respiratory sinus arrhythmia, heart rate variability, recurrence quantification analysis.

Вариабельность сердечного ритма представляет собой сложный сигнал, формирование которого происходит в результате взаимодействия большой группы физиологических осцилляторов (вегетативные ганглии, гипоталамус, кора конечного мозга, ядра среднего мозга), динамические свойства которых проявляются в изменении уровня активности симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы и, соответственно, их влияния на синусовый узел [1]. Наряду с этим имеются данные, свидетельствующие о том, что даже упрощенная модель регуляции сердечного ритма позволяет сделать вывод: на уровне синусового узла происходит суммация влияния осцилляторов и взаимодействующих с ними факторов (физическая нагрузка, умственное напряжение, циркуляция крови, артериальное давление, гормональные эффекты, индивидуальные физиологические, антропометрические и психологические особенности) [2]. Кроме этого, для регуляции ритма сердца характерно наличие обратных связей, например, барорефлекса. Из всего этого следует, что в результате такой сложной суммации факторов активность синусового узла приобретает нелинейные свойства, которые практически невозможно оценить, используя лишь простые, линейные методы анализа variability сердечного ритма (методы временной и частотной области) [1].

Одной из важнейших методических проблем, возникающих при анализе variability сердечного ритма (BCP) посредством нелинейных методов, являются требования о наличии достаточно продолжительных и стацио-

нарных временных рядов с низким уровнем шума [3]. Обычный ряд интервалов RR , используемый для анализа ритма сердца, зачастую не соответствует этим требованиям.

Наиболее перспективным методом нелинейного анализа, учитывающим все особенности временного ряда кардиоинтервалов, является рекуррентный анализ [4]. Это следует из современных данных о том, что для физиологических сигналов характерно ярко выраженное рекуррентное поведение, которое проявляется в виде периодичности или иррегулярной цикличности [5]. В этой связи представляется важным обратиться к теореме Пуанкаре, описывающей рекуррентные системы, суть которой сводится к тому, что даже самые малые возмущения в сложной динамической системе приводят к существенному изменению ее состояния, но система при этом стремится к своему исходному состоянию [6]. В 1987 г. Экман и соавторы [7] предложили метод исследования рекуррентных свойств динамических систем посредством построения матрицы на основе соответствующего фазового пространства с параметрами m и τ .

Применительно к кардиоинтервалам (RR) он основывается на представлении их ряда в виде векторов u_j :

$$u_j = (RR_j, RR_{j+\tau}, \dots, RR_{j+(m-1)\tau}), j = 1, 2, \dots, N - (m-1)\tau,$$

где m – размерность вложения; τ – временная задержка. Таким образом, вектор u_j представляет траекторию временного ряда интервалов RR в m -мерном пространстве.

Рекуррентная диаграмма строится на основе симметричной матрицы

$$[N - (m-1)\tau] \times [N - (m-1)\tau],$$

элементы которой задаются формулой

$$R_{ij}^{m, \varepsilon_i} = \theta(\varepsilon_i - \|u_j - \mu_i\|), ij = 1, 2, \dots, N,$$

где N – число состояний; ε – заранее установленное пороговое значение (размер окрестности точки x в момент i); $\|\cdot\|$ – норма (чаще всего, Евклидова); θ – функция Хэвисайда, которая принимает значения 1, если дистанция между двумя состояниями меньше ε (т.е. состояния не отличаются друг от друга существенным образом) и 0, если состояния различны.

Вычисление значений θ дает матрицу из нулей и единиц, размером $N \times N$. Затем на основе этой матрицы строится диаграмма, на которой темными (черными) точками обозначаются единицы. Анализ рекуррентной диаграммы (РД) позволяет судить о характере процессов, протекающих в динамических системах. При этом точки на РД образуют структуры, которые используются для проведения количественного анализа РД.

Важнейшим из осцилляторов, оказывающих наибольшее влияние на функционирование сердечно-сосудистой системы и вариабельности сердечного ритма, является дыхание [8, 9]. Процессы вдоха и выдоха сопровождаются ускорением и замедлением ритма сердца, что позволяет оптимизировать и синхронизировать кровоток по малому кругу с дыхательным циклом [10]. Традиционно данный феномен, получивший название «респираторная синусовая аритмия» (РСА), изучается с помощью показателей спектрального ана-

лиза. Хотя нелинейные свойства ВСР хорошо известно, исследования РСА посредством РД не проводились.

Целью работы является исследование влияния различных режимов дыхания на линейные показатели ВСР и нелинейную динамику ритма сердца, оцененную посредством анализа рекуррентной диаграммы.

Методика исследования

Исследуемая группа включала в себя 29 здоровых молодых женщин без вредных привычек. Средний возраст участников исследования составил $21,01 \pm 0,14$ года (от 19 до 24). В группу были отобраны молодые женщины, у которых по результатам диспансерного обследования не было обнаружено заболеваний сердечно-сосудистой системы, а также заболеваний органов дыхания и нервной системы. Кроме того, никто из обследованных не принимал лекарственные препараты, не употреблял алкогольные напитки в день обследования и накануне, а также не пил содержащих кофеин напитков в течение 12 ч до момента исследования. Исследования получили одобрение этического комитета по экспертизе биомедицинских исследований ЧГУ имени И. Н. Ульянова. Все молодые женщины дали письменное согласие на участие в исследовании.

Одной из важнейших проблем, возникающих при исследовании дыхания с заданной частотой, является контроль над реальной частотой дыхания. Перед проведением основного исследования нами было осуществлено обучение испытуемых дыханию с заданной частотой. Для этого использовались MP3 треки, содержащие команду «вдох» и «выдох». После обучения проводилась непосредственная запись ЭКГ при дыхании с частотой 4,5; 5; 5,5; 6; 6,5 дых./мин [11]. Запись ЭКГ осуществлялась с помощью системы «Поли-Спектр» (Нейрософт, г. Иваново) с частотой 1000 Гц. Полученные результаты записи ЭКГ подвергались анализу с применением программы Kubios HRV Premium (Kubios OY, Финляндия). Данная программа проводит распознавание комплекса *QRS* с использованием алгоритма Pan-Tomkins. Предварительно производится фильтрация *QRS*, направленная на уменьшение шума в анализируемом сигнале. Анализ ЭКГ также позволяет оценить чистоту дыхательных движений с помощью специального алгоритма *EDR* (ECG derived respiration).

Построение и анализ рекуррентной диаграммы состояли из нескольких этапов. На первом этапе проводилась реконструкция фазового пространства. Для этого были определены параметры m и τ . Определение m проводилось с помощью метода ложных ближайших точек (False nearest neighbors, *FNN*). Реальная временная задержка τ была определена как первый минимум функции взаимной информации (Mutual information function, *MIT*).

На основе полученной информации о значении критериев m и τ строилось фазовое пространство, а затем проводился анализ евклидовых расстояний между векторами (состояниями системы). Полученные значения использовались для построения диаграммы.

Затем строилась собственно рекуррентная диаграмма. Если дистанция между точками i и j была ниже порогового значения ε (в нашем случае $\varepsilon = \sqrt{mSDNN}$, где $SDNN$ – среднее квадратичное отклонение нормальных

интервалов RR), то на рекуррентной диаграмме ставилась точка с координатами i и j . Таким образом, на рекуррентной диаграмме появляется рисунок – паттерн из точек, образующих вертикальные и диагональные линии. Диагональные линии отражают повторное появление данной последовательности состояний в динамике системы и являются проявлениями совпадения поведения системы в двух различных временных последовательностях. Вертикальные линии возникают вследствие персистенции одного состояния в течение определенного промежутка времени. Случайный процесс не приводит к формированию этих структур на РД [12].

Полученные нами данные о координатах точек i и j позволили определить параметры РД (уровень рекуррентности, средняя длина линии на диаграмме рекуррентности, детерминизм временного ряда, энтропия Шеннона).

Уровень рекуррентности (recurrence rate, REC) представляет собой простое отношение 1 и 0 на рекуррентной матрице

$$REC = \frac{1}{(N - m + 1)^2} \sum_{j,k=1}^{N-m+1} RP(j,k).$$

При вычислении показателей, отражающих длину диагональных линий, нами использовался критерий отбора $l_{\min} = 2$. Определялась максимальная длина линии l_{\max} , которая связана с наибольшей экспонентой Ляпунова [13].

Кроме того, вычислялась средняя длина линии на диаграмме рекуррентности l_{mean} :

$$l_{\text{mean}} = \frac{\sum_{l=l_{\min}}^{l_{\max}} l N_l}{\sum_{l=l_{\min}}^{l_{\max}} N_l},$$

где N_l – число линий длиной l .

Детерминизм временного ряда (determinism) измерялся с помощью показателя DET :

$$DET = \frac{\sum_{l=l_{\min}}^{l_{\max}} l N_l}{\sum_{j,k=1}^{N-m+1} RP(j,k)}.$$

Наконец, нами проводилось вычисление информационной энтропии Шеннона для длин диагональных линий $ShanEn$:

$$ShanEn = - \sum_{l=l_{\min}}^{l_{\max}} n_l \ln n_l,$$

где n_l – число линий длиной l , разделенное на общее число линий.

В нашем исследовании был также проведен анализ колебаний продолжительности интервалов RR с применением спектрального анализа (одновыборочный анализ Фурье), а также осуществлялась оценка общей вариабельности сердечного ритма посредством вычисления стандартного отклонения продолжительности интервалов RR .

Результаты исследования представлены в форме « $M \pm m$ ». Тестирование различий между данными, полученными при свободном дыхании, и дыхании с определенной частотой нами осуществлялись с помощью нелинейных критериев для связанных выборок – ANOVA Фридмана (χ^2 -тест) и критерия Уилкоксона.

Результаты исследования

Примеры ритмограмм и спектрограмм при различных режимах дыхания приведены на рис. 1.

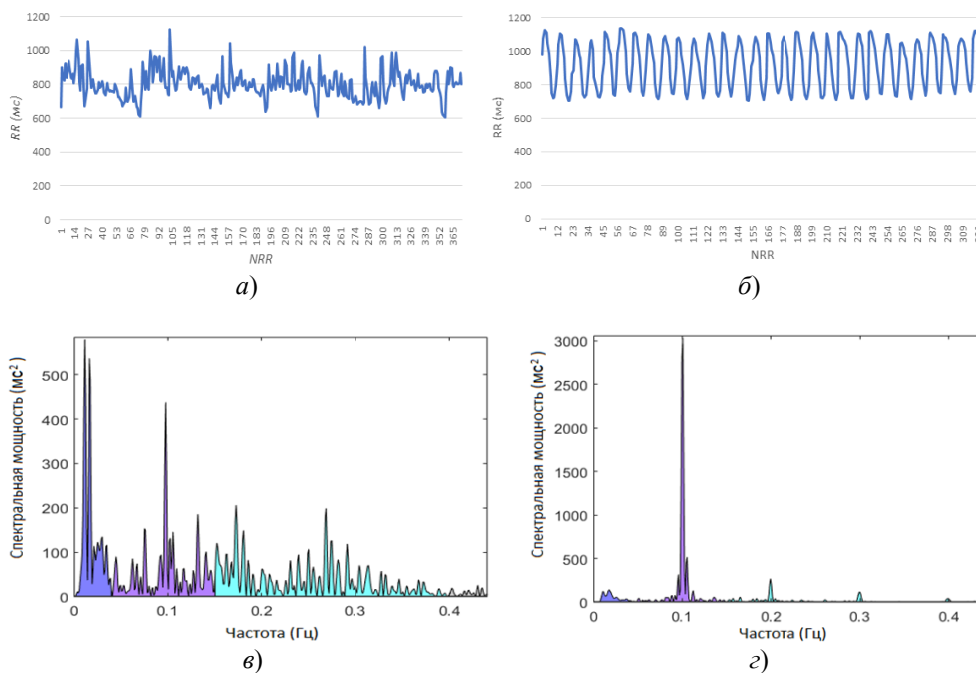


Рис. 1. Ритмограммы при различных режимах дыхания:

- a* – ритмограмма при свободном дыхании; *б* – ритмограмма при дыхании с частотой 6 дых./мин; *в* – спектрограмма при дыхании; *г* – спектрограмма при дыхании с частотой 6 дых./мин

Как видно на рис. 1, при переходе от свободного дыхания на дыхание с навязанной частотой происходит существенное изменение формы ритмограммы. Появляются выраженные волны, отражающие респираторную синусовую аритмию. Изменение ритмограммы сопровождается существенными перестройками распределения спектральной мощности по частотам: на спектрограмме появляется выраженный пик амплитуды, соответствующий навязанной частоте дыхания. Одновременно с этим происходит увеличение общей вариабельности сердечного ритма, что проявляется в резком повышении значения $SDNN$.

Примеры рекуррентной диаграммы при различных режимах дыхания представлены на рис. 2.

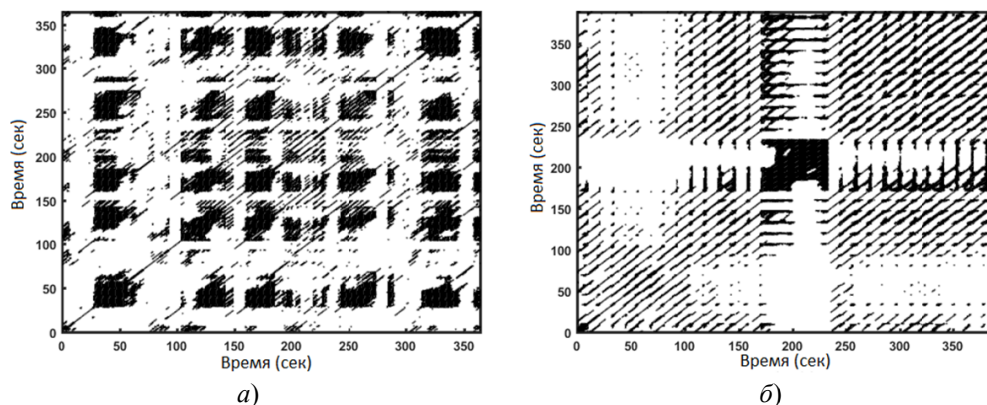


Рис. 2. Рекуррентные диаграммы при различных режимах дыхания:
 а – дыхание со свободной частотой; б – дыхание с частотой 6 дых./мин

Переход от свободного дыхания на дыхание с навязанной частотой сопровождался существенным изменением паттерна точек на РД. Прежде всего происходит увеличение количества точек, увеличение числа состояний, расстояние между которыми меньше порогового, т.е. повышение коэффициента рекуррентности REC . Одновременно с этим отмечается повышение длины диагональных линий и их числа, что приводит к значительному увеличению показателей l_{mean} , l_{max} . Для паттернов точек на РД при дыхании с навязанной частотой характерен высокий уровень детерминизма и энтропии Шенноном.

Результаты статистической обработки данных, полученных в ходе записи ЭКГ при свободном дыхании и при дыхании с навязанной частотой, представлены в табл. 1.

Из данных табл. 1 следует, что отсутствуют достоверные различия между дыханием в различных режимах по уровню $SDNN$. В то же время дыхание с навязанной частотой оказывает существенное влияние на общую вариабельность сердечного ритма, выраженного в форме $SDNN$. Намного более существенными были различия между режимами дыхания по амплитуде волн с низкой частотой LF . Это обусловлено тем, что произошло не только резкое увеличение амплитуды колебаний интервалов RR , но также имело место смещение частоты дыхания на более низкую частоту, попадающую в диапазон LF . Значительно менее выраженным было изменение колебаний в частотном диапазоне HF .

Дыхание с навязанной частотой сопровождалось статистически достоверным уменьшением различий между состояниями системы регуляция ритма сердца, что проявилось в повышении относительного числа точек на РД, т.е. повышение REC . Одновременно с этим произошло повышение значения $ShanEn$ и увеличение средней длины диагональных структур l_{mean} на графике РД. Намного более выражено увеличилась максимальная длина диагональных структур l_{max} .

Таблица 1

Результаты статистической обработки показателей ВСР при различных режимах дыхания

Режим дыхания	Свободное	6,5 дых/мин	6 дых/мин	5,5 дых/мин	5 дых/мин	4,5 дых/мин	χ^2	P
<i>SDNN</i> (мс)	51,41 ± 3,54	83,67 ± 6,97#	88,44 ± 4,83#	83,29 ± 6,75#	83,67 ± 9,53*	92,73 ± 10,58#	9,17	0,1
<i>LF</i> (мс ²)	977,15 ± 131,29	7164 ± 1269,5#	7775,15 ± 814,97#	7004,51 ± 1057,38#	7336,56 ± 2095,42#	8034,53 ± 1779,23#	24,77	0,0001
<i>HF</i> (мс ²)	1920,89 ± 396,56	993,38 ± 191,12	1272,02 ± 201,22	1175,23 ± 215,69#	1212,54 ± 310,89	2021,9 ± 578,42#	4,74	0,44
<i>Lmean</i> (систола)	8,33 ± 0,2	17,54 ± 0,94#	16,39 ± 0,48#	14,54 ± 0,47#	13,7 ± 0,55#	12,72 ± 0,65#	43,94	0
<i>Lmax</i> (систола)	71,18 ± 6,77	279,59 ± 14,8#	297,96 ± 12,27#	284,09 ± 17,3#	276,14 ± 22,32#	228,15 ± 23,53#	40,18	0
<i>REC</i> (%)	22,07 ± 0,71	29,53 ± 0,6#	29,37 ± 0,36#	29,37 ± 0,48#	29,5 ± 0,62#	27,39 ± 0,97#	39,06	0
<i>DET</i> (%)	96,28 ± 0,18	98,49 ± 0,1#	98,61 ± 0,09#	98,65 ± 0,09#	98,69 ± 0,18#	98,28 ± 0,36#	36,92	0
<i>ShanEn</i>	2,85 ± 0,03	3,35 ± 0,04#	3,3 ± 0,03#	3,22 ± 0,03#	3,24 ± 0,06#	3,17 ± 0,06#	32,03	0

Примечание. Различия между свободным и навязанным режимом дыхания – *p < 0,05 и #p < 0,01.

Обсуждение

Дыхание с навязанной частотой традиционно рассматривается в качестве теста для исследования активности парасимпатического отдела вегетативной нервной системы. Редкое, но более глубокое дыхание сопровождается повышением тонуса блуждающего нерва [14]. В физиологии ВНС повышение активности ПНС рассматривается в качестве основной причины увеличения амплитуды ВСП [15]. Дыхание с навязанной частотой 6 дых./мин также используется в качестве метода уменьшения стресса и самоконтроля посредством биологической обратной связи [16]. Дыхание с фиксированной частотой дыхательных движений вызвало существенные изменения числа точек на РД, что проявилось в повышении *REC*. Увеличение этого показателя, отражающее снижение различий между отдельными состояниями, характерно для патологических состояний, например для коронарной болезни сердца [17]. Повышение *REC* наблюдается при стрессе в реальной жизни [18]. С другой стороны, медитация существенно понижает *REC* [19].

Наблюдаемое нами увеличение длины диагональных линий указывает на снижение хаотической составляющей ВСП, поскольку максимальная и средние длины характеризуются обратной корреляционной связью по отношению к индикатору хаотических свойств временного сигнала – наибольшей экспоненте Ляпунова *LLE* [13]. Повышение коэффициента детерминизма также указывает на снижение уровня сложности временного сигнала [13]. Энтропия Шеннона представляет собой количество данных, необходимых для идентификации конкретного состояния системы [20]. Ортостаз приводит к некоторому понижению энтропии Шенноном, а стресс в реальной жизни – к увеличению этого показателя [18, 21].

Полученные нами данные ставят вопрос о том, насколько показатели РД отражают активность вегетативной нервной системы. Дабирес с соавторами установили, что введение атропина и гексаметония бензосульфоната приводит к повышению I_{\max} и *REC* при одновременном снижении общей ВСП [22]. В нашем случае наблюдается увеличение ВСП на фоне снижения показателей сложности, вычисленных посредством количественного анализа РД. Результаты нашего исследования в определенной степени согласуются с недавно полученными данными о неприменимости нелинейных показателей ВСП в качестве индикатора активности вегетативной нервной системы [23].

Заключение

Для кардиореспираторного взаимодействия характерны хаотические свойства, которые хорошо видны на рекуррентной диаграмме. Дыхание с навязанной частотой представляет собой особое функциональное состояние, сочетающее в себе повышение variability сердечного ритма со снижением сложности сигнала, что указывает на необходимость более расширенного и углубленного изучения нелинейных свойств системы регуляции ритма сердца.

Библиографический список

1. Methods derived from nonlinear dynamics for analysing heart rate variability / A. Voss, S. Schulz, R. Schroeder, M. Baumert, P. Caminal // Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences. – 2009. – № 367 (1887). – P. 277–296.

2. **Hejmel, L.** Heart rate variability analysis / L. Hejmel, I. Gal // *Acta Physiologica Hungarica*. – 2001. – № 88 (3-4). – P. 219–230.
3. **Raab, C.** Large-scale dimension densities for heart rate variability analysis / C. Raab, N. Wessel, A. Schirdewan, J. Kurths // *Physical Review E*. – 2006. – № 73 (4). – P. 041907.
4. Recurrence-plot-based measures of complexity and their application to heart-rate-variability data / N. Marwan, N. Wessel, U. Meyerfeldt, A. Schirdewan, J. Kurths // *Physical Review E*. – 2002. – № 66 (2). – P. 026702.
5. **Zbilut, J. P.** Laminar recurrences, maxline, unstable singularities and biological dynamics / J. P. Zbilut, C. L. Webber // *The European Physical Journal Special Topics*. – 2008. – № 164 (1). – P. 55–65.
6. **Киселев, В. Б.** Рекуррентный анализ – теория и практика / В. Б. Киселев // *Научно-технический вестник*. – 2006. – № 29. – С. 136–140.
7. **Eckmann, J.-P.** Recurrence Plots of Dynamical Systems / J.-P. Eckmann, S. O. Kamphorst, D. Ruelle // *Europhysics Letters*. – 1987. – № 5. – P. 973–977.
8. **Berntson, G. G.** Respiratory sinus arrhythmia: autonomic origins, physiological mechanisms, and psychophysiological implications / G. G. Berntson, J. T. Cacioppo, K. S. Quigley // *Psychophysiology*. – 1993. – № 30 (2). – P. 83–96.
9. **Агаджанян, Н. А.** Барорефлексы зоны позвоночных артерий на тонус периферических вен, системное артериальное давление и внешнее дыхание / Н. А. Агаджанян, С. В. Куприянов // *Российский физиологический журнал имени И. М. Сеченова*. – 2008. – Т. 94, № 6. – С. 661–669.
10. **Yasuma, F.** Respiratory sinus arrhythmia: why does the heartbeat synchronize with respiratory rhythm? / F. Yasuma, J. I. Hayano // *Chest*. – 2004. – № 125 (2). – P. 683–690.
11. **Vaschillo, E. G.** Characteristics of resonance in heart rate variability stimulated by biofeedback / E. G. Vaschillo, B. Vaschillo, P. M. Lehrer // *Applied psychophysiology and biofeedback*. – 2006. – Vol. 31, № 2. – P. 129.
12. Recurrence networks – a novel paradigm for nonlinear time series analysis / R. V. Donner, Y. Zou, J. F. Donges, N. Marwan, J. Kurths // *New Journal of Physics*. – 2010. – № 12 (3). – P. 033025.
13. Recurrence plot of heart rate variability signal in patients with vasovagal syncope / J. Schlenker, V. Socha, L. Riedlbauchová, T. Nedělka, A. Schlenker, V. Potočková, Š. Malá, P. Kutilek // *Biomedical Signal Processing and Control*. – 2016. – Vol. 25. – P. 1.
14. **Laborde, S.** Heart rate variability and cardiac vagal tone in psychophysiological research recommendations for experiment planning, data analysis, and data reporting / S. Laborde, E. Mosley, J. F. Thayer // *Frontiers in psychology*. – 2017. – № 8. – P. 213.
15. **Rottenberg, J.** Cardiac vagal control in depression: a critical analysis / J. Rottenberg // *Biological psychology*. – 2007. – № 74 (2). – P. 200–211.
16. **Eddie, D.** Heart rate variability biofeedback: Theoretical basis, delivery, and its potential for the treatment of substance use disorders / D. Eddie, E. Vaschillo, B. Vaschillo, P. Lehrer // *Addiction research & theory*. – 2015. – № 23 (4). – P. 266–272.
17. Linear and nonlinear analysis of normal and CAD-affected heart rate signals / U. R. Acharya, O. Faust, V. Sree, G. Swapna, R. J. Martis, N. A. Kadri, J. S. Suri // *Computer methods and programs in biomedicine*. – 2014. – № 113 (1). – P. 55–68.
18. **Melillo, P.** Nonlinear Heart Rate Variability features for real-life stress detection. Case study: students under stress due to university examination / P. Melillo, M. Bracale, L. Pecchia // *Biomedical engineering online*. – 2011. – № 10 (1). – P. 96.
19. **Sarkar, A.** Effect of meditation on scaling behavior and complexity of human heart rate variability / A. Sarkar, P. Barat // *Fractals*. – 2008. – № 16 (03). – P. 199–208.
20. Nonlinear dynamics of heart rate variability in response to orthostatism and hemodialysis in chronic renal failure patients: Recurrence analysis approach / H. González, O. Infante, H. Pérez-Grovas, M. V. Jose, C. Lerma // *Medical engineering & physics*. – 2013. – № 35 (2). – P. 178–187.

21. **Javorka, M.** The effect of orthostasis on recurrence quantification analysis of heart rate and blood pressure dynamics / M. Javorka, Z. Turianikova, I. Tonhajzerova, K. Javorka, M. Baumert // *Physiological measurement*. – 2008. – № 30 (1). – P. 29.
22. Quantification of sympathetic and parasympathetic tones by nonlinear indexes in normotensive rats / H. Dabire, D. Mestivier, J. Jarnet, M. E. Safar, N. P. Chau // *American Journal of Physiology-Heart and Circulatory Physiology*. – 1998. – № 275 (4). – P. 1290–1297.
23. **Cepeda, F. X.** Inconsistent relation of nonlinear heart rate variability indices to increasing vagal tone in healthy humans / F. X. Cepeda, M. Lapointe, C. O. Tan, J. A. Taylor // *Autonomic Neuroscience*. – 2018. – № 213. – P. 1–7.

References

1. Voss A., Schulz S., Schroeder R., Baumert M., Caminal P. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*. 2009, no. 367 (1887), pp. 277–296.
2. Hejmel L., Gal I. *Acta Physiologica Hungarica*. 2001, no. 88 (3-4), pp. 219–230.
3. Raab C., Wessel N., Schirdewan A., Kurths J. *Physical Review E*. 2006, no. 73 (4), p. 041907.
4. Marwan N., Wessel N., Meyerfeldt U., Schirdewan A., Kurths J. *Physical Review E*. 2002, no. 66 (2), p. 026702.
5. Zbilut J. P., Webber C. L. *The European Physical Journal Special Topics*. 2008, no. 164 (1), pp. 55–65.
6. Kiselev V. B. *Nauchno-tehnicheskij vestnik* [Scientific and technical bulletin]. 2006, no. 29, pp. 136–140.
7. Eckmann J.-P., Kamphorst S. O., Ruelle D. *Europhysics Letters*. 1987, no. 5, pp. 973–977.
8. Berntson G. G., Cacioppo J. T., Quigley K. S. *Psychophysiology*. 1993, no. 30 (2), pp. 83–96.
9. Agadzhanian N. A., Kupriyanov S. V. *Rossiyskiy fiziologicheskij zhurnal imeni I. M. Sechenova* [Russian physiological journal named after I. M. Sechenov]. 2008, vol. 94, no. 6, pp. 661–669.
10. Yasuma F., Hayano J. I. *Chest*. 2004, no. 125 (2), pp. 683–690.
11. Vaschillo E. G., Vaschillo B., Lehrer R. M. *Applied psychophysiology and biofeedback*. 2006, vol. 31, no. 2, p. 129.
12. Donner R. V., Zou Y., Donges J. F., Marwan N., Kurths J. *New Journal of Physics*. 2010, no. 12 (3), p. 033025.
13. Schlenker J., Socha V., Riedlbauchová L., Nedělka T., Schlenker A., Potočková V., Malá Š., Kutilek R. *Biomedical Signal Processing and Control*. 2016, vol. 25, p. 1.
14. Laborde S., Mosley E., Thayer J. F. *Frontiers in psychology*. 2017, no. 8, p. 213.
15. Rottenberg J. *Biological psychology*. 2007, no. 74 (2), pp. 200–211.
16. Eddie D., Vaschillo E., Vaschillo V., Lehrer R. *Addiction research & theory*. 2015, no. 23 (4), pp. 266–272.
17. Acharya U. R., Faust O., Sree V., Swapna G., Martis R. J., Kadri N. A., Suri J. S. *Computer methods and programs in biomedicine*. 2014, no. 113 (1), pp. 55–68.
18. Melillo P., Bracale M., Pecchia L. *Biomedical engineering online*. 2011, no. 10 (1), p. 96.
19. Sarkar A., Barat R. *Fractals*. 2008, no. 16 (03), pp. 199–208.
20. González H., Infante O., Pérez-Grovas N., Jose M. V., Lerma S. *Medical engineering & physics*. 2013, no. 35 (2), pp. 178–187.
21. Javorka M., Turianikova Z., Tonhajzerova I., Javorka K., Baumert M. *Physiological measurement*. 2008, no. 30 (1), p. 29.
22. Dabire H., Mestivier D., Jarnet J., Safar M. E., Chau N. P. *American Journal of Physiology-Heart and Circulatory Physiology*. 1998, no. 275 (4), pp. 1290–1297.
23. Cepeda F. X., Lapointe M., Tan C. O., Taylor J. A. *Autonomic Neuroscience*. 2018, no. 213, pp. 1–7.

Димитриев Дмитрий Алексеевич

доктор медицинских наук, профессор, кафедра биологии и основ медицинских знаний, Чувашский государственный педагогический университет имени И. Я. Яковлева (Россия, г. Чебоксары, ул. К. Маркса, 38)

E-mail: rothman68@mail.ru

Ремизова Надежда Михайловна

соискатель, кафедра биологии и основ медицинских знаний, Чувашский государственный педагогический университет имени И. Я. Яковлева (Россия, г. Чебоксары, ул. К. Маркса, 38)

E-mail: ndanglanrn@gmail.com

Димитриев Алексей Димитриевич

доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник, Управление по научной работе, Чебоксарский кооперативный институт (филиал) Российского кооперативного университета Центросоюза Российской Федерации (Россия, г. Чебоксары, проспект Горького, 24)

E-mail: adimitriev@rucoop.ru

Dimitriev Dmitriy Alekseevich

Doctor of medical sciences, professor, sub-department of biology and basic medical knowledge, Chuvash State Pedagogical University named after I. Ya. Yakovlev (38 K. Marx street, Cheboksary, Russia)

Remizova Nadezhda Mikhaylovna

Applicant, sub-department of biology and basic medical knowledge, Chuvash State Pedagogical University named after I. Ya. Yakovlev (38 K. Marx street, Cheboksary, Russia)

Dimitriev Aleksey Dimitrievich

Doctor of biological sciences, professor, leading researcher, Department of Research, Cheboksary Cooperative Institute (branch) of Russian Cooperative University of the Centrosoyuz of the Russian Federation (24 Gorky avenue, Cheboksary, Russia)

УДК 612.172.2:612.2

Димитриев, Д. А.

Влияние дыхания с заданной частотой на результаты анализа рекуррентной диаграммы ритма сердца / Д. А. Димитриев, Н. М. Ремизова, А. Д. Димитриев // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2018. – № 3 (23). – С. 98–109. – DOI 10.21685/2307-9150-2018-3-8.

Внимание 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 сотовые).

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 по тематике • биология.

Стоимость одного номера журнала – 500 руб. 00 коп.

Для оформления подписки через редакцию необходимо заполнить и отправить заявку в редакцию журнала: тел./факс (841-2) 36-84-87; E-mail: VolgaVuz@mail.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.

