

УДК 597/599 DOI 10.21685/2500-0578-2025-1-1

СЕЗОННАЯ И МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА СПЕКТРА ПИТАНИЯ ПАРЫ ОРЛОВ-МОГИЛЬНИКОВ (*AQUILA HELIACA*, ACCIPITRIDAE, ACCIPITRIFORMES) В ПРАВОБЕРЕЖЬЕ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ (СЕНГИЛЕЕВСКИЕ ГОРЫ)

М. В. Корепов¹, П. О. Павлов², Д. А. Николаева³, Ю. А. Бирюкова⁴

^{1,4} Ульяновский государственный педагогический университет имени И. Н. Ульянова, Ульяновск, Россия

² Ульяновский областной краеведческий музей имени И. А. Гончарова, Ульяновск, Россия

³ Средняя школа № 72 с углубленным изучением отдельных предметов, Ульяновск, Россия

¹ korepov@list.ru

Аннотация. Кормовая база является ключевым фактором, определяющим репродуктивные показатели популяций крупных пернатых хищников. Распространение орла-могильника *Aquila heliaca* лимитируется, в первую очередь, распространением и численностью основных объектов питания – крупных колониальных степных грызунов (сусликов и сурков). Несмотря на широкие адаптационные возможности орла-могильника к освоению кормовых ресурсов, роль второстепенных объектов питания в выкармливании птенцов остается актуальным предметом исследований. Современные методы автономного видеонаблюдения, используемые в данной работе, позволили детально изучить спектр питания пары орлов-могильников в национальном парке «Сенгилеевские горы». Исследования проводились в 2023–2024 гг. в период с марта по сентябрь. Для наблюдений использовалась автономная система видеонаблюдения. За весь период наблюдений зафиксировано 444 кормовых объекта, принесенных взрослыми особями на гнездо, из которых 428 объектов удалось определить до ранга вида, рода, семейства, отряда или класса. В кормовом рационе пары орлов-могильников выявлено 34 объекта дикой фауны, относящихся к 4 классам позвоночных животных. Максимальное потребление пищи наблюдается в июне и июле. Основными объектами питания являются большие суслики (20 %), серые полевки (19 %) и степные сурки (12 %). Крупные степные грызуны преобладают в питании на начальных стадиях выкармливания птенцов (июнь). Доля крупных птиц в питании значительно увеличивается в период выкармливания подросших птенцов и слетков (июль–август). При выращивании двух птенцов, по сравнению с одним птенцом, наблюдается многократное (на порядок) увеличение количества крупных птиц в пищевом рационе орлов-могильников на поздних стадиях выкармливания птенцов и слетков. Несмотря на широкую пластичность орлов-могильников в выборе объектов питания, крупные грызуны открытых пространств остаются одними из ключевых кормовых объектов. Крупные степные грызуны, преимущественно колониальные, обеспечивают непрерывность питания птенцов в наиболее критичный период их развития. Спектр питания орлов-могильников может включать практически весь спектр позвоночных животных, встречающихся на гнездовой территории пары.

Ключевые слова: орел-могильник, *Aquila heliaca*, гнездовая биология, спектр питания, поволжская популяция, Сенгилеевские горы

Финансирование: исследования проведены в рамках многолетней программы «Изучение и сохранение поволжской популяции солнечных орлов (*Aquila heliaca*) в Ульяновской области», реализуемой Симбирским отделением Союза охраны птиц России, Негосударственным природоохранным центром «Кавказ» и Научно-исследовательским центром «Поволжье» при поддержке Союза охраны природы и биоразнообразия (NABU, Германия).

Для цитирования: Корепов М. В., Павлов П. О., Николаева Д. А., Бирюкова Ю. А. Сезонная и межгодовая динамика спектра питания пары орлов-могильников (*Aquila heliaca*, Accipitridae, Accipitriformes) в Правобережье Среднего Поволжья (Сенгилеевские горы) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025. Vol. 10 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-1-1>

SEASONAL AND INTERANNUAL DYNAMICS OF THE FEEDING SPECTRUM OF A PAIR OF GROUND EAGLES (*AQUILA HELIACA*, ACCIPITRIDAE, ACCIPITRIFORMES) IN THE RIGHT BANK OF THE MIDDLE VOLGA REGION (SENGILEEVSKY MOUNTAINS)

M.V. Korepov¹, P.O. Pavlov², D.A. Nikolaeva³, Yu.A. Biryukov⁴

^{1,4} Ulyanovsk State Pedagogical University named after I.N. Ulyanov, Ulyanovsk, Russia

² Ulyanovsk Regional Museum of Local Lore named after I.A. Goncharov, Ulyanovsk, Russia

³ Secondary school No. 72 with advanced study of individual subjects, Ulyanovsk, Russia

¹ korepov@list.ru

Abstract. The food supply is a key factor determining the reproductive performance of populations of the large feathered predators. The distribution of the Imperial Eagle *Aquila heliaca* is primarily limited by the distribution and abundance of the main prey species, namely large colonial steppe rodents (ground squirrels and marmots). Despite the wide adaptive capabilities of the Imperial Eagle for food supplies, the role of secondary prey species in feeding of the young remains an urgent research topic. Modern methods of autonomous video surveillance used in this work enabled exploring the diet of a pair of the Imperial Eagles in the Sengileevsky Mountains National Park. The studies were conducted in 2023-2024 in the period from March to September. An autonomous video surveillance system was used for the observations. During the entire observation period, 444 prey items brought by the adults to the nest were recorded, of which 428 items were identified to the species, genus, family, order or class. 34 items of wild fauna belonging to 4 classes of vertebrates were identified in the diet of a pair of the Imperial Eagles. The maximum food intake is observed in June and July. The main prey items are Russet ground squirrels (20 %), common field voles (19 %) and steppe marmots (12 %). Large steppe rodents predominate in the diet at the initial stages of feeding of hatchlings (June). The proportion of large birds in the diet increases significantly during the feeding period of nestlings and fledglings (July-August). When raising two offerings, compared with one, there is a multiple (by an order of magnitude) increase in the number of large birds in the diet of the Imperial Eagles in the late stages of feeding nestlings and fledglings. Despite the adaptability of the Imperial Eagles in choosing prey items, large rodents of open spaces remain one of the key food supplies. Large steppe rodents, mainly colonial ones, ensure the continuity of feeding the young during the most critical period of their development. The diet of the Imperial Eagles can include almost the entire range of vertebrates found in the breeding territory of a pair.

Keywords: Imperial Eagle, *Aquila heliaca*, breeding biology, diet, Volga River Region population, Sengileevsky Mountains

Financing: the study was conducted within the long-term program “Studying and preserving the Volga population of golden eagles (*Aquila heliaca*) in the Ulyanovsk Region” implemented by the Simbirsk branch of the Russian Bird Conservation Union, the Non-Governmental Nature Conservation Center “Kavkaz” (Caucasus) and the Research Center “Povolzhye” (Volga River Region) with the support of the Nature and Biodiversity Conservation Union (NABU, Germany).

For citation: Korepov M.V., Pavlov P.O., Nikolaeva D.A., Biryukov Yu.A. Seasonal and interannual dynamics of the feeding spectrum of a pair of ground eagles (*Aquila heliaca*, Accipitridae, Accipitriformes) in the right bank of the middle Volga Region (Sengileevsky mountains). Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025;10(1). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-1-1>

Введение

Кормовая база является ключевым фактором, определяющим репродуктивные показатели популяций крупных пернатых хищников. В частности, для орла-могильника (*Aquila heliaca*) в Поволжье ранее было показано, что распространение вида лимитируется, в первую очередь, распространением и численностью основных объектов питания – крупных колониальных степных грызунов (сусликов и сурков) [1, 2].

Аналогичные исследования в Левобережье Ульяновской области, проведенные ранее (2019–2021 гг.), показали преобладание в пищевом рационе пары орлов-могильников крупных грызунов – большого суслика и обыкновенного хомяка [3]. В данной работе проведен сравнительный анализ пищевого рациона пары орлов-могильников, гнездящейся в Правобережье Ульяновской области, где, в отличие от Левобережья, спектр разнообразия крупных степных грызунов шире за счет поселений степного

сурка [4]. В научной литературе неоднократно обсуждался вопрос широких адаптационных возможностей орла-могильника к освоению кормовых ресурсов в зависимости от ландшафтных особенностей места обитания [5–8], однако роль второстепенных объектов питания в выкармливании птенцов остается актуальным предметом исследований [3]. Поскольку орл-могильник является уязвимым видом (Красная книга России – II категория; Красный список МСОП – категория UV), детальное изучение одного из лимитирующих факторов его распространения и численности является актуальной задачей.

Региональные обзоры по питанию поволжской популяции орлов-могильников основаны преимущественно на сборах пищевых остатков и погадок на гнездовых участках орлов [9–12]. Данный способ позволяет достаточно полно выявить видовой состав жертв и, в некоторых случаях, их количественное соотношение, однако сезонные аспекты и межгодовая динамика рациона питания остаются малоизученными [3]. Современные методы автономного видеонаблюдения, используемые в данной работе, позволили без беспокойства для птиц провести наблюдения за спектром питания пары орлов-могильников на протяжении двух сезонов подряд в режиме онлайн. Это позволило избежать

искажения реального соотношения численности различных видов жертв в рационе орлов, получаемое традиционными методами исследования (сбор остатков пищи под гнездами), связанного с высокой степенью и скоростью утилизации остатков млекопитающих мелкого и среднего размера, по сравнению, например, с птицами и ежами, чьи остатки сохраняются лучше и дольше под гнездами.

Материалы и методы

Наблюдения проводились на гнезде орлов-могильников, расположенном в Сengилеевском р-не Ульяновской обл. (Правобережье) на территории национального парка «Сengилеевские горы», в течение двух гнездовых сезонов (2023–2024 гг.) с марта по сентябрь.

Для наблюдений использовалась камера наружного наблюдения, установленная около гнезда (рис. 1). Автономное электропитание осуществлялось при помощи солнечной батареи. Трансляция велась по средствам мобильной сети Интернет на скорости 4G. Все записи с камеры поступали в облачное хранилище сервиса Ivideon, после чего просматривались и анализировались, необходимые эпизоды сохранялись на персональный компьютер для дальнейшей обработки.



Рис. 1. Ракурс с камеры наблюдения на гнезде орлов-могильников в Сengилеевских горах

Fig. 1. Surveillance camera view of the nest of the Imperial Eagles in the Sengileevsky Mountains

Принос корма на гнездо орлами-могильниками отмечался с апреля по август. За весь период наблюдений зафиксировано 444 кормовых объекта, принесенных взрослыми особями на

гнездо, в том числе 189 – в 2023 г. и 255 – в 2024 г. Из них 428 объектов удалось определить до ранга вида, рода, семейства, отряда или класса. Определение таксономической принадлежности

принесенной на гнездо добычи осуществлялось по фрагментам видеозаписей и сохраненным с видеозаписей кадрам. Для идентификации животных объектов использовался комплекс внешних признаков, доступных при дистанционном наблюдении: относительные размеры, форма и окраска.

Оба сезона наблюдений на исследуемом участке гнездилась одна и та же пара орлов-могильников. В первый сезон (2023) орлами было отложено четыре яйца, однако кладка была частично (два яйца) разорена сороками и серыми воронами. Вылупился и был успешно выращен только один птенец. Во втором сезоне (2024) кладка состояла из трех яиц, одно из которых было съедено, вероятно, лесной куницей. Вылупилось и успешно выращено два птенца.

Результаты и обсуждение

В ходе наблюдений в течение двух гнездовых сезонов (2023–2024) в пищевом рационе пары орлов-могильников выявлено 34 объекта дикой фауны позвоночных, определенных до вида (29 объектов), рода (1), подсемейства (1) или семейства (3), относящихся к четырем классам: Лучеперые рыбы, Пресмыкающиеся, Птицы и Млекопитающие. По видовому разнообразию

в спектре питания преобладают птицы – 20 видов, далее идут млекопитающие – 9 видов, рыбы и пресмыкающиеся представлены 3 и 2 видами соответственно (табл. 1). В целом, соотношение представителей различных классов позвоночных животных в спектре питания орлов-могильников соответствует их разнообразию в фауне региона. Судя по количеству добытых особей (по одной особи каждого вида), пресмыкающиеся относятся к случайным объектам питания. Следует также интерпретировать и присутствие в питании орлов представителей копытных животных – обнаруженная птицами, вероятно, уже мертвая особь косули была частями (три конечности по отдельности и кусок туши) принесена на гнездо в течение двух дней. Присутствие в пищевом рационе изучаемой пары орлов-могильников рыбы связано с относительной близостью гнездового участка к побережью Куйбышевского водохранилища р. Волги (1 км) и его крупного залива (3 км). Однако способ добычи столь нехарактерного для рассматриваемого хищника объекта питания, отмечавшийся ранее и в Левобережье [3], остается до сих пор не выясненным. Вероятнее всего, он фиксирует редкие случаи проявления клептопаразитизма и собирательства у *A. heliaca*.

Таблица 1

Спектр питания пары орлов-могильников в Сengилеевских горах в гнездовой период (2023–2024)

Table 1

Diet of a pair of the Imperial Eagles in the Sengileevsky Mountains during the nesting period (2023–2024)

Вид	Количество кормовых объектов		
	2023	2024	Итого:
1	2	3	4
Рыбы (<i>Pisces</i>)			
Лещ (<i>Abramis brama</i>)	–	9	9
Серебряный карась (<i>Carassius gibelio</i>)	–	1	1
Речной окунь (<i>Perca fluviatilis</i>)	–	2	2
Рыба (<i>Pisces sp.</i>)	–	2	2
Пресмыкающиеся (<i>Reptilia</i>)			
Прыткая ящерица (<i>Lacerta agilis</i>)	–	1	1
Обыкновенная гадюка (<i>Vipera berus</i>)	–	1	1
Птицы (<i>Aves</i>)			
Серая цапля (<i>Ardea cinerea</i>)	2	24	26
Кряква (<i>Anas platyrhynchos</i>)	1	–	1
Утка (<i>Anatidae sp.</i>)	–	1	1
Черный коршун (<i>Milvus migrans</i>)	–	14	14
Луговой лунь (<i>Circus pygargus</i>)	–	1	1
Болотный лунь (<i>Circus aeruginosus</i>)	–	1	1
Тетеревятник (<i>Accipiter gentilis</i>)	1	–	1
Ястребиная птица (<i>Accipitridae sp.</i>)	1	1	2
Серая куропатка (<i>Perdix perdix</i>)	–	2	2
Перепел (<i>Coturnix coturnix</i>)	4	7	11
Пастушковая птица (<i>Rallidae sp.</i>)	–	2	2
Голубь (<i>Columbidae sp.</i>)	–	3	3
Озерная чайка (<i>Larus ridibundus</i>)	1	2	3
Хохотунья (<i>Larus cachinnans</i>)	1	1	2

Окончание табл. 1

End of Table 1

1	2	3	4
Полевой жаворонок (<i>Alauda arvensis</i>)	–	3	3
Серая ворона (<i>Corvus cornix</i>)	2	3	5
Грач (<i>Corvus frugilegus</i>)	1	–	1
Галка (<i>Corvus monedula</i>)	2	–	2
Сорока (<i>Pica pica</i>)	–	2	2
Врановая птица (<i>Corvidae sp.</i>)	1	2	3
Обыкновенный скворец (<i>Sturnus vulgaris</i>)	–	2	2
Черный дрозд (<i>Turdus merula</i>)	–	1	1
Зяблик (<i>Fringilla coelebs</i>)	–	1	1
Воробьиная птица (<i>Passeriformes sp.</i>)	16	40	56
Птица (<i>Aves sp.</i>)	1	3	4
Птенец (<i>Aves sp.</i>)	2	17	19
Млекопитающие (<i>Mammalia</i>)			
Обыкновенный еж (<i>Erinaceus europaeus</i>)	–	4	4
Заяц-русак (<i>Lepus europaeus</i>)	–	2	2
Мышь (<i>Muridae sp.</i>)	2	–	2
Серая полевка (<i>Microtus sp.</i>)	65	18	83
Обыкновенная слепушонка (<i>Ellobius talpinus</i>)	–	2	2
Обыкновенный хомяк (<i>Cricetus cricetus</i>)	4	6	10
Большой суслик (<i>Spermophilus major</i>)	47	37	84
Степной сурок (<i>Marmota bobak</i>)	29	23	52
Косуля (<i>Capreolus sp.</i>)	–	4	4
Итого:	183	245	428

Ключевыми кормовыми объектами, определенными до ранга вида или рода, на изученном участке гнездования орлов-могильников являются большие суслики (20 %), серые полевки (19 %) и степные сурки (12 %). Если анализировать

распределение объектов питания по основным экологическим группам животных, то преобладающими группами являются степные грызуны (сурки, суслики и хомяки) (34 %), мышевидные грызуны (21 %) и мелкие воробьиные птицы (15 %) (рис. 2).

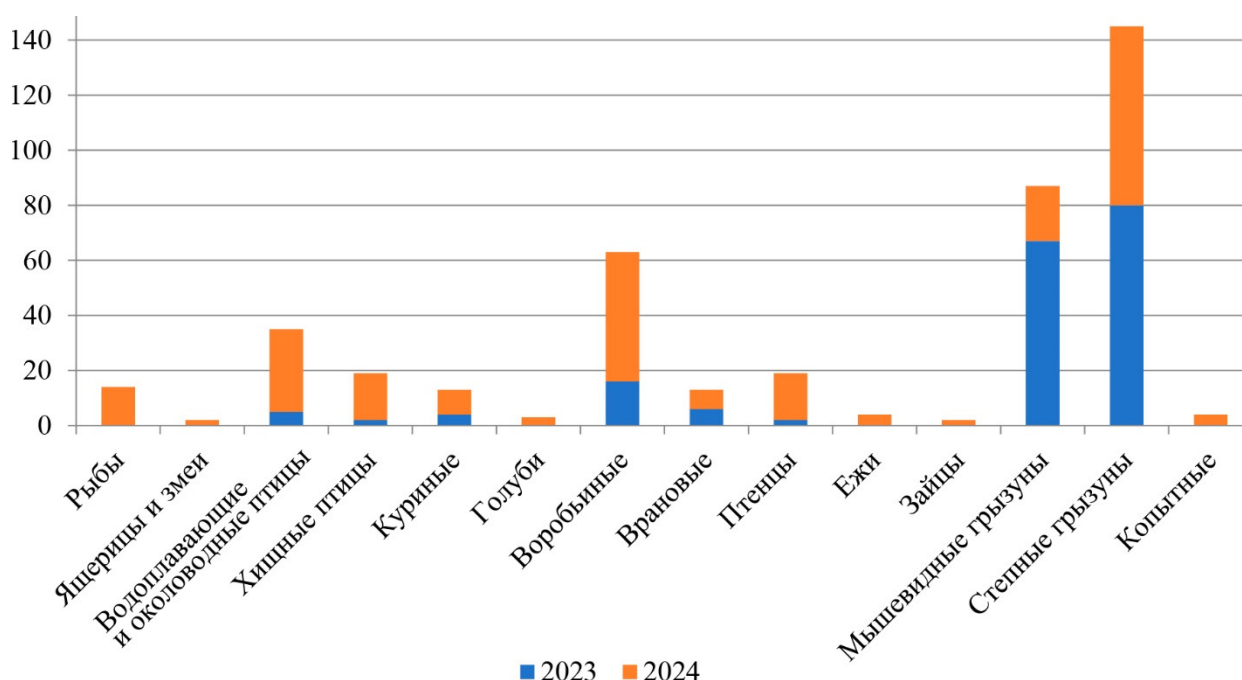


Рис. 2. Соотношение численности (шт.) представителей различных экологических групп животных в спектре питания пары орлов-могильников в Сengилеевских горах в гнездовой период (2023–2024)

Fig. 2. Ratio of numbers (pcs.) of representatives of different species in the diet of a pair of the Imperial Eagles in the Sengileevsky Mountains during the nesting period (2023–2024)

При этом в разные годы соотношение различных экологических групп животных в питании одной и той же пары орлов может существенно различаться. Так, в 2023 г. в рационе исследуемой пары орлов-могильников абсолютно доминировали крупные степные грызуны (44 %) и мышевидные грызуны (37 %). В 2024 г. в питании преобладали крупные степные грызуны (27 %), мелкие воробьинообразные птицы (19 %) и водоплавающие и околоводные птицы (12 %). При этом только в 2024 г. в питании отмечены рыбы (6 %), пресмыкающиеся (>1 %), голуби (1 %), ежи (2 %), зайцы (>1 %) и копытные (2 %). Существенно увеличилась доля хищных птиц (7 %) и неоперенных птенцов (7 %). По нашим данным, увеличение доли хищных птиц в питании орлов-могильников обусловлено добычей большого количества слетков черного коршуна ($n = 14$) – вида, являющегося наиболее многочисленным представителем дневных хищников на побережье Куйбышевского водохранилища [13]. Увеличение доли околоводных птиц обусловлено большим количеством добытых слетков серой цапли ($n = 24$), колония которой

сформировалась, вероятно, в тростниковых зарослях на заливе Куйбышевского водохранилища.

Интенсивность добычи кормовых объектов орлами-могильниками в гнездовой период имеет временную динамику, связанную с потребностями птиц и птенцов в пище. В апреле и мае, в период брачного поведения, гнездостроительства и насиживания кладки, количество принесенных на гнездо кормовых объектов относительно невелико. В июне интенсивность добычи корма достигает максимальных значений, что связано с необходимостью регулярного кормления в первые недели жизни вылупившихся птенцов. В июле, во время основного роста птенцов, интенсивность добычи корма сохраняется высокой. Затем в августе количество принесенных на гнездо кормовых объектов существенно снижается, что обусловлено покиданием слетков гнезда (рис. 3). Описанная выше динамика интенсивности кормодобывания в гнездовой сезон в целом совпадает с таковой в Левобережье [3] и является характерной для *A. heliaca*.

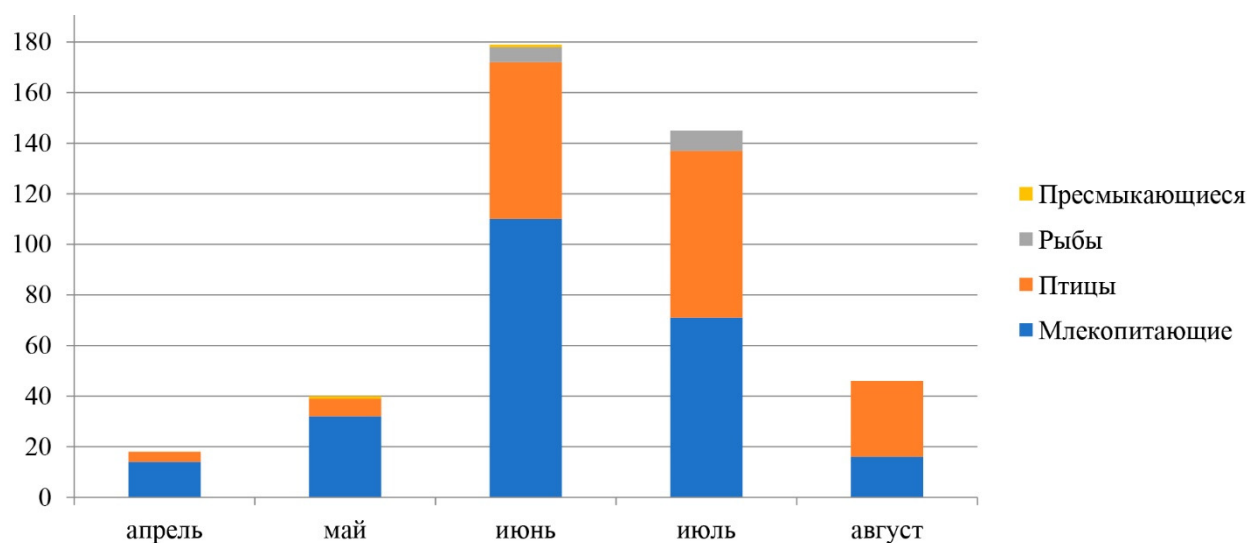


Рис. 3. Сезонная динамика добычи кормовых объектов (шт.) парой орлов-могильников в Сengилеевских горах в гнездовой период (2023–2024)

Fig. 3. Seasonal dynamics in prey production (pcs.) by a pair of the Imperial Eagles in the Sengileevsky Mountains during the nesting period (2023–2024)

Сезонное распределение ключевых в количественном и массовом отношении кормовых объектов орлов-могильников имеет свои особенности (рис. 4, 5). Крупные грызуны преобладают в июне, когда происходит интенсивный рост птенцов, а потребность в постоянстве корма наиболее острая. В остальные месяцы гнездового периода крупные грызуны в рационе орлов также присутствуют, но их доля существенно ниже, особенно в апреле и в августе. Доля крупных птиц в рационе орлов, напротив, увеличивается

в поздний период гнездового периода (июль–август), когда потребность подросших птенцов в количестве корма возрастает, но интенсивность кормления уже имеет второстепенное значение. Максимальное обилие мелких млекопитающих в кормовом рационе в оба года отмечено в июле, мелких птиц – в июне и июле. Несмотря на небольшую массу данных кормовых объектов, их высокое обилие и доступность могут играть существенную роль в наиболее важный период выкармливания птенцов.

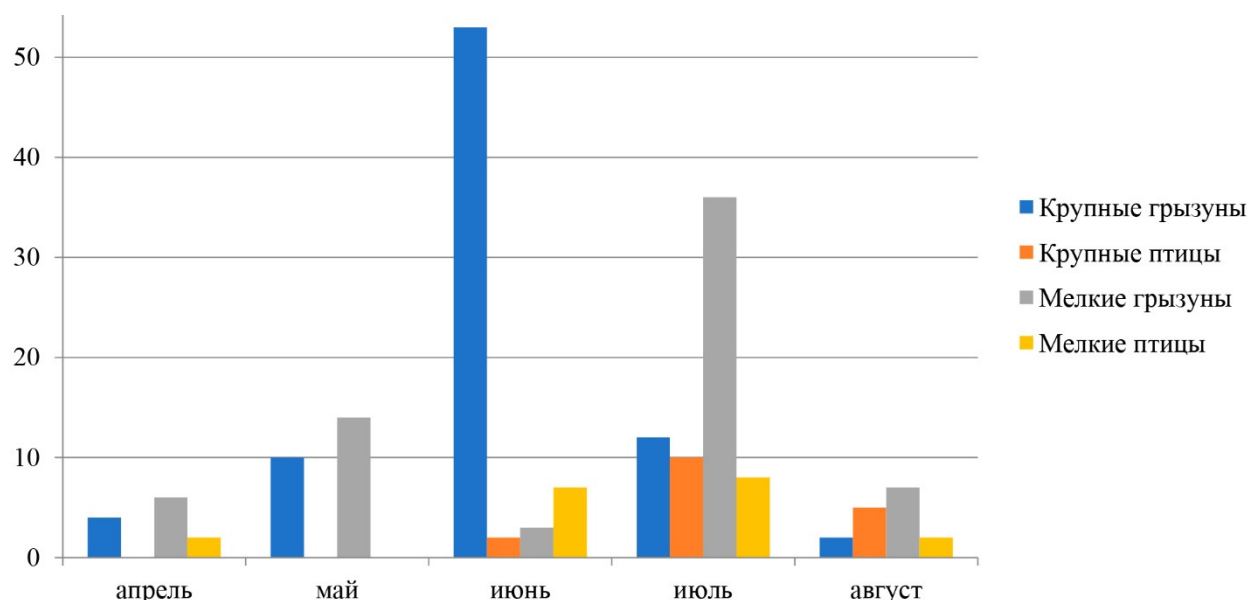


Рис. 4. Сезонная динамика количества (шт.) ключевых объектов добычи в рационе питания пары орлов-могильников в Сengилеевских горах в гнездовой период 2023 г: крупные грызуны (суслики, сурки и хомяки), мелкие грызуны (полевки и мыши), крупные птицы (цапли, ястребиные, чайки, утки, врановые, куриные и пастушковые), мелкие птицы (воробьиные, кроме врановых)

Fig. 4. Seasonal dynamics in the number (pcs.) of key prey items in the diet of a pair of the Imperial Eagles in the Sengileevsky Mountains during the nesting period of 2023: large rodents (ground squirrels, marmots and hamsters), small rodents (voles and mice), large birds (herons, hawks, gulls, ducks, crows, chickens and rails), small birds (sparrows, except corvids)

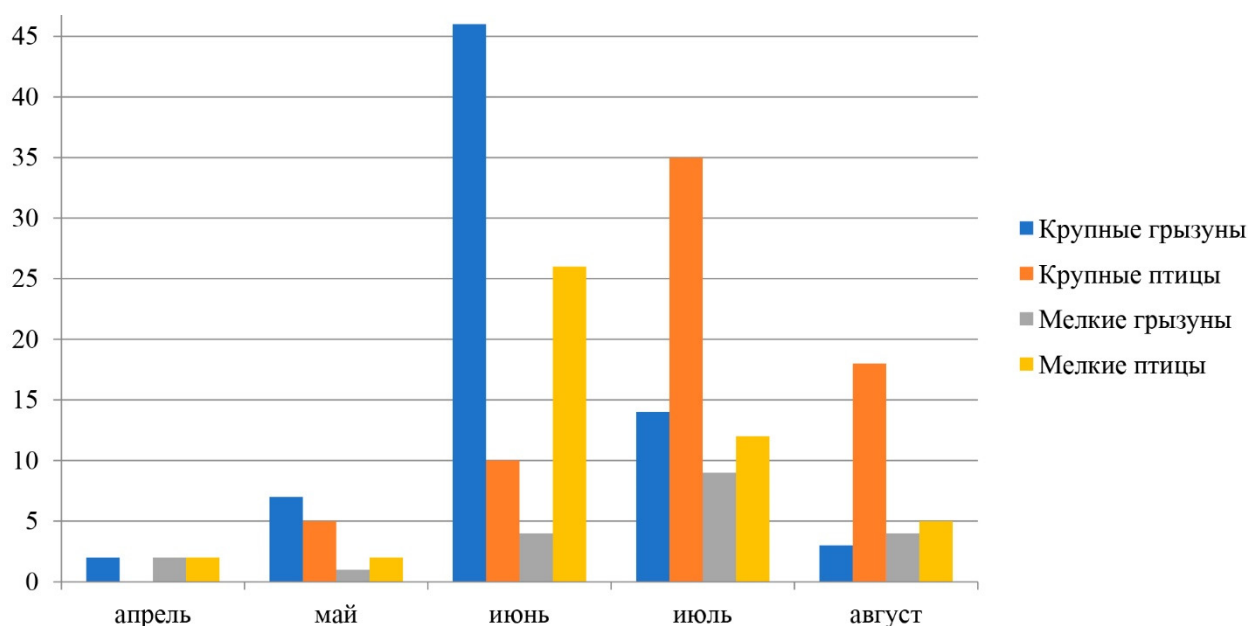


Рис. 5. Сезонная динамика количества (шт.) ключевых объектов добычи в рационе питания пары орлов-могильников в Сengилеевских горах в гнездовой период 2024 г: крупные грызуны (суслики, сурки, хомяки, в эту же группу включены зайцы и ежи), мелкие грызуны (полевки, мыши и слепушонки), крупные птицы (цапли, ястребиные, чайки, утки, врановые, куриные, пастушковые и голуби), мелкие птицы (воробьинообразные, кроме врановых)

Fig. 5. Seasonal dynamics in the number (pcs.) of key prey items in the diet of a pair of the Imperial Eagles in the Sengileevsky Mountains during the nesting period of 2024: large rodents (ground squirrels, marmots, hamsters, hares and hedgehogs also included in this group), small rodents (voles, mice and mole voles), large birds (herons, hawks, gulls, ducks, crows, chickens, rails and pigeons), small birds (sparrows, except corvids)

Количество кормовых объектов, принесенных в течение гнездового сезона на гнездо, существенно варьирует по годам и зависит от количества птенцов, срока их вылета из гнезда и частоты возвращения слетков на гнездо до окончательного отлета к районам зимовок. Так, в 2023 г. единственный выращенный птенец покинул гнездо 6 августа и больше в него не возвращался, а взрослые орлы принесли добычу на гнездо в последний раз 7 августа. В 2024 г. было выращено два птенца, которых родители продолжали кормить на гнезде даже после их вылета, вплоть до 25 августа. В результате количество принесенных за весь сезон кормовых объектов в 2024 г. было в 1,3 раз больше, чем в 2023 г. Таким образом, выращивание двух птенцов, по сравнению с одним птенцом, даже с учетом более длительного срока кормления слетков на гнезде, приводит к относительно небольшому увеличению количества добываемых объектов питания.

Однако, очевидно, более показательным является соотношение количества кормовых объектов с различной массой, принесенных на гнездо в течение сезона размножения, в случае выкармливания одного и двух птенцов. Для ключевых объектов питания (крупные степные грызуны), имеющих относительно большую массу, в 2023 г. количество принесенных на гнездо больших сусликов и степных сурков было в 1,3 раза больше по сравнению с 2024 г., что обратно пропорционально количеству выращенных птенцов. Количество добытых мышевидных грызунов, имеющих значительно меньшую массу, но в отдельные периоды выкармливания птенцов достигающих высокой доли в пищевом рационе, в 2023 г. было в 3,6 раз больше по сравнению с 2024 г. Как было показано выше, степные грызуны имеют ключевое значение на ранних стадиях выкармливания птенцов. Вероятно, в силу небольших размеров птенцов наиболее значение имеет сам факт наличия данного объекта питания в кормовом рационе орлов, нежели его количество, если оно

не меньше необходимого минимума. В то же время в 2024 г. по сравнению с 2023 г. наблюдалось значительное (на порядок) увеличение доли таких крупных объектов питания, как серая цапля (в 12 раз) и черный коршун (в 14 раз), что согласуется с увеличением потребности в корме крупных птенцов и слетков на более поздних стадиях выкармливания.

Заключение

Таким образом, проведенные исследования подтверждают сделанные ранее выводы [3], что, несмотря на широкую пластичность орлов-могильников в выборе объектов питания, грызуны открытых пространств остаются одними из ключевых кормовых объектов, доминирующих в пищевом рационе вида, и определяют локализацию гнездовых участков пар в границах ареала. Предполагается, что роль именно колониальных степных грызунов обеспечивает непрерывность питания птенцов в наиболее критичный период их развития (июнь – первая половина июля). Анализ наблюдений в течение пяти гнездовых сезонов (трех – в Левобережье и двух – в Правобережье) двух разных пар орлов-могильников, позволяет заключить, что июньская норма степных грызунов (сурки, суслики, хомяки) для выведения двух птенцов составляет около 45 особей, в то время как для выведения одного птенца достаточно и 30 особей.

Полученные данные также расширяют представление о кормовом рационе орлов-могильников, который может включать практически всех представителей фауны позвоночных животных, обитающей на гнездовом и охотничьем участке пары. Возможность расширения трофической ниши орла-могильника за счет других объектов добычи (мышевидные грызуны, рыбы, пресмыкающиеся, неоперенные птенцы, падаль и др.) может способствовать успешности выведения потомства, но, вероятно, не является определяющей.

Список литературы

1. Мосейкин В. Н. Орел-могильник в Нижнем Поволжье // Королевский орел: распространение, состояние популяций и перспективы охраны орла-могильника (*Aquila heliaca*) в России : сб. науч. тр. М. : Союз охраны птиц России, 1999. Вып. 1. С. 25–29.
2. Корепов М. В., Корепова Д. А. О пределах использования космоснимков для экстраполяции численности птиц // Первый Всероссийский орнитологический конгресс : тез. докладов. Тверь, 2018. С. 159–160.
3. Корепов М. В., Арбузова Л. А. Сезонная динамика спектра питания пары орлов-могильников (*Aquila heliaca*, Accipitridae, Accipitriformes) в Левобережье Ульяновской области // Зоологический журнал. 2023. Т. 102 (3). С. 317–324.
4. Титов С. В., Кузьмин А. А., Наумов Р. В. Динамика ареалов и современное состояние поселений наземных беличьих в правобережных районах Поволжья. Пенза : Изд-во ПГУ, 2015. 124 с.
5. Королевский орел: распространение, состояние популяций и перспективы охраны орла-могильника (*Aquila heliaca*) в России : сб. науч. трудов / под ред. В. П. Белика. М. : Союз охраны птиц России, 1999. Вып. 1. 166 с.

6. Пернатые хищники и их охрана. 2010. № 10. 219 с.
7. Корепов М. В. Распространение и численность могильника (*Aquila heliaca*, Falconiformes, Accipitridae) в центральной части Приволжской возвышенности // Зоологический журнал. 2012. Т. 91 (2). С. 190–201.
8. Хорват М., Фатер И., Юхаш Т. [и др.]. Динамика численности и изменения в питании орлов-могильников в Венгрии // Пернатые хищники и их охрана. 2018. Спецвып. 1. С. 106–107.
9. Бекмансуров Р. Х., Карякин И. В., Паженков А. С., Николенко Э. Г. Могильник в Республике Татарстан, Россия // Пернатые хищники и их охрана. 2010. № 20. С. 119–127.
10. Карякин И. В., Паженков А. С. Могильник в Самарской области, Россия // Пернатые хищники и их охрана. 2010. № 20. С. 97–118.
11. Корепов М. В., Бородин О. В. Солнечный орел (*Aquila heliaca*) – природный символ Ульяновской области. Ульяновск : НИЦ «Поволжье», 2013. 120 с.
12. Андрейчев А. В., Лапшин А. С., Кузнецов В. А. Рацион питания орла-могильника (*Aquila heliaca*, Falconiformes, Accipitridae) в республике Мордовия // Зоологический журнал. 2016. Т. 95 (3). С. 348–352.
13. Корепов М. В. Реки и озера Ульяновской области : монография. Ульяновск : Печатный двор, 2019. С. 189–212.

References

1. Moseykin V.N. Imperial Eagle in the Lower Volga River Region. *Korolevskiy orel: rasprostranenie, sostoyanie populyatsiy i perspektivy okhrany orla-mogil'nika (Aquila heliaca) v Rossii: sb. nauch. tr.* = Royal Eagle: Distribution, Population Status, and Conservation Prospects for the Imperial Eagle (*Aquila heliaca*) in Russia: Collection of Scientific Papers. Moscow: Soyuz okhrany ptits Rossii, 1999;(1):25–29. (In Russ.)
2. Korepov M.V., Korepova D.A. On the Limits of Using Space Images to Extrapolate Bird Numbers. *Pervyy Vserossiyskiy ornitologicheskiy kongress: tez. dokladov* = First All-Russian Ornithological Congress: Abstracts of Reports. Tver, 2018:159–160. (In Russ.)
3. Korepov M.V., Arbuzova L.A. Seasonal Dynamics in the Diet of a Pair of the Imperial Eagles (*Aquila heliaca*, Accipitridae, Accipitriformes) on the Left Bank in the Ulyanovsk Region. *Zoologicheskii zhurnal* = Zoological Journal. 2023;102(3):317–324. (In Russ.)
4. Titov S.V., Kuzmin A.A., Naumov R.V. *Dinamika arealov i sovremennoe sostoyanie poseleniy nazemnykh belich'ikh v pravoberezhnykh rayonakh Povolzh'ya* = Dynamics of Ranges and Current State of Settlements of Ground Squirrels on the Right Bank Regions in the Volga River Region. Penza: Izd-vo PGU, 2015:124. (In Russ.)
5. Belik V.P. (ed.). *Korolevskiy orel: rasprostranenie, sostoyanie populyatsiy i perspektivy okhrany orla-mogil'nika (Aquila heliaca) v Rossii: sb. nauch. trudov* = Royal Eagle: Distribution, Population Status, and Conservation Prospects for the Imperial Eagle (*Aquila heliaca*) in Russia: Collection of Scientific Papers. Moscow: Soyuz okhrany ptits Rossii, 1999;(1):166. (In Russ.)
6. *Pernatye khishchniki i ikh okhrana* = Birds of Prey and Their Conservation. 2010;(10):219. (In Russ.)
7. Korepov M.V. Distribution and Number of the Imperial Eagle (*Aquila heliaca*, Falconiformes, Accipitridae) in the Central Part of the Volga Upland. *Zoologicheskii zhurnal* = Zoological Journal. 2012;91(2):190–201. (In Russ.)
8. Khorvat M., Fater I., Yukhash T. et al. Population Dynamics and Diet Changes in the Imperial Eagles in Hungary. *Pernatye khishchniki i ikh okhrana* = Birds of Prey and Their Conservation. 2018;(Spetsvyp. 1):106–107. (In Russ.)
9. Bekmansurov R.Kh., Karyakin I.V., Pazhenkov A.S., Nikolenko E.G. Imperial Eagle in the Republic of Tatarstan, Russia. *Pernatye khishchniki i ikh okhrana* = Birds of Prey and Their Conservation. 2010;(20):119–127. (In Russ.)
10. Karyakin I.V., Pazhenkov A.S. Imperial Eagle in the Samara Region, Russia. *Pernatye khishchniki i ikh okhrana* = Birds of Prey and Their Conservation. 2010;(20):97–118. (In Russ.)
11. Korepov M.V., Borodin O.V. *Solnechnyy orel (Aquila heliaca) – prirodnyy simvol Ul'yanovskoy oblasti* = Solar Eagle (*Aquila heliaca*) as a Natural Symbol of the Ulyanovsk Region. Ulyanovsk: NITs Povolzhie, 2013:120. (In Russ.)
12. Andreychev A.V., Lapshin A.S., Kuznetsov V.A. Diet of the Imperial Eagle (*Aquila heliaca*, Falconiformes, Accipitridae) in the Republic of Mordovia. *Zoologicheskii zhurnal* = Zoological Journal. 2016;95(3):348–352. (In Russ.)
13. Korepov M.V. *Reki i ozera Ulyanovskoy oblasti: monografiya* = Rivers and Lakes of the Ulyanovsk Region: Monograph. Ulyanovsk: Pechatnyy dvor, 2019:189–212. (In Russ.)

УДК 599.73:574.34(571.63)

DOI 10.21685/2500-0578-2025-1-2

ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ДИКИХ КОПЫТНЫХ НА ЮГО-ЗАПАДЕ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

Т. А. Петров¹, Ю. А. Дарман², А. С. Титов³,
В. Б. Сторожук⁴, П. Л. Сонин⁵, Т. В. Марченкова⁶

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт «Экология», Москва, Россия

² Тихоокеанский институт географии Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток, Россия

^{3, 4, 5, 6} «Земля леопарда» имени Н. Н. Воронцова, Владивосток, Россия

¹ timofej-petrov@bk.ru, ² ydarman@mail.ru

Аннотация. Управление популяциями редких хищников невозможно без знания численности и плотности основных видов их жертв. На юго-западе Приморского края обитает единственная в мире дикая популяция дальневосточного леопарда, также данная территория входит в ареал амурского тигра. Основными объектами охоты этих редких хищников являются копытные животные: пятнистый олень, косуля, кабан. В 2019 г. здесь был обнаружен новый вид копытных для Приморского края и России – водяной олень. Цель работы – изучить численность и плотность диких копытных в ареале дальневосточного леопарда, оценить динамику изменений, произошедших с популяциями за три года. Для оценки численности и плотности диких копытных на юго-западе Приморского края были использованы материалы, полученные в результате двух полномасштабных авиаучетов, проведенных в 2019 и 2023 гг. Учетными маршрутами была покрыта вся российская часть ареала дальневосточного леопарда площадью 571 тыс. га, включающая в себя охотничьи хозяйства, особо охраняемые природные территории федерального и регионального значения. Оба исследования проведены по одинаковой методике и в максимально идентичных условиях. В 2019 г. общая длина маршрутов составила 1104,8 км, было встречено 1298 пятнистых оленей, 264 косули, 301 кабан, 11 водяных оленей. В 2023 г. на 999,6 км было встречено 1666 пятнистых оленей, 151 косуля, 71 кабан и 19 водяных оленей. С 2019 г. численность пятнистого оленя выросла на 25 % и составила 28,9 тыс. особей при плотности 50,5 ос/1000 га. Благоприятные условия для роста популяции создают высокопродуктивные дубово-широколиственные леса, отсутствие устойчивого снежного покрова в зимний период, а также мероприятия по зимней подкормке и усиленная охрана на территории федеральных особо охраняемых природных территорий. Одновременно, почти в два раза, снизилась численность косули, к 2023 г. ее поголовье составило 2,8 тыс. при плотности 4,8 ос/1000 га. Основными причинами сокращения популяции являются конкурентные взаимоотношения с пятнистым оленем, а также охотничий и браконьерский пресс за пределами особо охраняемых природных территорий. Численность кабана на юго-западе Приморского края за три года сократилась в результате вспышки африканской чумы свиней более чем в четыре раза и составила 1,3 тыс. особей при плотности 2,3 ос/1000 га. Численность водяного оленя на юге исследуемой территории за три года удвоилась и составила около 300 особей при плотности 2,8 ос/1000 га. Несмотря на депрессию популяций кабана и косули, благодаря росту численности пятнистого оленя, суммарное поголовье диких копытных животных в 2023 г. осталось на уровне 33 тыс. особей, что обеспечивает добычей растущие популяции дальневосточного леопарда и амурского тигра. Численность пятнистого оленя на исследуемой территории достигла исторического максимума. Рост популяции свидетельствует о том, что на юго-западе Приморского края сложились наиболее благоприятные условия для этого вида. При растущей плотности населения пятнистого оленя продолжится вытеснение косуль из лесных массивов в открытые биотопы. Вероятнее всего, ядро популяции косуль сохранится в редколесьях и луговых биотопах юга Хасанского района. Неизвестно, повлияет ли объявленный в Приморском крае запрет охоты на кабана на восстановление популяции этого вида. Прогноз на исход заболевания и восстановление численности животных в настоящий момент не ясен. Быстрый рост популяции водяного оленя на российской территории ареала не вызывает удивления. Совокупность благоприятных факторов внешней среды дополняется высокой плодовитостью животных и зрелостью на первом году жизни.

Ключевые слова: пятнистый олень, косуля, кабан, водяной олень, авиаучет

Финансирование: авиаучет проведен за счет внебюджетных средств ФГБУ «Земля леопарда» им. Н. Н. Воронцова.

Для цитирования: Петров Т. А., Дарман Ю. А., Титов А. С., Сторожук В. Б., Сонин П. Л., Марченкова Т. В. Изменения численности диких копытных на юго-западе Приморского края // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025. Vol. 10 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-1-2>

CHANGES IN THE NUMBER OF WILD UNGULATES IN THE SOUTHWEST PRIMORSKIY PROVINCE, RUSSIA

T.A. Petrov¹, Yu.A. Darman², A.S. Titov³,
V.B. Storozhuk⁴, P.L. Sonin⁵, T.V. Marchenkova⁶

¹All-Russian Scientific Research Institute "Ecology", Moscow, Russia

²Pacific Geographical Institute the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

^{3, 4, 5, 6} N.N. Vorontsov "The Land of the Leopard", Vladivostok, Russia

¹timofej-petrov@bk.ru, ²ydarman@mail.ru

Abstract. Management of populations of rare predators is impossible without knowledge of the number and density of their main prey species. In the Southwest Primorskiy Province, the world's only wild population of the Far Eastern leopard has been preserved, and the area is also part of the range of the Amur tiger. The main hunting objects of these rare predators are ungulates: sika deer, roe deer, wild boar. In 2019, a new ungulate species for Primorskiy Krai and Russia – the water deer – was discovered here. The aim of the work is to study the number and density of wild ungulates in the range of the Far Eastern leopard, to assess the dynamics of changes that have occurred in the populations over 3 years. Materials from two full-scale aerial surveys conducted in 2019 and 2023 were used to estimate the number and density of wild ungulates in the Southwest of Primorskiy Province. The survey routes covered the entire Russian part of the range of the Far Eastern leopard with an area of 571,000 ha, including hunting grounds and protected areas of national and provincial levels. Both surveys were conducted using the same methodology and under as identical conditions as possible. In 2019, the total length of the routes was 1104.8 km and 1298 sika deer, 264 roe deer, 301 wild boar and 11 water deer were encountered. In 2023, 1666 sika deer, 151 roe deer, 71 wild boar and 19 water deer were registered along 999.6 km. Since 2019, sika deer numbers have increased by 25 % to 28.9 thousand individuals at a density of 50.5 ind/1000 ha. Favorable conditions for population growth are created by highly productive oak-broadleaf forests, lack of stable snow cover in winter, as well as additional winter foraging and improvement of anti-poaching work on protected areas. At the same time, the roe deer number and density declined twofold, and by 2023 here was 2.8 thousand individuals at a density of 4.8 ind/1000 ha. The main reasons for the population decline are competitive relationships with sika deer, as well as hunting and poaching pressure outside the specially protected natural areas. As a result of the outbreak of African swine fever, the number of wild boar in the Southwest Primorskiy Province has decreased more than 4 times in three years to 1.3 thousand individuals at a density of 2.3 ind/1000 ha. Water deer population in the south part of the study area was doubled in three years and totaled about 300 individuals at a density of 2.8 ind/1000 ha. Despite the depression of wild boar and roe deer populations, due to the growth of sika deer numbers, the total population of wild ungulates in 2023 remained at the level of 33 thousand animals, which provides prey for the growing populations of the Far Eastern leopard and Amur tiger. The number of sika deer in the study area reached a historical maximum. The population growth indicates that the south-west of Primorskiy Province has the most favorable conditions for this species. With the increasing population of sika deer, roe deer will continue to be displaced from forested areas into open habitats. It is likely that the core roe deer population will remain in rare forests and meadow habitats in the south of Khasanskiy District. It is not known whether the ban on wild boar hunting announced in Primorskiy Province will affect the recovery of the population of this species. The prognosis for the outcome of the disease and the recovery of animal numbers is currently unclear. The rapid growth of the water deer population in the Russian part of its range is not surprising. The combination of favourable environmental factors is complemented by early puberty and high fertility of animals.

Keywords: sika deer, roe deer, wild boar, water deer, aerial survey

Financing: the aerial survey was carried out using extra-budgetary funds from the N.N. Vorontsov Federal State Budgetary Institution "Land of the Leopard".

For citation: Petrov T.A., Darman Yu.A., Titov A.S., Storozhuk V.B., Sonin P.L., Marchenkova T.V. Changes in the number of wild ungulates in the southwest Primorskiy province, Russia. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025;10(1). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-1-2>

Введение

Юго-запад Приморского края (ЮЗП) – это уникальная природная территория. Отличительной особенностью района является его эколого-зоогеографическая изолированность (рис. 1). Крупные млекопитающие, обитающие здесь, в течение многих лет отделены от основных популяций Приморского края широким коридором

из сельхозугодий, населенных пунктов, линейными сооружениями – Транссибирской железнодорожной магистралью, линией электропередачи, федеральной трассой «Уссури», а также широкой, освоенной долиной р. Раздольная. С южной и восточной частей территория ограничена водами залива Петра Великого, на западе проходит Российско-Китайская граница с инженерно-техническими сооружениями.

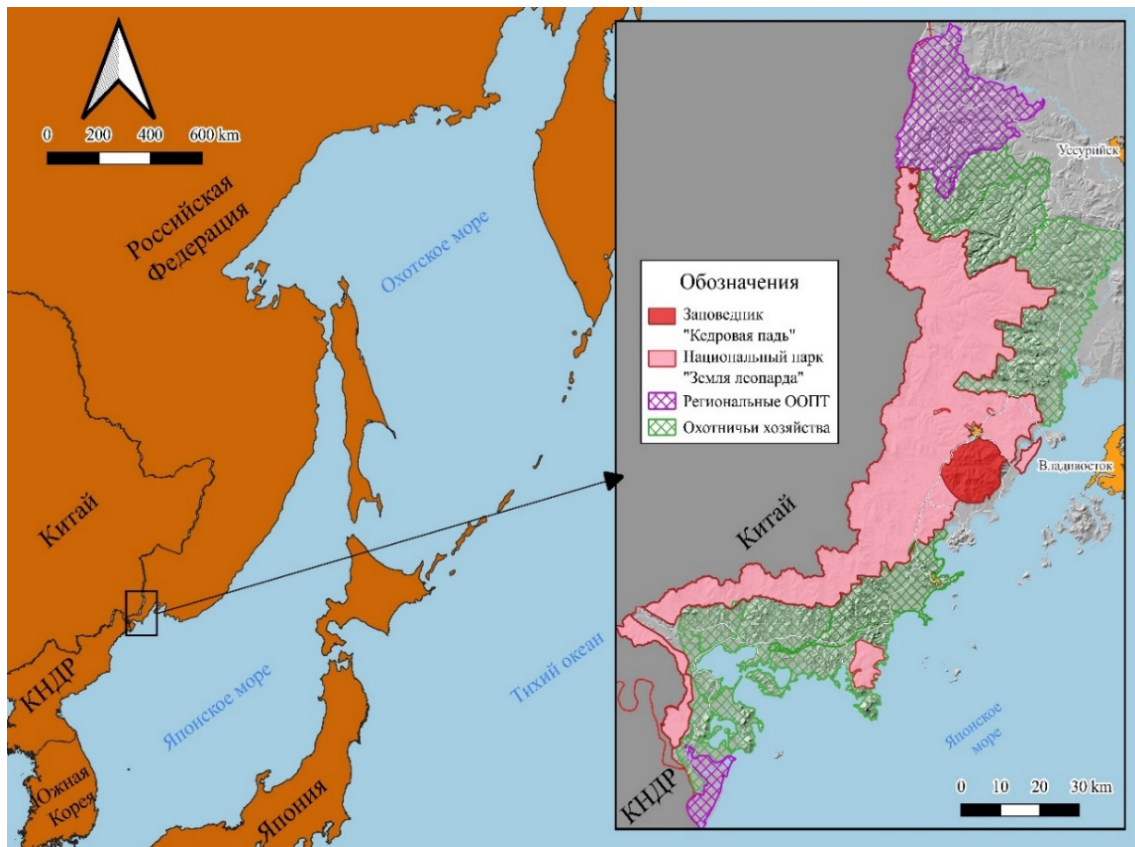


Рис. 1. Территория исследований

Fig. 1. Study area

Природные условия ЮЗП обеспечивают высокую продуктивность экосистем и большое разнообразие териофауны. Здесь удалось сохранить единственную в мире популяцию дальневосточного леопарда (*Panthera pardus orientalis* Schlegel, 1857). Помимо леопарда на данной территории также обитает самостоятельная Восточно-Маньчжурская популяция амурского тигра (*Panthera tigris altaica* Temminck, 1844). Основными объектами охоты этих двух видов редких кошек являются пятнистый олень (*Cervus nippon hortulorum* Swinhoe, 1864), сибирская косуля (*Capreolus pygargus* Pallas, 1773) и уссурийский кабан (*Sus scrofa ussuricus* Heude, 1888) [1–7]. Здесь также обитают небольшие группировки кабарги (*Moschus moschiferus* Linnaeus, 1758) и амурского горала (*Naemorhedus caudatus* Milne-Edwards, 1867) [8]. В 2019 г. был обнаружен новый для России вид – водяной олень (*Hydropotes inermis* Swinhoe, 1870) [9].

Сохранение популяций редких хищников невозможно без знаний о численности и особенностях распространения их основных видов добычи. Тем не менее исследованиям копытных животных на ЮЗП уделялось не так много внимания. Материалы по встречаемости следов, полученные попутно при проведении учета тигра и леопарда, отражали только тренды изменения

популяций копытных без абсолютных показателей [10, 11]. Единственные данные по абсолютной численности копытных на ЮЗП были получены в 2006 г. методом учета на площадках, заложенных во всех типах местообитаний как на особо охраняемых природных территориях (ООПТ), так и в охотничьих хозяйствах [12].

Самой распространенной официально-признанной методикой оценки численности диких животных на территории Российской Федерации является зимний маршрутный учет [13]. Он основан на подсчете числа следов зверей, пересекающих линию маршрута. Однако данная методика сильно зависит от погодных условий, в особенности от состояния снежного покрова. На территории ЮЗП снег распределяется неравномерно, часто тает в первые сутки после снегопада, нередко бесснежные зимы. Проводимый с 2013 г. сотрудниками ФГБУ «Земля леопарда», мониторинг с помощью сети фотоловушек позволяет получить только относительный индекс обилия – число встреч зверей на 100 ловушкосуток [14, 15]. В то же время, для мониторинга популяции дальневосточного леопарда и амурского тигра, оценки емкости биотопов для редких хищников требуется знание абсолютной численности их жертв. Решить данную проблему позволил авиаучет.

Материалы и методы

Территория исследований. Основная часть ЮЗП представлена горным типом рельефа, сформированным отрогами Восточно-Маньчжурских гор с максимальными высотами не более 900 м н.у.м. На севере расположено древнее вулканическое Борисовское плато (в среднем 450–600 м н.у.м.) с многочисленными каньонами и скальными стенками. В южной части преобладает мелкосопочник и плоские заболоченные равнины с невысокими останцами.

Основные типы местообитаний представлены широколиственными (43,3 %) и хвойно-широколиственными (21,4 %) лесами. Открытые типы биотопов составляют редины (19,9 %) и безлесные пространства (луга и болота – 15,4 %). Наибольшее значение имеют насаждения из дуба монгольского и кедра корейского, во много раз повышающие кормовую емкость биотопов для копытных.

Климат теплый муссонный, со среднегодовой температурой +4,0 °С, со среднегодовым количеством осадков 826 мм, выпадающим в основном летом. Зима короткая и обычно малоснежная. Снежный покров устанавливается в конце ноября и держится до начала марта. Его глубина составляет 8–12 см, на плато может достигать 25–30 см, на южных склонах и в прибрежной зоне снег часто отсутствует. В отдельные зимы снеговой покров может превышать отметку в 50–60 см с образованием наста, что приводит к массовой гибели диких копытных.

Метод исследования. Первый авиаучет диких копытных животных в ареале дальневосточного леопарда был проведен 14–20 декабря 2019 г., второй учет датирован 9–15 февраля 2023 г. Для возможности сравнения результатов оба исследования проведены по одинаковой методике и в максимально идентичных условиях. В 2019 г. учетчиками были задействованы две модели вертолетов: один день Еврокоптер А350 и два дня Робинсон R44. В 2023 г. учет проводился только на вертолете Робинсон R44. Учетная группа состояла из трех человек: штурмана и двух учетчиков. Штурман находился рядом с пилотом и с помощью GPS навигатора контролировал правильность прохождения маршрута и соблюдение полетных условий (скорость – 100 км/ч, высота – 100 м с огибанием рельефа). С каждого борта находился один учетчик, который фиксировал все встречи копытных в полосе учета шириной 150 м в полевой дневник и отмечал точку GPS координат. На Борисовском плато, где обзор ухудшали густые хвойные массивы, полоса учета была сужена до 100 м с каждого борта. Угол зрения для фиксации полосы учета обозначался изолентой на блистерах по

результатам тренировочных полетов над линиями электропередач в начале каждого полета. Для удобства наблюдений учеты проводились после того, как на большей части исследуемой территории установился снежный покров. В самой южной части, где снежный покров в зимний период является большой редкостью, безошибочно определять животных позволяла разреженная растительность, представленная дубово-черноберезовыми рединами, лугами и кустарниками.

Маршрутами была покрыта вся территория ЮЗП, включая: государственный природный биосферный заповедник «Кедровая падь», национальный парк «Земля леопарда» с охранной зоной, Хасанский природный парк краевого значения, южную часть Полтавского зоологического заказника, а также прилегающие охотничьи хозяйства. Общая площадь, на которую проводили экстраполяцию результатов учета, составила 571 тыс. га при длине маршрутов 1104,8 км в 2019 г. и 999,6 км в 2023 г. В 2019 г. на маршрутах было встречено 1298 пятнистых оленей, 264 косули, 301 кабан, 11 водяных оленей. В 2023 г. в полосу учета попали 1666 пятнистых оленей, 151 косуля, 71 кабан и 19 водяных оленей.

Исследуемая территория была поделена на три участка: северный, центральный и южный. В пределах каждого из участков заложено по одному замкнутому маршруту. Маршруты с координатами встреч копытных заносили на карту с разбивкой по 4 основным биотопам и 16 зонам. Для экстраполяции результатов зоны объединяли в группы по принадлежности к землям ООПТ и охотничьих хозяйств (рис. 2, табл. 1).

Единственным изменением, произошедшим на исследуемой территории за три года, стало присоединение к национальному парку «Земля леопарда» кластера «Гамовский» площадью 6928 га [16]. Таким образом, территория под управлением ФГБУ «Земля леопарда» была увеличена с 276 тыс. га в 2019 г., до 283 тыс. га в 2023 г., а территория охотничьего хозяйства «Приморьехота», к чьим территориям относился данный кластер, уменьшена с 30 тыс. га до 23 тыс. га.

В качестве основы для выделения биотопов использовали схему «Картографирование местообитаний крупных хищников и копытных Приморского края», 1 : 500000, ТИГ ДВО РАН [17]. Типология для ареала дальневосточного леопарда проведена на основе классификации, предложенной В. В. Еρμοшиным и В. В. Арамилевым [18]. Вкрапление одного типа биотопов в другой – ситуация обычная для ЮЗП, поэтому участки, имевшие площадь менее 1000 га и ширину менее 1 км, были поглощены соседними, более крупными выделами. Для практического использования была проведена генерализация

и сходные по условиям местообитания копытных были объединены в пять основных биотопов: хвойно-лиственные леса, широколиственные

леса, редколесья и кустарники, луга и болота, сельскохозяйственные угодья (рис. 3).

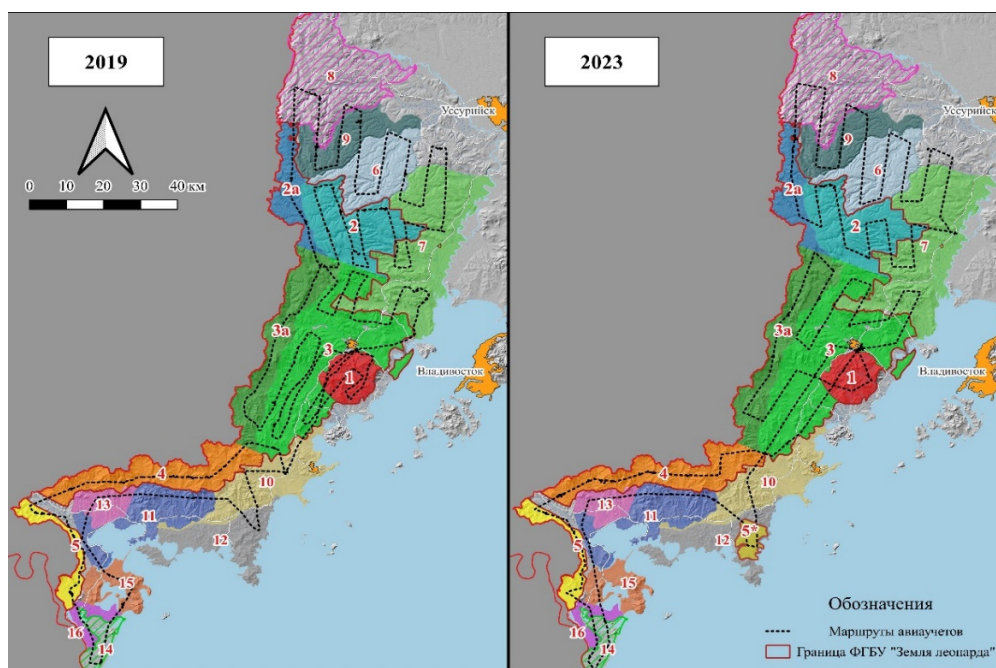


Рис. 2. Маршруты авиаучетов 2019 и 2023 гг. с зонами экстраполяции (обозначены разными цветами с порядковой нумерацией. Номера на карте соответствуют обозначениям в табл. 1)

Fig. 2. The 2019 and 2023 aerial survey routes with extrapolation zones (identified by different colours and numbered sequentially. The numbers on the map correspond to the designations in Table 1)

Таблица 1

Зоны экстраполяции авиаучетов

Table 1

Aerial survey extrapolation zones

Номера на рис. 2	Зоны экстраполяции	Площадь, тыс. га
1	Заповедник «Кедровая падь»	17,9
2	Нац. парк север до погран. полосы	48,8
2a	Нац. парк север за погран. полосой	23,5
3	Нац. парк центр до погран. полосы	95,1
3a	Нац. парк центр за погран. полосой	37,5
4	Нац. парк – южная часть от р. Пойма до р. Тесная	41,3
5	Нац. парк – Хасанский Кластер	12,4
5*	Нац. парк – Гамовский кластер	0,0/6,5*
6	Охотхозяйство «Борисовское»	26,6
7	Охотхозяйство «Нежинское»	55,4
8	Полтавский заказник	33
9	Охотхозяйство «Павлиновское»	30,7
10	Охотхозяйство «Славянское»	39
11	Охотхозяйство «Фауна»	33,3
12	Охотхозяйство «Приморехота»	30,3/23,8*
13	Охотхозяйство «Эдельвейс»	13,3
14	Хасанский природный парк	10
15	Охотхозяйство «Лебединое»	17,3
16	Охотхозяйство «Голубиный утес»	6,2
Общая площадь учета		571,0

П р и м е ч а н и е. * – участок передан из охотхозяйства «Приморехота» в национальный парк «Земля леопарда».

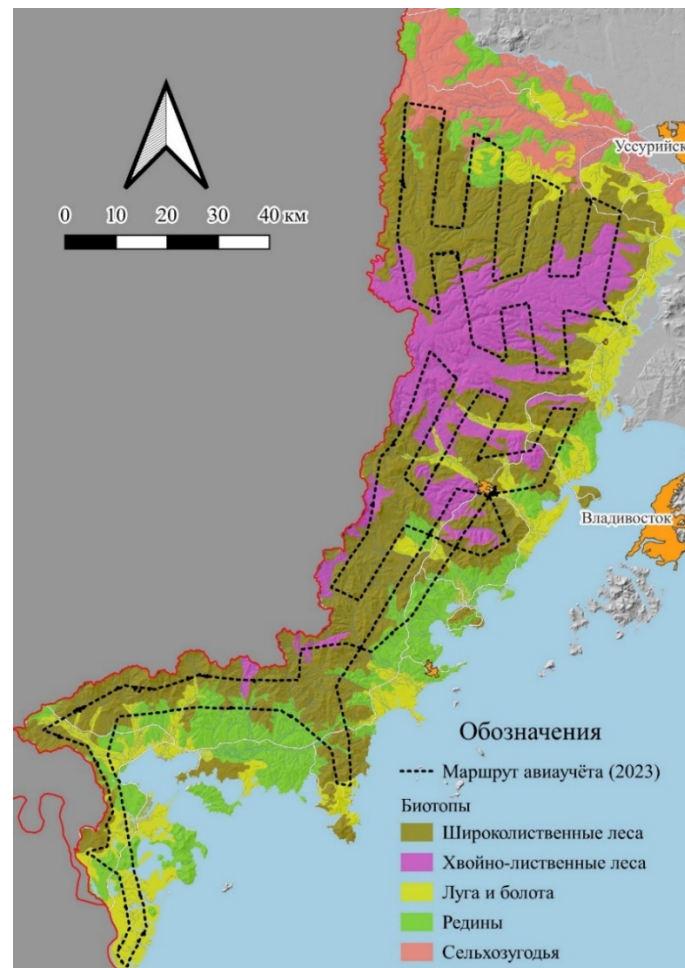


Рис. 3. Выделенные биотопы на территории Юго-западного Приморья и маршрут авиаучета 2023 г.

Fig. 3. Identified biotopes in the Southwest Primorskiy province and the route of the 2023 aerial survey

Для расчета плотности населения копытных использовали методику площадной интерполяции на основе кригинга [19, 20]. Учетная полоса методом *Intersect analysis* была разрезана на участки соответствующих биотопов с перенесением точек встреч копытных методом пространственного соединения на биотопные участки учетной полосы. Далее детерминированным методом интерполяции *Interpolation (IDW)* – регрессии на основе гауссовских процессов – была рассчитана плотность для каждого типа мест обитания и их агрегированных участков, по формуле

$$\hat{Z}(s_0) = \sum_{i=1}^N \lambda_i Z(s_i), \quad (1)$$

где $\hat{Z}(s_0)$ – совокупность значений в неизвестных локациях, описанная взвешенным средним λ_i и значениями в известных локациях $Z(s_i)$.

Взвешенное среднее рассчитывается по формуле

$$\lambda_i = \frac{[d(s_i, s_0)]^p}{\sum_{i=1}^N [d(s_i, s_0)]^p}, \quad (2)$$

где $d(s_i, s_0)$ – эвклидово расстояние между s_i и s_0 ; p – показатель степени, который регулирует скорость, с которой взвешенные значения стремятся к нулю с увеличением расстояния от локаций.

Расчеты плотности популяции и численности копытных проводили тремя способами.

1. По числу особей в заданной зоне экстраполяции, деленной на общую полосу учета, затем полученную плотность умножали на площадь зоны (плотность и численность по средней).

2. По числу особей в каждом наборе сегментов конкретного биотопа в заданной зоне экстраполяции, затем среднюю плотность по зоне рассчитывали путем деления суммарной численности на площадь зоны (плотность и численность по биотопам).

3. По сумме особей во всех сегментах конкретного биотопа, деленной на суммарную полосу учета, затем полученную плотность умножали на общую площадь данного биотопа. Эти данные были использованы как проверочные для суммарной численности на территорию всего ЮЗП и как основа оценки распределения копытных по разным биотопам.

Таким образом, получены две оценки численности по каждой территории, и проверочная суммарная численность для всего юго-запада Приморского края.

Для пятнистого оленя, в связи с высокой численностью, во избежание «переучета» (завышенных показателей численности и плотности) в некоторых зонах экстраполяции выделяли отдельные подзоны («зоны концентрации»). Эти зоны обычно были связаны с местами, где проводили мероприятия по зимней подкормке или наблюдались лучшие условия обитания (отсутствие снежного покрова, урожай дуба монгольского), из-за чего, при прохождении маршрута, в этих местах наблюдали крупные стада животных. Границами «зон концентраций» служили труднопреодолимые хребты, линия ИТС, близость к автомобильным дорогам широкого пользования. Подзоны выделяли отдельно и учитывали при расчете средних показателей и при статистических расчетах.

Карты были построены с помощью свободной кроссплатформенной геоинформационной системы QGIS версии 3.4.13. Для сравнения значимости изменений в плотности и численности использовали *t*-критерий Стьюдента. Перед

статическим сравнением показателей численности и плотности за 2019 и 2023 гг. данные были проверены на нормальность распределения с помощью критерия Шапиро – Уилка. Расчеты проводили в среде программирования R версии 4.3.2.

Результаты и их обсуждение

Пятнистый олень. На территории ЮЗП происходит рост популяции пятнистого оленя. Если в 2019 г. было учтено 24 тыс. голов, при плотности населения 42,3 ос/1000 га [21], то в 2023 г. общая численность животных составила 28,9 тыс. голов, а плотность выросла на 25 % – до 50,5 ос/1000 га. Тем не менее сравнение значимости изменений в плотности и численности с использованием *t*-критерия Стьюдента не выявил значимых различий между двумя учетами в средних показателях численности и плотности (*t*-test, *p*-value > 0,05).

На 30 % увеличилась группировка оленей в заповеднике «Кедровая падь» (табл. 2). В целом, с 2019 г. численность пятнистого оленя на территории ФГБУ «Земля леопарда» выросла на 11 % и составила 19,0 тыс. при плотности 67 ос/1000 га.

Таблица 2

Изменения плотности населения и численности пятнистого оленя на территории юго-запада Приморского края по результатам авиаучетов

Table 2

Changes in the density and number of sika deer in the Southwest Primorskiy province based on the results of aerial surveys

Зона	Название	2019		2023	
		Плотность, ос/1000 га	Численность	Плотность, ос/1000 га	Численность
1	Заповедник «Кедровая падь»	11,0	197	15,6	279
2–5	Нац. парк «Земля леопарда»	65,2	16853	70,5	18682
6	Охотхозяйство «Борисовское»	16,1	429	15,0	400
7	Охотхозяйство «Нежинское»	9,4	519	7,6	424
8	Полтавский заказник	94,3	3110	71,3	2350
9	Охотхозяйство «Павлиновское»	75,1	2303	141,1	4326
10	Охотхозяйство «Славянское»	2,0	78	12,2	475
11	Охотхозяйство «Фауна»	14,3	477	53,8	1791
12	Охотхозяйство «Приморохота»	0	0	5,6	134
13	Охотхозяйство «Эдельвейс»	4,2	56	0	0
14	Хасанский природный парк	0	0	0	0
15	Охотхозяйство «Лебединое»	0	0	0	0
16	Охотхозяйство «Голубиный утес»	0	0	0	0
Всего		42,3	24022	50,5	28861
Среднее значение по зонам экстраполяции μ		32,4	4707,6	40,8	5772,0
Среднеквадратическое отклонение <i>SD</i>		37,9	6967,7	44,1	7809,2
Стандартная ошибка среднего <i>SE</i>		17,0	3116,1	19,7	3492,0

В местах зимней подкормки на северном участке национального парка сформировалась

зона зимней концентрации животных, где показатели плотности достигали 445 ос/1000 га.

Такая же высокая плотность отмечена за линией пограничных инженерно-технических сооружений в верховьях рек Цукановка – Ивановка – до 461 ос/1000 га. Высокие плотности пятнистого оленя отмечены на этом участке и во время учета 2019 г. В отличие от северной части национального парка, здесь не проводят биотехнические мероприятия и высокие плотности животных сформированы естественным путем. Высокопродуктивные дубово-широколиственные леса здесь сочетаются с практически полным отсутствием снега зимой, что является одним из важнейших факторов предпочтения пятнистым оленем [22], а режим охраны федеральной ООПТ и приграничной зоны исключает возможность браконьерства.

Отсюда олени начали расселяться в сопредельные угодья охотничьего хозяйства «Фауна», в котором учтенное поголовье за три года утроилось. Благодаря хорошей охране и биотехнии удвоилось поголовье оленей в охотничьем

хозяйстве «Павлиновское», где по итогам авиаучета 2023 г. численность увеличилась до 4 тыс. особей. В целом, на территории охотничьих хозяйств ЮЗП общая численность пятнистого оленя составила 7,5 тыс. особей (26 % от всего населения оленей ЮЗП). На самом юге исследуемой территории, где местообитания представлены в основном лугами и болотами, пятнистый олень не отмечен во время обоих учетов.

И в 2019 и в 2023 гг. основное поголовье (около 70 %) пятнистых оленей населяло дубовые и смешанные широколиственные леса (рис. 4). Плотность населения в дубняках, в местах концентрации, в 2019 г. достигала 308 ос/1000 га, а в 2023 г. – до 483 ос/1000 га, что, безусловно, определяется крайне высокой продуктивностью этого типа леса. Низкую плотность животных (10 ос/1000 га) наблюдали в открытых биотопах, представленных долинами рек с лугами и болотами, что в 4 раза ниже, чем в 2019 г.

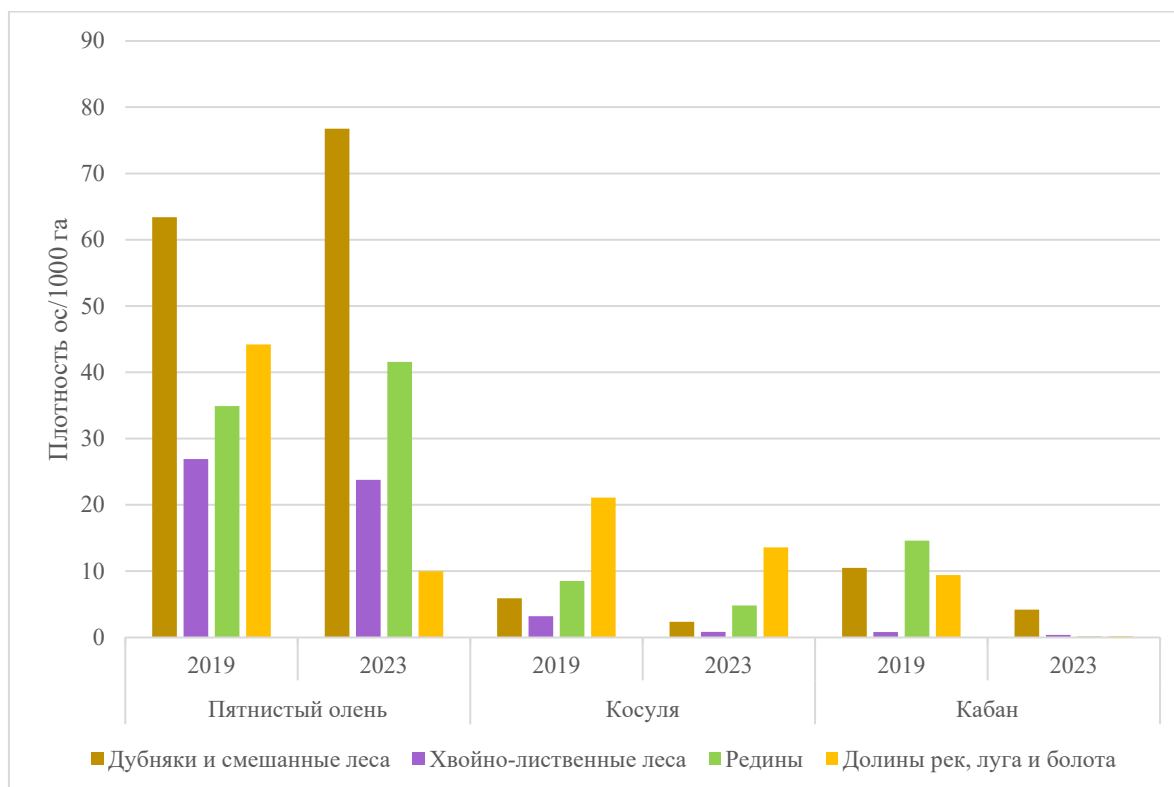


Рис. 4. Плотность копытных в основных типах биотопов юго-запада Приморского края по итогам авиаучетов 2019 и 2023 гг.

Fig. 4. Ungulate density in the main habitat types in the Southwest of Primorsky province based on the results of aerial surveys in 2019 and 2023

Сибирская косуля. Общее поголовье определено в 2,8 тыс. особей при средней плотности 4,8 ос/1000 га, что в два раза ниже показателей 2019 г. [20]. Анализ выявил статистически значимые различия в средних значениях численности между двумя учетами (t -test, p -value < 0,01).

Различий в средних значениях плотности выявлено не было (t -test, p -value > 0,05).

Снижение произошло, в первую очередь, в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах. Около половины поголовья косуль и в 2019, и в 2023 гг. было учтено в открытых

биотопах (долины рек, луга и заболоченные равнины, сельскохозяйственные угодья), которые занимают всего 15 % территории ЮЗП (рис. 4).

Основной причиной негативных изменений численности косули является трофическая конкуренция с пятнистым оленем, достигшим очень высоких плотностей. Это подтверждается тем, что оптимальные показатели численности и плотности косули (892 особи при плотности 26,7 ос/1000 га) зафиксированы только в открытых биотопах южной части исследуемой территории, где пятнистый олень не отмечался.

На территории ФГБУ «Земля леопарда» численность животных за три года снизилась

на 37 % и составила 1158 особей при плотности 4,3 ос/1000 га. Единственным участком федеральной ООПТ, где численность косули не подверглась значительным изменениям, была центральная зона национального парка (табл. 3). Здесь, на лугах и в редколесьях, расположенных на территории бывшего военного полигона «Нарвинский», плотность достигала 20,4 ос/1000 га. Самый высокий показатель отмечен в недавно взятом под охрану национального парка Гамовском кластере. Здесь на площади 6,5 тыс. га расчетная численность составила 150 косуль, а плотность в дубовых редколесьях достигала 37,6 ос/1000 га.

Таблица 3

Изменения плотности населения и численности косули на территории юго-запада Приморского края по результатам авиаучетов

Table 3

Changes in the density and number of roe deer in the Southwest Primorskiy province based on the results of aerial surveys

Зона	Название	2019		2023	
		Плотность, ос/1000 га	Численность	Плотность, ос/1000 га	Численность
1	Заповедник «Кедровая падь»	2,1	38	0,6	11
2–5	Нац. парк «Земля леопарда»	6,2	1610	4,3	1147
6	Охотхозяйство «Борисовское»	22,9	610	8,0	214
7	Охотхозяйство «Нежинское»	1,5	83	0,7	40
8	Полтавский заказник	6,0	198	7,8	257
9	Охотхозяйство «Павлиновское»	18,8	576	3,1	96
10	Охотхозяйство «Славянское»	2,0	78	1,5	59
11	Охотхозяйство «Фауна»	7,6	252	0,8	28
12	Охотхозяйство «Приморохота»	4,9	149	0	0
13	Охотхозяйство «Эдельвейс»	25,3	335	4,2	56
14	Хасанский природный парк	48,9	488	20,1	201
15	Охотхозяйство «Лебединое»	21,7	375	31,7	548
16	Охотхозяйство «Голубиный утес»	0	0	21,9	135
Всего		8,6	4792	4,8	2792
Среднее значение по зонам экстраполяции μ		11,9	958,4	8,1	558,4
Среднеквадратическое отклонение SD		8,1	390,5	10,4	439,6
Стандартная ошибка среднего SE		3,3	159,4	4,3	179,5

В охотничьих угодьях ЮЗП общее поголовье косули сократилось в 2 раза – с 2460 до 1033 особей, а плотности во многих охотхозяйствах («Приморохота», «Фауна», «Эдельвейс») зафиксированы на катастрофическом уровне 0,8–1,7 ос/1000 га.

Уссурийский кабан. Эпизоотия африканской чумы свиней на территории Приморского края [23] не обошла стороной и его юго-западную часть. В 2019 г. чума была зафиксирована в районе оз. Ханка и в северной части Полтавского заказника, но тогда не затронула популяцию кабана в ареале дальневосточного леопарда. Первая вспышка АЧС на исследуемой

территории была зафиксирована в январе 2020 г. (наши данные). К январю 2023 г. общая численность кабанов в ЮЗП сократилась более чем в четыре раза – до 1,3 тыс. голов, плотность снизилась до 2,3 ос/1000 га. Статистический анализ выявил значимые различия в средних значениях численности и плотности двух учетов (t -test, p -value < 0,01).

В национальном парке «Земля леопарда» поголовье сократилось в 4,5 раза – до 700 кабанов при плотности 2,7 ос/1000 га (табл. 4), особенно пострадала группировка животных на Борисовском плато на центральном участке. Из всех

выделенных зон ФГБУ «Земля леопарда» небольшие группировки сохранились только в заповеднике «Кедровая падь», где численность оценена примерно на том же уровне, что и в 2019 г. (около 180 особей), и в северной части

национального парка, за линией пограничных инженерно-технических сооружений, где были зафиксированы самые высокие плотности на всей исследуемой территории – 16,5 ос/1000 га, а численность составила около 500 кабанов.

Таблица 4

Изменения плотности населения и численности кабана на территории юго-запада Приморского края по результатам авиаучетов

Table 4

Changes in the density and number of wild boar in the Southwest Primorskiy province based on the results of aerial surveys

Зона	Название	2019		2023	
		Плотность, ос/1000 га	Численность	Плотность, ос/1000 га	Численность
1	Заповедник «Кедровая падь»	6,8	121	10,1	182
2–5	Нац. парк «Земля леопарда»	10,7	2759	2,7	712
6	Охотхозяйство «Борисовское»	21,2	565	0,5	14
7	Охотхозяйство «Нежинское»	3,0	166	0,4	20
8	Полтавский заказник	17,2	565	3,9	129
9	Охотхозяйство «Павлиновское»	1,4	44	7,8	240
10	Охотхозяйство «Славянское»	0	0	0	0
11	Охотхозяйство «Фауна»	14,3	477	0	0
12	Охотхозяйство «Приморохота»	0	0	0	0
13	Охотхозяйство «Эдельвейс»	10,5	140	2,1	28
14	Хасанский природный парк	7,5	75	1,5	15
15	Охотхозяйство «Лебединое»	0	0	0	0
16	Охотхозяйство «Голубиный утес»	0	0	0	0
Всего		8,7	4912	2,3	1340
Среднее значение по зонам экстраполяции μ		7,3	982,4	2,0	268,0
Среднеквадратическое отклонение SD		3,4	1090,9	2,5	380,3
Стандартная ошибка среднего SE		1,5	487,9	1,1	170,1

В охотничьих хозяйствах ЮЗП общая численность составила 300 кабанов по сравнению с 1410 в декабре 2019 г. В настоящее время постановлением губернатора Приморского края охота на этот вид в охотничьих хозяйствах Приморского края закрыта до сентября 2025 г. [24].

Учитывая высокий урожай желудей, в 2024 г. кабаны закономерно встречались преимущественно в дубняках (93 % поголовья). Доля встреч кабанов в остальных биотопах колебалась от 1,3 до 4,1 % (см. рис. 4).

Водяной олень. На территории ЮЗП продолжается быстрый рост численности этого вида. Его ареал ограничен заливными лугами, поймами рек, редианами южной части исследуемой территории и выделен на основании информации о встречах животных [9]. В декабре 2019 г. на данной территории было учтено 170 животных [25]. В 2023 г. расчетное минимальное поголовье в основных типах местообитаний водяного оленя составило 227 особей, а с учетом зоны спорадических встреч – около 300 оленей [26].

Показатель плотности, по данным авиаучета, в среднем составил 2,8 ос/1000 га. На участках ООПТ в ареале водяного оленя (южный кластер национального парка «Земля леопарда» и природный парк «Хасанский») численность животных составила 136 особей, что в 1,5 раза выше, чем во время авиаучета 2019 г. Однако большая часть оленей держалась территории природного парка «Хасанский», где плотность достигала 11,7 ос/1000 га. В южном кластере национального парка «Земля леопарда» в районе протоки Карасик численность водяного оленя сократилась. За три года здесь также в два раза сократилось и поголовье косули (с 354 до 184 особей). Эти два фактора могут свидетельствовать о проблемах с браконьерством на данном участке пограничной полосы с КНР.

Заклучение

По результатам авиаучета 2023 г., суммарное поголовье диких копытных ЮЗП составило

33 тыс. особей, что обеспечивает добычей растущие популяции дальневосточного леопарда и амурского тигра. Хотя общая численность осталась на уровне 2019 г., сохранить ее удалось только благодаря продолжающемуся росту популяции пятнистого оленя.

Если сравнить данные наших исследований с результатами абсолютных учетов численности, проведенных на территории ЮЗП зимой 2005–2006 гг. методом двойного оклада с прогнозом [12], то получится, что к 2023 г. численность пятнистого оленя на исследуемой территории выросла с 20 тыс. голов на 40 % и достигла исторического максимума. Рост популяции пятнистого оленя свидетельствует о том, что на ЮЗП сложились наиболее благоприятные условия для этого вида. Об этом свидетельствует и сравнение с современными данными по плотности оленей, полученными исследователями на других участках ареала Приморского края [27, 28]. Приграничный режим в совокупности с режимом федеральной ООПТ исключают возможность охоты на большей части ЮЗП и обеспечивают охрану от браконьеров. На юге территории к этим факторам добавляется высокая продуктивность дубово-широколиственных лесов и отсутствие снега зимой, а в центре и на севере – широкая сеть биотехнических комплексов.

Проведенный в 2006 г. учет [12] дал для ЮЗП расчетную численность 23 749 косуль. По результатам авиаучета 2019 г. численность животных составила 4792 особей [21]. Пятикратная разница в данных связана как с фактическим сокращением поголовья косули, так и в различиях и погрешностях используемых методик: не исключено некоторое завышение данных наземного учета при экстраполяции, а при учете с вертолета возможны пропуски мелких косуль. Кроме того, авиаучет не захватывал сельскохозяйственные угодья и широкие долины рек, где плотности косули, по данным В. В. Арамилева [12], были самыми высокими. В целом, к 2023 г. общая численность косули в ЮЗП сократилась многократно.

Сокращение численности косули началось со строительства на исследуемой территории линий инженерно-технических сооружений между СССР и Китаем в конце 70-х гг. XX в. Из-за невозможности миграций численность стала зависеть только от репродуктивных способностей местной популяции. В дальнейшем негативное воздействие оказали: браконьерский отстрел, бродячие собаки и хищники [1]. С ростом поголовья пятнистого оленя негативное воздействие на популяцию косули также стала оказывать конкуренция между этими двумя видами. Косули, вытесняемые пятнистым оленем в открытые

биотопы охотничьих хозяйств Хасанского, Уссурийского и Надеждинского районов, подвергаются здесь ненормированному охотничьему и браконьерскому отстрелу, о чем свидетельствует многократное снижение численности животных в этих районах за три года. Рассчитывать на восстановление былых показателей численности и плотности косули в сложившихся условиях вряд ли стоит. Возможно несколько увеличить численность в охотничьих хозяйствах, полностью закрыв здесь охоту на косулю на срок от 3 до 5 лет. При потенциальном уровне прироста в 25 % в год [29] поголовье сможет восстановиться хотя бы до показателей 2019 г.

Численность кабана на ЮЗП по результатам учетов 2006 г. составляла 4594 особи [12]. Эти данные сопоставимы с полученными нами в результате авиаучета 2019 г. Вероятно, в существующих условиях, такая численность является оптимальной для исследуемой территории. Однако, вследствие эпизоотии африканской чумы свиней, к 2023 г. поголовье кабанов на ЮЗП сократилось в 4,5 раза. Неизвестно, повлияет ли объявленный в Приморском крае запрет охоты на рост популяции этого вида. От данной эпизоотии не существует вакцин, а основной причиной распространения является человеческий фактор [30], поэтому прогноз на исход заболевания и восстановление численности кабанов в настоящий момент не ясен.

Быстрый рост популяции водяного оленя на российской территории ареала не вызывает удивления. В ЮЗП предпочитаемые этим видом прибрежные заболоченные равнины, широкие поймы рек и тростниковые болота чередуются с рединами. При этом основным лимитирующим фактором, негативно сказывающимся на водяных оленях, являются повторяющиеся многоснежные зимы [31], частота которых на юго-западе Приморского края резко сократилась за последние 20 лет. Даже стабильный снежный покров в зимний период устанавливается на юге исследуемой территории крайне редко. Совокупность благоприятных факторов внешней среды дополняется высокой плодовитостью животных и зрелостью на первом году жизни [31, 32]. Высокий потенциал увеличения численности этого вида вызывает опасения в части его взаимоотношений с косулей. Единственный участок исследуемой территории, где численность косули не подверглась сокращению, располагается в открытых биотопах южной части юго-западного Приморья, как раз там, где располагается ядро российской части популяции водяного оленя, и где эти животные за три года увеличили свою численность в два раза.

Данные проведенных авиаучетов можно также использовать для приблизительной оценки плотности населения крупных хищников, понимая, что вероятность их обнаружения с вертолета относительно невысока. В декабре 2019 г. и в феврале 2023 г. были зарегистрированы по 1 тигру и по 2 леопарда, но протяженность

маршрутов в последнем случае была меньше (суммарная полоса учета соответственно 3021,0 км² и 2701,6 км²). Расчетная плотность населения дальневосточного леопарда увеличилась с 0,66 до 0,74 ос/100 км², а амурского тигра – с 0,33 до 0,37 ос/100 км².

Список литературы

1. Коркишко В. Г. Видовой состав, численность и ее динамика хищных и копытных заповедника «Кедровая падь» // Современное состояние флоры и фауны заповедника «Кедровая падь» : сб. науч. тр. Владивосток : ДВО РАН СССР, 1992. С. 119–142.
2. Юдин В. Г., Юдина Е. В. Тигр Дальнего Востока России. Владивосток : Дальнаука, 2009. 483 с.
3. Середкин И. В., Зайцев В. А., Гудрич Д. М. [и др.]. Состав добычи и значение кабана (*Sus scrofa*) в питании амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) Среднего Сихотэ-Алиня // Успехи наук о жизни. 2012. № 5. С. 77–93.
4. Салманова Е. И., Костыря А. В., Джордж М. Д. Спектр питания дальневосточного леопарда *Panthera pardus orientalis* на юго-западе Приморского края России // Известия Иркутского государственного университета. Сер.: Биология. Экология. 2013. Т. 6, № 2. С. 84–89.
5. Матюхина Д. С., Салманова Е. И., Мухачева А., Микелл Д. Г. Особенности питания амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) на юго-западе Приморского края // Редкие и исчезающие виды крупных млекопитающих: стратегия изучения и охраны. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2013. С. 53–58.
6. Kerley L. L., Mukhacheva A. S., Matyukhina D. S. [et al.]. A comparison of food habits and prey preference of Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) at three sites in the Russian Far East // Integrative zoology. 2015. Vol. 10, № 4. P. 354–364.
7. Петруненко Ю. К. Трофическая экология тигра *Panthera tigris altaica*: новые подходы в исследовании : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2021. 28 с.
8. Petrov T. A., Maximova D. A., Sonin P. L., Sedash G. A. Long-tailed goral (*Naemorhedus caudatus*) in southwest Primorskiy Territory // Russian journal of Theriology. 2022. Т. 21, № 1. P. 70–74.
9. Дарман Ю. А., Сторожук В. Б., Седаш Г. А. *Hydropotes inermis* (*Cervidae*) – новый вид для фауны России из национального парка «Земля леопарда» (Россия) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2019. Т. 4, № 3. С. 127–129.
10. Пикунов Д. Г., Середкин И. В., Мухачева А. С. Мониторинг состояния популяций крупных хищных млекопитающих на юго-западе Приморского края // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2009. Т. 11, № 1–2. С. 124–128.
11. Пикунов Д. Г., Середкин И. В., Арамилев В. В., Николаев И. Г. Результаты учета численности дальневосточного леопарда, амурского тигра и копытных на юго-западе Приморского края в 2007 году // Комплексные исследования природной среды в бассейне реки Амур : материалы Межрегион. науч. конф. III Дружининские чтения. Хабаровск : Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, 2009. Т. 2. С. 241–243.
12. Арамилев В. В., Ленков И. А., Соколов С. А. Плотность населения копытных в ареале дальневосточного леопарда и амурского тигра // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. 2007. № 1. С. 21–23.
13. Формозов А. Н. Формула для количественного учета млекопитающих по следам // Зоологический журнал. 1932. Т. 11, № 2. С. 66–68.
14. Виткалова А. В., Шевцова Е. И., Матюхина Д. С. Мониторинг млекопитающих в ареале дальневосточного леопарда с помощью сети фотоловушек // Биологическое разнообразие: изучение и сохранение : материалы XIII Дальневосточной конференции по заповедному делу (г. Хабаровск, 21–23 октября 2020 г.). Хабаровск : Всемирный фонд дикой природы, 2020. С. 21–24.
15. Петров Т. А., Максимова Д. А., Марченкова Т. В., Дарман Ю. А. Оценка состояния популяционных группировок копытных животных заповедника «Кедровая падь» на основании данных фотомониторинга // Экосистемы. 2022. № 30. С. 138–150.
16. Дарман Ю. А., Каракин В. П., Сурмач С. Г., Чубарь Е. А. Новая территория национального парка «Земля леопарда» – кластер «Гамовский» // Биота и среда заповедных территорий. 2020. № 2. С. 63–84.
17. Ермошин В. В., Мурзин А. А., Арамилев В. В. Картографирование местообитаний крупных хищников и копытных Сихотэ-Алиня. Владивосток : Апельсин, 2011. 35 с.
18. Ермошин В. В., Арамилев В. В. Основные принципы картографирования местообитаний копытных и хищных млекопитающих на основе данных космической съемки // Материалы XII Совещания географов Сибири и Дальнего Востока. Владивосток : Тихоокеанский институт географии, 2004. С. 5–7.
19. Мазуров Б. Т., Юдкин В. А., Косарева А. М. Пространственная интерполяция в картографировании распределения охотничьих млекопитающих // Известия высших учебных заведений. Геодезия и аэрофотосъемка. 2013. № S4. С. 117–123.

20. Юдкин В. А., Косарева А. М., Фролов И. Г. [и др.]. Алгоритм интеграции результатов зимних маршрутных учетов охотничьих животных в среде ГИС // Современные проблемы науки и образования. 2015. № 1. С. 1803–1803.
21. Дарман Ю. А., Петров Т. А., Пуреховский А. Ж. [и др.]. Численность диких копытных животных в юго-западном Приморье // Вестник охотоведения. 2021. Т. 18, № 3. С. 170–181.
22. Бромлей Г. Ф., Кучеренко С. П. Копытные юга Дальнего Востока СССР. М. : Наука, 1983. 305 с.
23. Федеральная служба по ветеринарному и фитосанитарному надзору. URL: <https://fsvps.gov.ru/news/zaregistrirovana-vspyshka-afrikanskoj-chumy-svinej-v-primorskom-krae/>
24. О запрете охоты на кабана : постановление Губернатора Приморского края № 3-пг от 23.01.2023. URL: <http://publication.pravo.gov.ru/document/2500202301250001>
25. Дарман Ю. А., Седаш Г. А. Распространение и численность нового для фауны России вида – водяного оленя (*Hydropotes inermis*) // Современные проблемы охотоведения. 2020. С. 142–148.
26. Дарман Ю. А., Петров Т. А., Титов А. С. [и др.] Изменение численности диких копытных в ареале дальневосточного леопарда // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов : материалы Междунар. науч.-практ. конф. (г. Иркутск, 22–26 мая 2024 г.). Молодежный : Изд-во ФГБОУ Иркутский ГАУ, 2024. С. 51–56.
27. Мысленков А. И., Волошина И. В. Экология и мониторинг популяций копытных животных (амурского горала и пятнистого оленя) в Лазовском заповеднике (2015–2019 гг.) // Научные исследования в заповедниках и национальных парках Российской Федерации (2015–2021 гг.). Симферополь : Бизнес-Информ, 2022. С. 192–193.
28. Петров Т. А., Дарман Ю. А., Сторожук В. Б., Титов А. С. Численность диких копытных животных на территории Уссурийского заповедника и сопредельных охотничьих хозяйств по результатам авиаучета (2023 г.) // Амурский зоологический журнал. 2024. Т. 17, № 3. С. 731–746.
29. Арамилев В. В., Ленков И. А. Окончательный отчет по проекту «Оценка плотности населения копытных и степени использования ими кормов на юго-западе Приморского края». Владивосток : Институт устойчивого природопользования, 2006. 65 с.
30. Данилкин А. А. О роли кабана и человека в эпизоотии африканской чумы свиней в Российской Федерации // Вестник охотоведения. 2021. Т. 18, № 1. С. 54–63.
31. Дарман Ю. А., Седаш Г. А. Корейский водяной олень (*Hydropotes inermis argyropus* Heude, 1884): очерк для включения нового вида в Красную книгу Российской Федерации // Биота и среда заповедных территорий. 2020. № 3. С. 35–40.
32. Kim B. J. Korean Water Deer. Seocheon : National Institute of Ecology of South Korea, 2016. 59 p.

References

1. Korkishko V.G. Species composition, abundance and its dynamics of predatory and ungulate animals of the Kedrovaya Pad Nature Reserve. *Sovremennoe sostoyanie flory i fauny zapovednika «Kedrovaya pad'»: sb. nauch. tr. = Current state of flora and fauna of the Kedrovaya Pad Nature Reserve: collection of articles*. Vladivostok: DVO RAN SSSR, 1992:119–142. (In Russ.)
2. Yudin V.G., Yudina E.V. *Tigr Dal'nego Vostoka Rossii = Tiger of the Russian Far East*. Vladivostok: Dal'nauka, 2009:483. (In Russ.)
3. Seredkin I.V., Zaytsev V.A., Gudrich D.M. et al. Composition of prey and the importance of wild boar (*Sus scrofa*) in the diet of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) of the Middle Sikhote-Alin. *Uspekhi nauk o zhizni = Advances in Life Sciences*. 2012;(5):77–93. (In Russ.)
4. Salmanova E.I., Kostyrya A.V., Dzhordzh M.D. The food spectrum of the Far Eastern leopard *Panthera pardus orientalis* in the southwest of Primorsky Krai, Russia. *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Biologiya. Ekologiya = The Bulletin of Irkutsk State University. Series «Biology. Ecology*. 2013;6(2):84–89. (In Russ.)
5. Matyukhina D.S., Salmanova E.I., Mukhacheva A., Mikell D.G. Features of the diet of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) in the southwest of Primorsky Krai. *Redkie i ischezayushchie vidy krupnykh mlekopitayushchikh: strategiya izucheniya i okhrany = Rare and endangered species of large mammals: a strategy for study and conservation*. Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2013:53–58. (In Russ.)
6. Kerley L.L., Mukhacheva A.S., Matyukhina D.S. et al. A comparison of food habits and prey preference of Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) at three sites in the Russian Far East. *Integrative zoology*. 2015;10(4):354–364.
7. Petrunenko Yu.K. *Troficheskaya ekologiya tigra Panthera tigris altaica: novye podkhody v issledovanii: PhD abstract = Trophic ecology of the tiger Panthera tigris altaica: new approaches to research: PhD Abstract*. Tomsk, 2021:28. (In Russ.)
8. Petrov T.A., Maximova D.A., Sonin P.L., Sedash G.A. Long-tailed goral (*Naemorhedus caudatus*) in southwest Primorskiy Territory. *Russian journal of Theriology*. 2022;21(1):70–74.
9. Darman Yu.A., Storozhuk V.B., Sedash G.A. *Hydropotes inermis (Cervidae) – novyy vid dlya fauny Rossii iz natsional'nogo parka «Zemlya leoparda» (Rossiya). Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka = Hydropotes inermis (Cervidae) – a new species for Russian fauna from the national park "Land of the Leopard" (Russia). Nature Conservation Research. Science of Nature Reserves*. 2019;4(3):127–129. (In Russ.)

10. Pikunov D.G., Seredkin I.V., Mukhacheva A.S. Monitoring the state of populations of large predatory mammals in the southwest of Primorsky Krai. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk = News of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2009;11(1–2):124–128. (In Russ.)
11. Pikunov D.G., Seredkin I.V., Aramilev V.V., Nikolaev I.G. Results of the census of the Far Eastern leopard, Amur tiger and ungulates in the southwest of Primorsky Krai in 2007. *Kompleksnye issledovaniya prirodnoy sredy v basseynе reki Amur: materialy Mezhhregion. nauch. konf. III Druzhininskie chteniya = Comprehensive studies of the natural environment in the Amur River basin: Proceedings of the Interregional Scientific Conference. III Druzhinin Readings*. Khabarovsk: Institut vodnykh i ekologicheskikh problem DVO RAN, 2009;2:241–243. (In Russ.)
12. Aramilev V.V., Lenkov I.A., Sokolov S.A. Ungulate population density in the range of the Far Eastern leopard and Amur tiger. *Sovremennye problemy prirodopol'zovaniya, okhotovedeniya i zverovodstva = Modern problems of nature management, hunting and animal husbandry*. 2007;(1):21–23. (In Russ.)
13. Formozov A.N. Formula for quantitative accounting of mammals by tracks. *Zoologicheskii zhurnal = Journal on zoology*. 1932;11(2):66–68. (In Russ.)
14. Vitkalova A.V., Shevtsova E.I., Matyukhina D.S. Monitoring mammals in the Far Eastern leopard's range using a network of camera traps. *Biologicheskoe raznoobrazie: izuchenie i sokhraneniye: materialy XIII Dal'nevostochnoy konferentsii po zapovednomu delu (g. Khabarovsk, 21–23 oktyabrya 2020 g.) = Biological diversity: study and preservation: materials from the XIII Far Eastern Conference on Preserved Nature (Khabarovsk, October 21–23, 2020)*. Khabarovsk: Vsemirnyy fond dikoy prirody, 2020:21–24. (In Russ.)
15. Petrov T.A., Maksimova D.A., Marchenkova T.V., Darman Yu.A. Assessment of the state of population groups of ungulates of the Kedrovaya Pad Nature Reserve based on photo monitoring data. *Ekosistemy = Ecosystems*. 2022;(30):138–150. (In Russ.)
16. Darman Yu.A., Karakin V.P., Surmach S.G., Chubar' E.A. New territory of the national park "Land of the Leopard" – cluster "Gamovskiy". *Biota i sreda zapovednykh territoriy = Biota and environment of protected areas*. 2020;(2): 63–84. (In Russ.)
17. Ermoshin V.V., Murzin A.A., Aramilev V.V. *Kartografirovaniye mestoobitaniy krupnykh khishchnikov i kopytnykh Sikhote-Alinya = Mapping the habitats of large predators and ungulates in the Sikhote-Alin region*. Vladivostok: Apel'sin, 2011:35. (In Russ.)
18. Ermoshin V.V., Aramilev V.V. Basic principles of mapping the habitats of ungulates and predatory mammals based on space satellite data. *Materialy XII Soveshchaniya geografov Sibiri i Dal'nego Vostoka = Proceedings of the XII Conference of Geographers of Siberia and the Far East*. Vladivostok: Tikhookeanskiy institut geografii, 2004:5–7. (In Russ.)
19. Mazurov B.T., Yudkin V.A., Kosareva A.M. Spatial interpolation in mapping the distribution of game mammals. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Geodeziya i aerofotos'emka = Proceedings of higher educational institutions. Geodesy and aerophotosurveying*. 2013;(S4):117–123. (In Russ.)
20. Yudkin V.A., Kosareva A.M., Frolov I.G. et al. Algorithm for integrating the results of winter route surveys of game animals in a GIS environment. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya = Modern problems of science and education*. 2015;(1):1803–1803. (In Russ.)
21. Darman Yu.A., Petrov T.A., Purekhovskiy A.Zh. et al. The number of wild ungulates in the south-western Primorye. *Vestnik okhotovedeniya = Bulletin of hunting*. 2021;18(3):170–181. (In Russ.)
22. Bromley G.F., Kucherenko S.P. *Kopytnye yuga Dal'nego Vostoka SSSR = Ungulates of the southern Far East of the USSR*. Moscow: Nauka, 1983:305. (In Russ.)
23. *Federal'naya sluzhba po veterinarnomu i fitosanitarnomu nadzoru = Federal Service for Veterinary and Phytosanitary Surveillance*. (In Russ.). Available at: <https://fsvps.gov.ru/news/zaregistrirovana-vspyshka-afrikanskoy-chumy-svinej-v-primorskom-krae/>
24. *O zaprete okhoty na kabana: postanovlenie Gubernatora Primorskogo kraya № 3-pg ot 23.01.2023 = On prohibiting the wild boar hunting: Resolution of the Governor of Primorsky Krai No. 3-pg of 23.01.2023*. (In Russ.). Available at: <http://publication.pravo.gov.ru/document/2500202301250001>
25. Darman Yu.A., Sedash G.A. Distribution and numbers of a new species for the fauna of Russia – the water deer (*Chodopotes inermis*). *Sovremennye problemy okhotovedeniya = Modern problems of hunting*. 2020:142–148. (In Russ.)
26. Darman Yu.A., Petrov T.A., Titov A.S. et al. Changes in the number of wild ungulates in the range of the Far Eastern leopard. *Okhrana i ratsional'noe ispol'zovanie zhivotnykh i rastitel'nykh resursov: materialy Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. (g. Irkutsk, 22–26 maya 2024 g.) = Protection and rational use of animal and plant resources: Proceedings of the International scientific-practical conference (Irkutsk, May 22–26, 2024)*. Molodezhnyy: Izd-vo FGBOU Irkutskiy GAU, 2024:51–56. (In Russ.)
27. Myslenkov A.I., Voloshina I.V. Ecology and monitoring of ungulate populations (Amur goral and sika deer) in the Lazovsky Nature Reserve (2015–2019). *Nauchnye issledovaniya v zapovednikakh i natsional'nykh parkakh Rossiyskoy Federatsii (2015–2021 gg.) = Scientific research in nature reserves and national parks of the Russian Federation (2015–2021)*. Simferopol: Biznes-Inform, 2022:192–193. (In Russ.)
28. Petrov T.A., Darman Yu.A., Storozhuk V.B., Titov A.S. The number of wild ungulates in the Ussuri Nature Reserve and adjacent hunting grounds based on the results of aerial surveys (2023). *Amurskiy zoologicheskii zhurnal = Amurian Zoological Journal*. 2024;17(3):731–746. (In Russ.)

29. Aramilev V.V., Lenkov I.A. *Okonchatel'nyy otchet po proektu «Otsenka plotnosti naseleniya kopytnykh i stepeni ispol'zovaniya imi kormov na yugo-zapade Primorskogo kraya» = Final report on the project "Assessment of the population density of ungulates and the degree of their use of feed in the southwest of Primorsky Krai"*. Vladivostok: Institut ustoychivogo prirodopol'zovaniya, 2006:65. (In Russ.)
30. Danilkin A.A. On the role of wild boar and humans in the epizootic of African swine fever in the Russian Federation. *Vestnik okhotovedeniya = Bulletin of hunting*. 2021;18(1):54–63. (In Russ.)
31. Darman Yu.A., Sedash G.A. Korean water deer (*Chodopotes inermis argyropus* Neude, 1884): essay for inclusion of a new species in the Red Book of the Russian Federation. *Biota i sreda zapovednykh territoriy = Biota and environment of protected areas*. 2020;(3):35–40. (In Russ.)
32. Kim B.J. *Korean Water Deer*. Seochon: National Institute of Ecology of South Korea, 2016:59.



УДК 57.032+57.033

DOI 10.21685/2500-0578-2025-1-3

СМЕНА МИКРОБНЫХ ФОРМАЦИЙ В МАТЕРИАЛАХ ОРГАНИЧЕСКИХ ОТХОДОВ ПТИЦЕВОДСТВА В ПРОЦЕССАХ ЕСТЕСТВЕННОЙ ДЕСТРУКЦИИ

Г. В. Ильина¹, Д. Ю. Ильин²

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

¹ilyina.g.v@pgau.ru, ²ilyin.d.u@pgau.ru

Аннотация. Неотъемлемым атрибутом современной цивилизации является интенсивное производство полноценного пищевого белка. Наиболее динамично во всем мире и в России в частности развивается производство мяса птицы, поскольку эта отрасль отличается коротким циклом воспроизводства и быстрой окупаемостью вложенных средств. Однако растущие темпы и объемы производства влекут за собой и прогрессирующее наращивание масс отходов. Пометные массы и птичья подстилка вывозятся на полигоны хранения или непосредственно на поля, где с течением времени подвергаются естественной деструкции, сопровождаемой эмиссией газов в атмосферу и миграцией биогенов в почву и грунтовые воды. Попадание биогенов и аборигенной микрофлоры помета в почву ведет к изменению состава компонентов биоценозов и характеристик их биотопов. Темпы и эффективность деструкции зависят от ферментативного потенциала присутствующей микрофлоры и интегрального воздействия эндогенных и экзогенных факторов. Цель исследований: изучение динамики видового состава и средообразующей роли микрофлоры органических отходов птицеводства в процессах их естественной деструкции и рассмотрение факторов, определяющих смену формаций. В процессе работы решались следующие задачи: изучение аборигенной микрофлоры помета птиц, исследование состава автохтонной, аллохтонной и зимогенной микрофлоры, исследование роли микрофлоры в формировании вектора трансформации субстрата (реакции и температуры среды), оценка закономерностей смены микробных формаций. Установлена роль аборигенной микрофлоры помета в процессах аммонификации как стартового этапа деструкции азотсодержащей массы отходов. С процесса аммонификации запускается ступенчатая деградация пометно-подстилочной смеси. Смещение диапазона pH в щелочную область, вызванное деятельностью аммонификаторов, является фактором, препятствующим распространению грибной микрофлоры и деструкции труднорастворимых полимеров. Воздействие высоких температур на термальной фазе компостирования субстрата является фактором отбора, резко модифицирующим видовой состав и определяющим его глубокую перестройку. Установлена определяющая роль автохтонной микрофлоры почвы на финальных стадиях деструкции органических отходов. Видовое разнообразие микроорганизмов в массах органических отходов закономерно изменяется на разных этапах деструкции. Темпы смены микробных формаций снижаются по мере разложения материала, а динамическое равновесие состава микрофлоры сопряжено с достижением стабильного баланса биогенных элементов, главным образом, азота и углерода.

Ключевые слова: органические отходы, деструкция органического вещества, микрофлора компостов, микрофлора почвы, микробные сукцессии

Для цитирования: Ильина Г. В., Ильин Д. Ю. Смена микробных формаций в материалах органических отходов птицеводства в процессах естественной деструкции // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025. Vol. 10 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-1-3>

CHANGE OF MICROBIAL FORMATIONS IN ORGANIC POULTRY WASTE MATERIALS DURING NATURAL DEGRADATION PROCESSES

G.V. Ilyina¹, D.Yu. Ilyin²

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

¹ilyina.g.v@pgau.ru, ²ilyin.d.u@pgau.ru

Abstract. The intensive production of food protein is an integral attribute of modern civilization. Poultry meat production is developing most dynamically all over the world and in Russia, in particular, because this industry is characterized by a short reproduction cycle and quick payback of invested funds. However, the growing rates and volumes of production also entail a progressive increase in waste masses. Litter and poultry litter are transported to landfills or directly to the fields, where over time they undergo natural degradation, accompanied by the emission of gases into the atmosphere and biogens into the soil and groundwater. The ingress of biogens and indigenous microflora of manure into the soil leads to changes in the composition of biocenosis components and the

characteristics of their biotopes. The rate and efficiency of degradation depend on the enzymatic potential of the microflora present and the integral effect of endogenous and exogenous factors. Purpose of research: study of dynamics of species composition and environment-forming role of microflora of organic wastes of poultry farming in the processes of their natural destruction and consideration of factors determining the change of formations. In the process of work the following tasks were solved: study of indigenous microflora of poultry litter, study of composition of autochthonous, allochthonous and zymogenic microflora, study of microflora role in formation of substrate transformation vector (reaction and medium temperature), evaluation of microbial formation change regularities. The role of indigenous microflora of manure in the processes of ammonification as a starting stage of degradation of nitrogen-containing waste mass was established. From the process of ammonification starts the step-by-step degradation of manure-litter mixture. The shift of the pH range to the alkaline region caused by the activity of ammonifiers is a factor preventing the proliferation of fungal microflora and degradation of hard-to-degrade polymers. Exposure to high temperatures in the thermal phase of substrate composting is a selection factor sharply modifying the species composition and determining its deep reorganization. The determining role of autochthonous soil microflora at the final stages of organic waste degradation has been established. Species diversity of microorganisms in the masses of organic wastes naturally changes at different stages of degradation. The rates of microbial formations change decrease as the material decomposes, and the dynamic equilibrium of microflora composition is associated with the achievement of a stable balance of biogenic elements, mainly nitrogen and carbon.

Keywords: organic waste, organic matter destruction, compost microflora, soil microflora, microbial succession

For citation: Ilyina G.V., Ilyin D.Yu. Change of microbial formations in organic poultry waste materials during natural degradation processes. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025;10(1). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-1-3>

Введение

Неотъемлемым атрибутом современной цивилизации является интенсивное производство полноценного пищевого белка. Наиболее динамично во всем мире и в России в частности развивается производство мяса птицы, поскольку эта отрасль отличается коротким циклом воспроизводства и быстрой окупаемостью вложенных средств. Однако растущие темпы и объемы производства влекут за собой и прогрессирующее наращивание масс отходов. Сосредоточение на ограниченных площадях большого поголовья сельскохозяйственной птицы, использование в рационах нетрадиционных кормов может привести к изменению микробиоценоза кишечника птиц. В связи с этим функционирование животноводческих и птицеводческих комплексов сопряжено с угрозой для окружающей среды, поскольку может являться источником патогенных бактерий, вирусов, спор грибов, эндотоксинов. Попадание биогенов и аборигенной микрофлоры помета в почву ведет к изменению состава компонентов биоценозов и характеристик их биотопов [1, 2, 3]. Помет является наиболее распространенным отходом птицеводства и существует необходимость коррекции последствий его неправильной утилизации для окружающей среды [4, 5]. При этом важно понимание роли микроорганизмов в процессах естественной деструкции пометных масс на полигонах хранения [6–9]. В настоящее время пристальное внимание исследователей нацелено на разработку экологически обоснованных технологий биодеструкции подобных отходов [10–12]. Особое значение имеет тот факт, что отходы,

содержащие помет животных, являются источником такого ценного элемента, как азот, поэтому проблема его удержания в почве и перевода в ассимилируемые формы всесторонне изучается [5, 13]. Естественная деструкция органического материала отходов, по своей сути, аналогична природным процессам разложения и почвообразования, осуществляемым разнообразными комплексами микроорганизмов, однако значительные массы таких материалов, не характерные для природных биомов, существенно растягивают во времени процессы компостирования и гумификации [6]. Пометные массы и птичья подстилка вывозятся на полигоны хранения или непосредственно на поля, где с течением времени подвергаются естественной деструкции, сопровождаемой эмиссией газов в атмосферу и миграцией биогенов в почву и грунтовые воды. Такой подход к утилизации требует экологически обоснованного подхода и мониторинга биотопов. Темпы и эффективность деструкции органических отходов зависят от ферментативного потенциала присутствующей микрофлоры и интегрального воздействия эндогенных и экзогенных факторов. Именно почвенные микроорганизмы выполняют системообразующие функции в таких процессах, как почвообразование, разложение почвенного органического вещества, стимуляция роста и обеспечение защиты растений от патогенной микрофлоры [14, 15]. Целесообразно изучение микробного профиля материала отходов по мере протекания процессов разложения, что позволит установить закономерности, важные для определения возможностей управления этим процессом.

Цель исследований: изучение динамики видового состава и средообразующей роли микрофлоры органических отходов птицеводства в процессах их естественной деструкции и рассмотрение факторов, определяющих смену формаций. В процессе работы решались следующие задачи: изучение аборигенной микрофлоры помета птиц, исследование состава автохтонной, аллохтонной и зимогенной микрофлоры, исследование роли микрофлоры в формировании вектора трансформации субстрата (реакции и температуры среды), оценка закономерностей смены микробных формаций.

Методы исследований

Исследования, положенные в основу работы, проводились в течение 2023 и 2024 гг. на территории Пензенской области. Лабораторные эксперименты, связанные с выделением, определением и поддержанием культур микроорганизмов, выполнялись на базе лаборатории биотехнологии и ускоренной селекции ФГБОУ ВО Пензенский ГАУ. Исследуемые материалы представляли собой пометно-подстилочные отходы, образующиеся при выращивании и откорме индеек на производственных площадках ООО «ПензаМолИнвест» ГК Дамате, расположенного в Нижнеомовском районе Пензенской области. Для микробиологических исследований использовали как материал свежих отходов, отобранный непосредственно при удалении с производственной площадки, так и материал, хранящийся на полигоне в условиях естественного компостирования. Отбор проб производили методом «конверта», отбирая по пять образцов с площадки хранения. Микрофлора пометно-подстилочных материалов изучалась в течение года, причем образцы для исследований отбирали ежеквартально – с момента размещения партии отходов (апрель) от свежей партии; после хранения в течение трех, шести, девяти месяцев и по истечении года. Выделение и изоляцию чистых микробных культур из разных объектов проводили по методу Пастера или Дригальского; идентификацию выделенных микроорганизмов проводили общепринятыми методами микробиологического анализа [16–20]. Для выявления общего представительства бактериальной микрофлоры использовали мясо-пептонный агар. Для выявления грибной микрофлоры использовали питательную среду Сабуро. О процессах деструкции отходов судили по убыли целлюлозы, содержание которой определяли азотно-спиртовым методом (методом Кюршнера).

Эксперименты проводили в трехкратной повторности, различия считали достоверными

при $p \leq 0,05$. Статистическую обработку данных производили по методике Доспехова, а также с использованием функций Excel пакета Microsoft Office.

Результаты исследований

На начальном этапе исследований производились отборы проб отработанной пометно-подстилочной массы, сразу же после ее поступления на полигон размещения из цехов по выращиванию и откорму индейки. Количественная оценка микробной обсемененности материала показала, что в изученном материале титр микроорганизмов довольно высокий, что в среднем составляет порядка $5,0 \times 10^8$ КОЕ/г сухого субстрата. При этом очевидна разница в количестве микроорганизмов в пробах отходов, полученных с разных технологических площадок. Так, для отходов с площадок выращивания титр составил $4,8 \times 10^8$ КОЕ/г, а с площадок откорма соответственно $22,5 \times 10^8$ КОЕ/г сухого субстрата (рис. 1–3). При анализе качественного состава микрофлоры свежих отходов установлено присутствие в образцах представителей резидентной микрофлоры желудочно-кишечного тракта птицы (бактерии рода кишечной палочки, анаэробные клостридии, бактероиды, клетки дрожжей в небольшом количестве). При этом за весь период исследований, представителей патогенной микрофлоры (бактерий родов *Klebsiella*, *Salmonella*, *Proteus*, а также патогенных бактерий рода *Enterococcus*) выявлено не было.

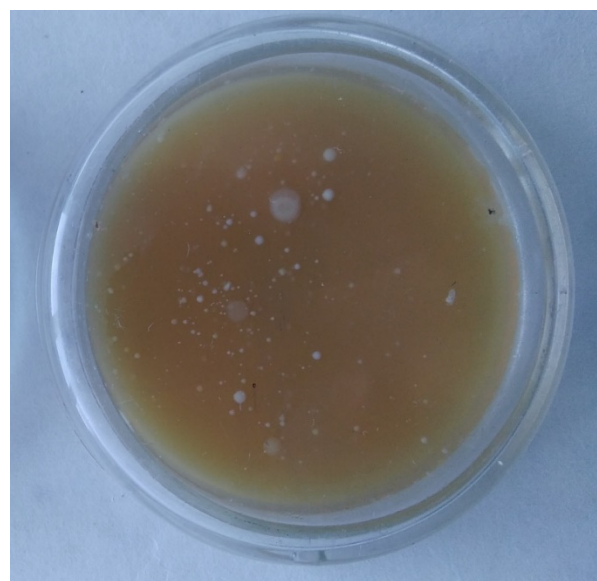


Рис. 1. Колонии микроорганизмов, выделенные из пометно-подстилочных материалов, удаленных с площадок выращивания птицы

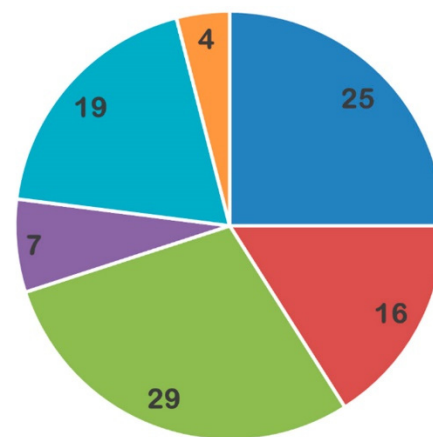
Fig. 1. Colonies of microorganisms isolated from litter materials removed from poultry growing areas



Рис. 2. Колонии микроорганизмов, выделенные из пометно-подстилочных материалов, удаленных с площадок откорма птицы

Fig. 2. Colonies of microorganisms isolated from litter materials removed from poultry fattening areas

В микробном профиле пометно-подстилочных материалов, удаленных с разных производственных площадок, различаются доли бактерий – представителей различных родов (рис. 3, 4). Если в пометных отходах с площадок выращивания доминируют представители рода *Bacteroides*, а род *Escherichia* является субдоминантным, то в материалах с площадок откорма преобладает род *Bacillus*, род *Escherichia* сохраняет свои

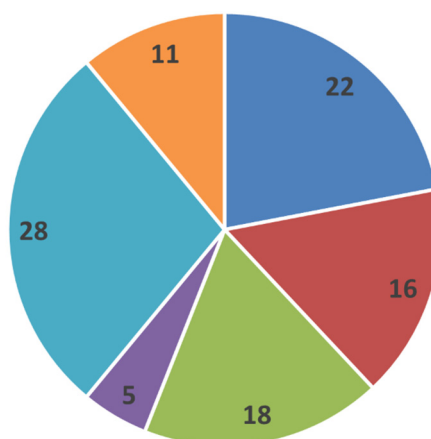


■ *Escherichia* ■ *Clostridium* ■ *Bacteroides*
■ *Candida* ■ *Bacillus* ■ прочие

Рис. 3. Представительство родов бактерий в микробном профиле пометно-подстилочных материалов, удаленных с площадок выращивания птицы, %

Fig. 3. Representation of bacterial genera in the microbial profile of litter materials removed from poultry growing areas, %

позиции, а доля бактероидов становится сопоставимой с родом *Clostridium*. Бактерии рода *Bacillus*, не являясь резидентами желудочно-кишечного тракта птицы, относятся к представителям зимогенной микрофлоры. Особого внимания заслуживает их доля в микробном профиле материалов с площадок откорма (28 %), тогда как в материалах с площадок выращивания их доля заметно меньше (19 %).



■ *Escherichia* ■ *Clostridium* ■ *Bacteroides*
■ *Candida* ■ *Bacillus* ■ прочие

Рис. 4. Представительство родов бактерий в микробном профиле пометно-подстилочных материалов, удаленных с площадок откорма птицы, %

Fig. 4. Representation of bacterial genera in the microbial profile of litter materials removed from poultry fattening areas, %

Это может объясняться привнесением зимогенной микрофлоры на площадки откорма за счет использования большего ассортимента и больших объемов кормов и премиксов, а также за счет большего количества производственных манипуляций на таких площадках. Эти факторы способны обеспечить привнесение таких сапрофитных спорообразующих бактерий, как *Bacillus mycoides*. Обильное присутствие бактерий рода *Bacillus* заслуживает отдельного внимания. Эта группа бактерий играет важную роль в процессах аммонификации как стартового этапа деструкции азотсодержащей массы отходов. Таким образом, деструктивные процессы в материалах с площадок откорма должны начинаться более активно. Представители же рода *Bacteroides*, по всей видимости, вытесняются более конкурентоспособной споровой флорой. В пользу данного предположения свидетельствует и обнаружение в материалах, полученных с площадок откорма, более заметной доли прочих аллохтонных микроорганизмов, участвующих в трансформации свежего органического вещества и являющихся представителями

зимогенной микрофлоры почв и органических компостов.

В материале, доставленном непосредственно с площадок выращивания, было выделено незначительное количество мицелиальных грибов и не были обнаружены представители актиномицетов. Доля мицелиальных грибов в составе микрофлоры пометных отходов с площадок откорма более заметна. Это может быть связано с более грубой структурой подстилочного материала, а также с разнообразным составом кормов, определяющим относительно низкие значения pH субстрата (на уровне 6,2–7,0 на разных участках). В составе мицелиальной микрофлоры присутствуют несовершенные и низшие грибы, для которых необходим органический азот (по убыванию представительства: *Aspergillus*, *Penicillium*, *Fusarium*, *Alternaria*, *Mucor*). Данное явление следует рассматривать как проявление глубокой связи физиологии микроорганизмов со свойствами среды их обитания. Однако рост на среде Сабуро при посевах образцов даже с площадок откорма отмечался не во всех повторениях опыта (рис. 5).



Рис. 5. Единичная грибная колония на питательной среде Сабуро, образец с площадок откорма

Fig. 5. Single fungal colony on Saburo nutrient medium, sample from fattening sites

Слабое представительство мицелиальных грибов и актиномицетов в свежей пометно-подстилочной массе может объясняться преобладанием в ней смеси легкодоступных питательных факторов (непереваренные компоненты пищи и остатки кормов), преимущественно утилизируемых бактериями. Еще одним фактором, сдерживающим развитие мицелиальной флоры, может быть высокое значение pH субстрата (на уровне 8,0–9,5), обусловленное процессами

аммонификации, сопровождающимися выделением свободного аммиака. Смещение диапазона pH в щелочную область обычно рассматривается как один из неблагоприятных факторов, препятствующих распространению грибов в данной экологической нише.

Тем не менее аборигенная микрофлора помета, представленная как резидентными микроорганизмами желудочно-кишечного тракта птицы, так и представителями зимогенной микрофлоры,

способна обеспечить инициацию процессов аммонификации как стартового этапа деструкции азотсодержащей массы отходов. С процесса аммонификации запускается ступенчатая деградация пометно-подстилочной смеси. С активизацией нитрификационных процессов реакция среды начинает изменяться в кислую сторону, и к моменту сокращения эмиссии летучих аминов (о чем можно косвенно судить по снижению интенсивности характерного запаха) pH достигает значений порядка 6,5–7,5. С разогревом, связанным с экзотермическими процессами деструкции органического вещества и деятельностью аэробной микрофлоры, наступает термическая фаза компостирования органики. Воздействие высоких температур на термальной фазе является фактором отбора, резко модифицирующим видовой состав и определяющим его глубокую перестройку. Поэтому уже через два-три месяца хранения пометно-подстилочных масс на полигоне, микробный профиль субстрата заметно изменяется. Сокращаются в количестве или исчезают представители резидентной микрофлоры желудочно-кишечного тракта птицы, а на передние позиции выходят бактерии рода *Bacillus* и анаэробные азотфиксирующие бактерии рода *Clostridium*: *C. pasteurianum* и *C. butyricum*. Существенно обогащается комплекс мицелиальных грибов, в субстратах сохраняется доминирование рода *Aspergillus*, при этом из компоста выделяются аскомицеты

родов *Myceliophthora* и *Thielavia*. Присутствие указанных термофильных грибов свидетельствует о состоявшейся термофазе, утилизации легкодоступных источников углерода и активизации деструкции трудно разлагаемых лигно-целлюлозных компонентов подстилочных материалов. В условиях нехватки растворимых источников углерода при высоких температурах эти грибы хорошо приспособлены к использованию нерастворимых источников углерода для получения энергии, таких как целлюлоза и гемицеллюлоза. Затем, к полугоду хранения, микробный профиль компоста вновь изменяется. Доля бактериальной флоры продолжает планомерно снижаться, а видовой состав становится все более однообразным, сформированным в основном представителями автохтонных видов. Из материалов хранящихся компостов выделяются представители родов *Pseudomonas*, *Bacterium*, *Mycobacterium*, *Bactoderma*, *Clostridium*. В составе мицелиальной флоры исчезают термофильные виды, но стабильно выделяются представители родов *Aspergillus*, *Penicillium* и *Alternaria*. По истечении года хранения показатель pH среды в компостах находится на уровне 6,5–7,0. На фоне стабильного видового состава бактериальной составляющей микрофлоры в этот период в образцах материалов увеличиваются доля и разнообразие мицелиальных грибов и актиномицетов, а также выделяются представители рода *Trichoderma* (рис. 6).

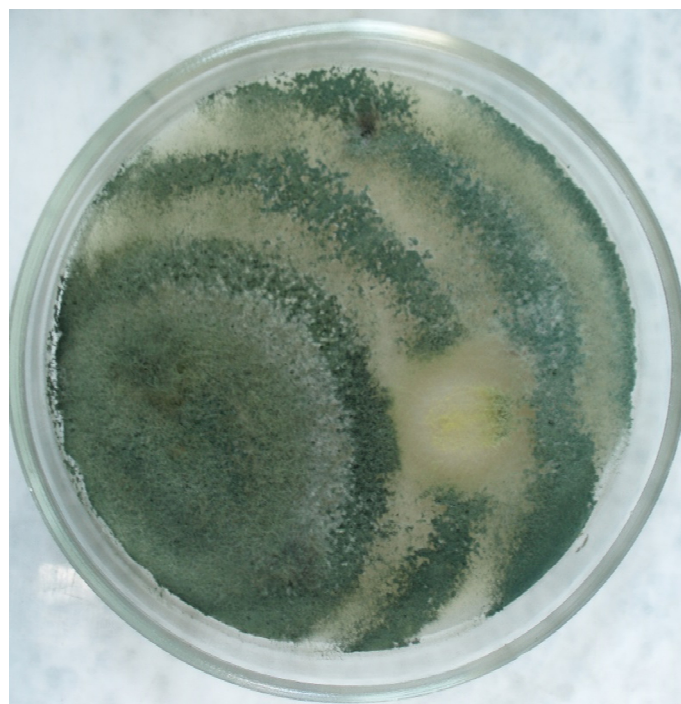


Рис. 6. Колонии *Trichoderma viride* и *Aspergillus flavus*, выделенные из субстрата

Fig. 6. Colonies of *Trichoderma viride* and *Aspergillus flavus* isolated from the substrate

Динамика состава микрофлоры за весь период хранения имеет общую тенденцию: сокращение доли бактерий, вытеснение аборигенных, а затем и зимогенных видов, постепенная смена формаций мицелиальных грибов с формированием равновесного сообщества типичных автохтонных микроорганизмов. Сопоставление протекающих параллельно сукцессионных процессов в компостируемых отходах, привезенных с разных

технологических площадок, имеет общие закономерности, однако материалы отходов с площадок откорма на всем протяжении компостирования характеризуются более выращенным представительством грибов и актиномицетов (рис. 7).

Установлено преобладание и определяющая роль автохтонной микрофлоры почвы на финальных стадиях деструкции органических отходов, в том числе в процессах гумификации.



Рис. 7. Качественный и количественный состав групп микроорганизмов в пометно-подстилочных материалах с площадок выращивания при хранении на полигоне в течение года

Fig. 7. Qualitative and quantitative composition of microorganism groups in litter materials from growing sites during storage at the landfill during the year

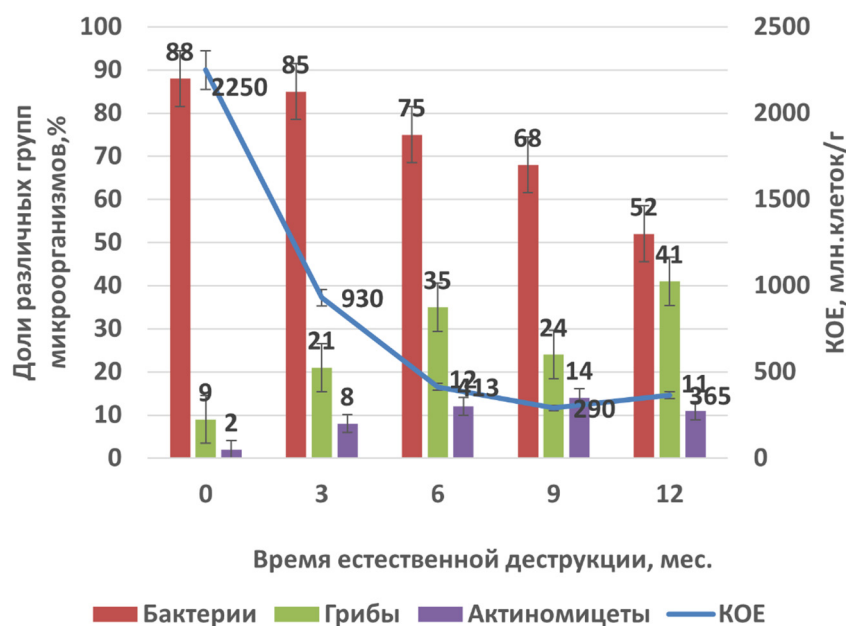


Рис. 8. Качественный и количественный состав групп микроорганизмов в пометно-подстилочных материалах с площадок откорма при хранении на полигоне в течение года

Fig. 8. Qualitative and quantitative composition of microorganism groups in litter materials from fattening areas during storage at the landfill for a year

В течение года хранения пометно-подстилочного материала на полигоне хранения в условиях естественной биодеструкции сохраняется общая тенденция по изменению качественного состава микроорганизмов, при этом количество выделенных колоний закономерно снижается в зимний период, а с установлением положительных среднесуточных температур несколько увеличивается и достигает $3,20\text{--}3,65 \times 10^9$ КОЕ/г сухого субстрата). Помимо изменения режимов влажности и сезонных перепадов температуры влияние на микробные формации оказывают такие важные изменения параметров субстрата, как последовательное снижение значений pH,

которое обусловлено деструкцией целлюлозы и возрастанием в микробном ценозе доли мицелиальных грибов и актиномицетов – почвообразователей. Отличия между комплексами микроорганизмов в материалах оходов с разных производственных площадок могут определяться локальными спонтанными факторами, причину возникновения которых учесть достаточно сложно, хотя на общем фоне наблюдается более выраженная тенденция к интенсификации деструкции целлюлозы подстилки в образцах отходов, образованных на площадках откорма (табл. 1).

Таблица 1

Эффективность деструкции целлюлозы пометно-подстилочных материалов в процессе естественной деструкции в течение года хранения

Table 1

Efficiency of cellulose destruction of litter materials in the process of natural destruction during a storage year

Время отбора образцов	Содержание целлюлозы, процент от исходного количества	
	Пометно-подстилочные материалы с площадок выращивания	Пометно-подстилочные материалы с площадок откорма
Размещение отходов на полигоне	100,0 ± 0,0	100,0 ± 0,0
Хранение отходов на полигоне в течение полугода	79,3 ± 18,6	74,6 ± 7,7
Хранение отходов на полигоне в течение года	64,8 ± 14,3	52,3 ± 16,3

Указанную особенность можно связать с более значительным представительством мицелиальных грибов и актиномицетов в таких материалах по истечении года хранения. На основании вышесказанного, целесообразно применение культур биодеструкторов или специально подобранных функциональных комплексов микроорганизмов, использование которых будет обеспечивать синхронизацию и воспроизводимость процессов биодеструкции, а также повысить их эффективность.

Оценка качественного и количественного состава микробной флоры пометно-подстилочных материалов, полученных от индейки на выращивании и на откорме, позволила установить закономерности, связанные со сменой формаций микроорганизмов в процессе естественного компостирования, немаловажные для выявления деструктивного потенциала аборигенных и зимогенных микроорганизмов. Резидентная микрофлора желудочно-кишечного тракта птицы, а также аборигенная микрофлора подстилочных

материалов способны обеспечить начальные этапы деструкции материалов, а именно, инициировать трансформацию свежего органического вещества. Представители зимогенной микрофлоры: мицелиальные грибы, сапрофитные спорообразующие бактерии – способствуют протеканию этого процесса.

Заключение

Видовое разнообразие микроорганизмов в массах органических отходов закономерно изменяется на разных этапах деструкции. Смена микробных формаций определяется изменениями температуры и реакции среды субстрата, а также стадией разложения материала, а динамическое равновесие состава микрофлоры сопряжено с достижением стабильного баланса биогенных элементов, господством автохтонных почвенных организмов и протеканием почвообразовательных процессов.

Список литературы

1. Артемьева Т. Н. Патогенная и условно-патогенная микрофлора кишечника кур и эффективность нетрадиционных средств антибактериального действия : дис. ... канд. ветер. наук. СПб., 2004. 189 с.

2. Родионова Н. В. Ветеринарно-санитарное и экологическое обоснование современных способов обеззараживания органических отходов животноводства : дис. ... канд. биол. наук. М., 2021. 99 с.
3. Фисинин В. И., Трухачев В. И., Салеева И. П. [и др.]. Микробиологические риски в промышленном птицеводстве и животноводстве // *Сельскохозяйственная биология*. 2018. Т. 53, № 6. С. 1120–1130.
4. Зиганшина Э. Э. Биоконверсия отходов птицеводства анаэробными сообществами бактерий и архей : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2016. 28 с.
5. Ильин Д. Ю., Ильина Г. В., Ошкина Л. Л., Остапчук А. В. Микробиота кишечника индейки и пометно-подстилочных материалов: особенности и значение в деструкции отходов птицеводства // *Нива Поволжья*. 2023. № 3 (67). doi: 10.36461/NP.2023.67.3.015
6. Ямалиев Т. Ш., Бочарова А. А. Экологические проблемы птицеводства // *Мир Инноваций*. 2021. № 4. С. 40–43.
7. Crippen T. L., Sheffield C. L., Singh B. [et al.]. Poultry litter and the environment: Microbial profile of litter during successive flock rotations and after spreading on pastureland // *Science of The Total Environment*. 2021. Vol. 780. P. 146413.
8. Harindintwali J. D., Zhou J., Muhoza B. [et al.]. Integrated eco-strategies towards sustainable carbon and nitrogen cycling in agriculture // *Journal of Environmental Management*. 2021. Vol. 293. P. 112856.
9. He Y., Zhang Y., Huang X. [et al.]. Deciphering the internal driving mechanism of microbial community for carbon conversion and nitrogen fixation during food waste composting with multifunctional microbial inoculation // *Biore-source Technology*. 2022. Vol. 360. P. 127623.
10. Iljina G. V., Iljin D. Yu., Zimnyakov V. M., Sashenkova S. A. Influence of organomineral fertilizer based on fermented poultry waste on the physico-chemical parameters of agricultural soils // *Scientific Papers. Series A. Agronomy*. 2022. Vol. 65, № 2. P. 91–96.
11. Li F., Ghanizadeh H., Cui G. [et al.]. Microbiome – based agents can optimize composting of agricultural wastes by modifying microbial communities // *Biore-source Technology*. 2023. Vol. 374. P. 128765.
12. Ravindran B., Karmegam N., Awasthi M. K. [et al.]. Valorization of food waste and poultry manure through co-composting amending saw dust, biochar and mineral salts for value-added compost production // *Biore-sour Technol*. 2022. Vol. 346. P. 126442.
13. Круглов Ю. В. Микробное сообщество почвы: физиологическое разнообразие и методы исследования // *Сельскохозяйственная биология*. 2016. № 1. С. 46–59.
14. Андронов Е. Е., Иванова Е. А., Першина Е. В. [и др.]. Анализ показателей почвенного микробиома в процессах, связанных с почвообразованием, трансформацией органического вещества и тонкой регуляции вегетационных процессов // *Бюл. Почв. ин-та*. 2015. № 80. С. 83–94.
15. Ножевникова А. Н., Миронов В. В., Бочкова Е. А. [и др.]. Состав микробного сообщества на разных стадиях компостирования, перспектива получения компоста из муниципальных органических отходов (обзор) // *Прикладная биохимия и микробиология*. 2019. Т. 55, № 3. С. 211–221.
16. Белов А. А., Чепцов В. С., Лысак Л. В. Методы идентификации почвенных микроорганизмов. М., 2020. 196 с.
17. Звягинцев Д. Г. Методы почвенной микробиологии и биохимии : учеб.-метод. пособие. М. : МГУ, 1991. 304 с.
18. Маннапова Р. Т. Микробиология. М., 2019. 440 с.
19. Мирчинк Т. Г. Почвенная микология : учебник. М. : Изд-во МГУ, 1988. 220 с.
20. Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria. New York : John Wiley & Sons Inc., 2019. doi: 10.1002/9781118960608 EDN AZDCXJ

References

1. Artem'eva T.N. *Patogennaya i uslovno-patogennaya mikroflora kishechnika kur i effektivnost' netraditsionnykh sredstv antibakterial'nogo deystviya*: PhD dissertation = Pathogenic and opportunistic microflora of the intestines of chickens and the effectiveness of non-traditional antibacterial agents: PhD thesis. Saint Petersburg, 2004:189. (In Russ.)
2. Rodionova N.V. *Veterinarno-sanitarnoe i ekologicheskoe obosnovanie sovremennykh sposobov obezzarazhivaniya organicheskikh otkhodov zivotnovodstva*: PhD dissertation = Veterinary-sanitary and ecological substantiation of modern methods of disinfection of organic waste of livestock farming: PhD thesis. Moscow, 2021:99. (In Russ.)
3. Fisinin V.I., Trukhachev V.I., Saleeva I.P. et al. Microbiological risks in industrial poultry and livestock farming. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya = Agricultural biology*. 2018;53(6):1120–1130. (In Russ.)
4. Ziganshina E.E. *Biokonversiya otkhodov ptitsevodstva anaerobnymi soobshchestvami bakteriy i arkhey*: PhD abstract = Bioconversion of poultry waste by anaerobic communities of bacteria and archaea: PhD abstract. Kazan, 2016:28. (In Russ.)
5. Il'in D.Yu., Il'ina G.V., Oshkina L.L., Ostapchuk A.V. Microbiota of the intestines of turkeys and litter materials: features and importance in the poultry waste destruction. *Niva Povolzh'ya = Niva Povolzhya*. 2023;(3). (In Russ.). doi: 10.36461/NP.2023.67.3.015
6. Yamaliev T.Sh., Bocharova A.A. Environmental problems of poultry farming. *Mir Innovatsiy = The world of innovations*. 2021;(4):40–43. (In Russ.)
7. Crippen T.L., Sheffield C.L., Singh B. et al. Poultry litter and the environment: Microbial profile of litter during successive flock rotations and after spreading on pastureland. *Science of The Total Environment*. 2021;780:146413.

8. Harindintwali J. D., Zhou J., Muhoza B. et al. Integrated eco-strategies towards sustainable carbon and nitrogen cycling in agriculture. *Journal of Environmental Management*. 2021;293:112856.
9. He Y., Zhang Y., Huang X. et al. Deciphering the internal driving mechanism of microbial community for carbon conversion and nitrogen fixation during food waste composting with multifunctional microbial inoculation. *Biore-source Technology*. 2022;360:127623.
10. Iljina G.V., Iljin D.Yu., Zimnyakov V.M., Sashenkova S.A. Influence of organomineral fertilizer based on fermented poultry waste on the physico-chemical parameters of agricultural soils. *Scientific Papers. Series A. Agronomy*. 2022;65(2):91–96.
11. Li F., Ghanizadeh H., Cui G. et al. Microbiome – based agents can optimize composting of agricultural wastes by modifying microbial communities. *Bioresource Technology*. 2023;374:128765.
12. Ravindran B., Karmegam N., Awasthi M.K. et al. Valorization of food waste and poultry manure through co-composting amending saw dust, biochar and mineral salts for value-added compost production. *Bioresource Technology*. 2022;346:126442.
13. Kruglov Yu.V. Soil microbial community: physiological diversity and research methods. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya = Agricultural biology*. 2016;(1):46–59. (In Russ.)
14. Andronov E.E., Ivanova E.A., Pershina E.V. et al. Analysis of soil microbiome indicators in plants associated with soil formation, transformation of organic matter and fine regulation of plant plants. *Byul. Pochv. in-ta = Dokuchaev Soil Bulletin*. 2015;(80):83–94. (In Russ.)
15. Nozhevnikova A.N., Mironov V.V., Bochkova E.A. et al. Composition of the microbial community at different stages of composting, prospects for obtaining compost from municipal organic waste (review). *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya = Applied biochemistry and microbiology*. 2019;55(3):211–221. (In Russ.)
16. Belov A.A., Cheptsov V.S., Lysak L.V. *Metody identifikatsii pochvennykh mikroorganizmov = Methods of soil microorganisms identification*. Moscow, 2020:196. (In Russ.)
17. Zvyagintsev D.G. *Metody pochvennoy mikrobiologii i biokhimii: ucheb.-metod. posobie = Methods of soil microbiology and biochemistry: study guide*. Moscow: MGU, 1991:304. (In Russ.)
18. Mannapova R.T. *Mikrobiologiya = Microbiology*. Moscow, 2019:440. (In Russ.)
19. Mirchink T.G. *Pochvennaya mikologiya: uchebnik = Soil mycology: textbook*. Moscow: Izd-vo MGU, 1988:220. (In Russ.)
20. *Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria*. New York: John Wiley & Sons Inc., 2019. doi: 10.1002/9781118960608 EDN AZDCXJ

УДК 582.623 DOI 10.21685/2500-0578-2025-1-4

ВАРИАНТЫ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОБЕГОВ БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ (*SALICACEAE*)

О. И. Недосеко¹, М. В. Костина², Н. А. Леонова³¹ Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет имени Н. И. Лобачевского, Арзамасский филиал, Арзамас, Россия² Севастопольский государственный университет, Севастополь, Россия² Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия³ Пензенский государственный университет, Пенза, Россия³ Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь», Пенза, Россия¹ nedoseko@bk.ru, ² mv.kostina@mpgu.su, ³ na_leonova@mail.ru

Аннотация. У бореальных видов ив еще недостаточно изучена структурно-функциональная организация и динамика развития генеративных побегов, что и определило цель исследования. У 16 видов бореальных ив изучали строение весенних генеративных побегов регулярного возобновления и летних вторично цветущих генеративных побегов. Обращали внимание на время появления генеративных побегов, длину, степень олиственности и продолжительность существования вегетативной зоны. У *S. myrsinifolia* выявляли расположение мужских и женских цветков в обоеполых соцветиях и расположение генеративных побегов (мужских, женских и обоеполых) в побеговой системе растения. Установлено, что у изученных видов ив помимо генеративных побегов регулярного возобновления могут развиваться вторично цветущие генеративные побеги. Генеративные побеги регулярного возобновления делятся на одноэтапно опадающие (*S. caprea*, *S. vinogradovii*, *S. gmelinii*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*, *S. aurita*, *S. lapponum*), двуэтапно опадающие (*S. alba*, *S. euxina*, *S. triandra*, *S. cinerea*, *S. myrsinifolia*, *S. starkeana*, *S. rosmarinifolia*, *S. myrtilloides*) и условно неоппадающие (*S. pentandra*). Среди вторично цветущих генеративных побегов выделено пять вариантов, различающихся длиной и олиственностью вегетативной зоны. Вторично цветущие генеративные побеги по времени появления можно разделить на летние и позднелетние. У одного и того же вида генеративные побеги регулярного возобновления и вторично цветущие генеративные побеги могут различаться по строению вегетативной зоны. У *S. myrsinifolia* на одном растении могут формироваться мужские, женские и обоеполые соцветия, а генеративные побеги с мужскими соцветиями развиваются как из зимующих почек, так и из спящих почек. Полиморфизм генеративных побегов ив обусловлен степенью олиственности и длительностью сохранности вегетативной зоны, временем образования генеративных побегов, образованием не только однополых, но и обоеполых соцветий.

Ключевые слова: *Salix*, *Salicaceae*, генеративные побеги регулярного роста, вторично цветущие, одноэтапно опадающие, двуэтапно опадающие, условно неоппадающие, однополые и обоеполые

Для цитирования: Недосеко О. И., Костина М. В., Леонова Н. А. Варианты генеративных побегов бореальных видов ив (*Salicaceae*) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025. Vol. 10 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-1-4>

VARIANTS OF GENERATIVE SHOOTS OF BOREAL WILLOW SPECIES (*SALICACEAE*)

O.I. Nedoseko¹, M.V. Kostina², N.A. Leonova³¹ National Research Nizhny Novgorod Lobachevsky State University, Arzamas Branch, Arzamas, Russia² Sevastopol State University, Sevastopol, Russia² Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russia³ Penza State University, Penza, Russia³ State Nature Reserve "Volga Forest-Steppe", Penza, Russia¹ nedoseko@bk.ru, ² mv.kostina@mpgu.su, ³ na_leonova@mail.ru

Abstract. The structural and functional organization and dynamics of the development of generative shoots in boreal willow species have not been sufficiently studied yet, which determined the aim of the study. The structure of spring generative shoots of regular renewal and summer secondary flowering generative shoots was examined in 16 species of boreal willows. Attention was paid to the time of the appearance of generative shoots, the length, the degree of vegetation and the duration of the vegetative zone. In *S. myrsinifolia*, the location of male and female flowers in bisexual inflorescences and the location of generative shoots (male, female, and bisexual) in the plan shoot system were revealed. The study found that the examined willow species can develop, in addition to

generative shoots of regular renewal, secondary flowering generative shoots. Generative shoots of regular renewal are divided into single-stage falling (*S. caprea*, *S. vinogradovii*, *S. gmelinii*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*, *S. aurita*, *S. lapponum*), two-stage falling (*S. alba*, *S. euxina*, *S. triandra*, *S. cinerea*, *S. myrsinifolia*, *S. starkeana*, *S. rosmarinifolia*, *S. myrtilloides*) and conditionally non-matching (*S. pentandra*). Among the secondary flowering generative shoots, 5 variants were identified, differing in the length and variety of the vegetative zone. Secondary flowering generative shoots can be divided into summer and late summer shoots according to the time of appearance. In the same species, generative shoots of regular renewal and secondary flowering generative shoots may differ in the structure of the vegetative zone. In *S. myrsinifolia*, male, female, and bisexual inflorescences can form on the same plant, while generative shoots with male inflorescences develop from both wintering buds and dormant buds. Polymorphism of generative willow shoots is determined by the degree of vegetation and duration of the vegetative zone, the time of formation of generative shoots, the formation of not only unisexual, but also bisexual inflorescences.

Keywords: *Salix*, Salicaceae, generative shoots regular growth, secondary flowering, single-stage-falling, two-stage-falling, conditionally non-falling, unisexual and bisexual

For citation: Nedoseko O.I., Kostina M.V., Leonova N.A. Variants of generative shoots of boreal willow species (*Salicaceae*) Change of microbial formations in organic poultry waste materials during natural degradation processes. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025;10(1). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-1-4>

Введение

Обычно генеративные побеги ив описывают как сидячие сережки с катафиллами в основании или сережки на ножке с катафиллами и листьями срединной формации [1, 2].

С позиций данного подхода по соотношению во времени между развитием вегетативных побегов и сережек различают сережки ранние, почти ранние, одновременные и поздние [1]. Если ранние сережки цветут до распускания листьев, то к моменту начала цветения поздних сережек на вегетативных побегах уже появляются листья срединной формации. Сроки цветения нередко коррелируют с наличием или отсутствием листьев срединной формации на ножке под соцветием. Однако, как отмечал А. К. Скворцов [1], тип развития сережек не является абсолютно зафиксированным для каждого вида и может различаться в разных частях ареала, меняться из-за погодных условий, варьировать в пределах одной особи или популяции.

А. К. Скворцов [1] также обращал внимание на характер отмирания сережек. Он отмечал, что опадение поздних и одновременных сережек часто бывает двуступенчатым. После цветения отмирают мужские сережки, а после плодоношения – женские, при этом ножка генеративного побега с листьями сохраняет до конца вегетационного периода. У сравнительно немногих видов в пазухах листьев развиваются нормальные почки, и тогда нижняя часть побега не опадает вовсе [3].

Генеративный побег мы рассматриваем с позиций структурно-ритмологического подхода, разработанного И. Г. Серебряковым [4], т.е. как один из вариантов конструктивных единиц, развивающихся за один цикл видимого роста. В состав генеративного побега в отличие от вегетативного элементарного побега помимо почечных чешуй, стебля, листьев и почек входит еще и соцветие [5].

Ранее нами дана была классификация генеративных побегов ряда видов ив, в которой учитывались такие признаки, как длина генеративного побега, длина вегетативной зоны, степень олиственности вегетативной зоны, наличие или отсутствие почек регулярного возобновления [6]. Однако генеративные побеги многих видов бореальных ив в данной классификации не рассматривались.

Кроме того, у ив могут развиваться вторично цветущие побеги, строение и время появления которых также следует учитывать при выявлении разнообразия генеративной сферы представителей данного рода [7]. Вторичное цветение может быть вызвано стрессом, таким как жара, засуха, механическое нарушение, аномальная погода или недостаток минерального питания [8–10].

Ивы – двудомные и раздельнополые растения, однако среди них иногда встречаются однодомные и даже обоеполые особи [11–17].

Такие случаи отклонения в строении соцветий и цветков в иностранной литературе было отмечено у 45 видов. В отечественной литературе обоеполые особи приводятся для восьми видов. При этом основное внимание уделяется морфологии обоеполых цветков – числу тычинок, плодолистиков, степени их срастания, а особенности строения генеративных побегов, в том числе и соцветий, а также расположение генеративных побегов в побеговой системе растений в этих работах не рассматриваются [18–20].

Цель работы состояла в выявлении строения, времени появления и расположения генеративных побегов в побеговой системе растений у 16 бореальных видов ив.

Материалы и методы

Объекты исследования. Объектами изучения были 16 бореальных видов ив из 3 подродов. К подроду *Salix* относятся 4 вида – *S. pentandra*

L., *S. triandra* L., *S. euxina* I. V. Belyaeva и *S. alba* L. К подроду *Vetrix* принадлежат 11 видов – *S. aurita* L., *S. caprea* L., *S. cinerea* L., *S. starkeana* Willd., *S. myrsinifolia* Salisb., *S. viminalis* L., *S. gmelinii* Pall., *S. lapponum* L., *S. acutifolia* Willd., *S. rosmarinifolia* L., *S. vinogradovii* A. Scvorts. К подроду *Chamaetia* относится *S. myrtilloides* L. Полевые исследования проводились на территории Владимирской, Московской и Нижегородской областей. Районы исследований характеризуются умеренно-континентальным климатом [21].

Наблюдения проводили начиная с конца марта в течение всего вегетационного периода (по сентябрь включительно, когда можно было встретить вторично цветущие особи). Обращали внимание на наличие или отсутствие листьев срединной формации в вегетативной зоне, этапность опадения генеративных побегов, время появления генеративных побегов, расположение тычиночных и пестичных цветков в обоополох соцветиях у *S. myrsinifolia*.

При изучении генеративных побегов обращали внимание на длину вегетативной зоны, степень ее олиственности, этапность отмирания генеративных побегов.

При изучении вторично цветущих генеративных побегов отмечали также время их появления – летние и позднелетние.

При рассмотрении обоополох особи изучали распределение мужских и женских цветков в пределах одного соцветия, а также характер почек, из которых развиваются генеративные

побеги (почки регулярного возобновления или спящие почки).

Генеративные побеги фотографировали и составляли их схемы.

Результаты исследования

У бореальных видов ив в зависимости от времени появления генеративные побеги можно разделить на побеги регулярного возобновления и вторично цветущие.

Генеративные побеги регулярного возобновления

В основании генеративных побегов находится двукилевая почечная чешуя, которая, по версии W. Troll [22], образованна парой сросшихся предлистьев в виде цельного колпачка. Выше по оси генеративного побега располагаются катафиллы или еще и листья срединной формации. Эту часть генеративного побега мы называем вегетативной зоной. Завершается генеративный побег сережковидной открытой кистью.

По степени олиственности вегетативной зоны генеративные побеги можно сгруппировать в четыре типа и расположить в сравнительно морфологический ряд (рис. 1). Крайними членами этого ряда являются, с одной стороны, генеративные побеги с короткой вегетативной зоной и катафиллами – I тип (рис. 1,а).

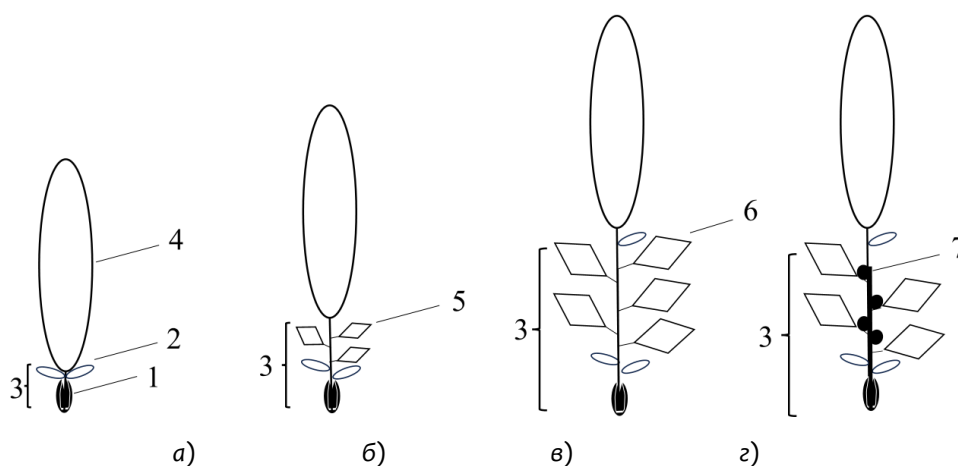


Рис. 1. Строение генеративных побегов изученных видов ив:

- а – генеративные побеги I типа; б – генеративные побеги II типа; в – генеративные побеги III типа;
 з – генеративные побеги IV типа; 1 – двукилевая почечная чешуя; 2 – катафиллы;
 3 – вегетативная зона; 4 – сережковидная открытая кисть; 5 – небольшие листья срединной формации;
 6 – крупные листья срединной формации; 7 – почки регулярного возобновления

Fig. 1. Structure of generative shoots of the examined willow species:

- a – generative shoots of type I; b – generative shoots of type II; c – generative shoots of type III;
 d – generative shoots of type IV; 1 – two-keeled bud scale; 2 – cataphylls;
 3 – vegetative zone; 4 – catkin-shaped open raceme; 5 – small leaves of the middle formation;
 6 – large leaves of the middle formation; 7 – buds of regular renewal

С другой стороны этого ряда находятся генеративные побеги с длинной вегетативной зоной, катафиллами и листьями срединной формации – III тип (рис. 1,в). Промежуточное положение в этом ряду занимают генеративные побеги с вегетативной зоной средней длины, катафиллами и небольшими листьями срединной формации – II тип (рис. 1,б). Следует

отметить, что среди рассмотренных видов нет видов, у которых в вегетативной зоне в пазухах листьев закладывались почки регулярного возобновления IV тип (рис. 1,г). В этом случае генеративный побег отмирает не полностью, остается многолетний резид, который входит в состав многолетней побеговой системы растения [3].



Рис. 2. Генеративные побеги *S. acutifolia*: мужские и женские

Fig. 2. Generative shoots of *S. acutifolia*: male and female

Характер отмирания генеративных побегов

Среди генеративных побегов регулярного возобновления по характеру отмирания выделены одноэтапно опадающие, двухэтапно опадающие и условно неоппадающие.

Одноэтапно опадающие генеративные побеги характерны для семи видов: *S. acutifolia*,

S. aurita, *S. caprea*, *S. gmelinii*, *S. lapponum*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii* (рис. 2–8). Генеративные побеги опадают обычно вместе со своей короткой нижней вегетативной частью и катафиллами: мужские генеративные побеги – вскоре после цветения, женские – после созревания семян и их освобождения из коробочек.



Рис. 3. Генеративные побеги *S. aurita*: тычиночные и пестичные

Fig. 3. Generative shoots of *S. aurita*: staminate and pistillate



Рис. 4. Генеративные побеги *S. caprea*: мужские и женские

Fig. 4. Generative shoots of *S. caprea*: male and female



Рис. 5. Генеративные побеги *S. gmelinii*: мужские и женские

Fig. 5. Generative shoots of *S. gmelinii*: male and female



Рис. 6. Женские генеративные побеги *S. lapponum*

Fig. 6. Female generative shoots of *S. lapponum*



Рис. 7. Генеративные побеги *S. viminalis*: мужские и женские

Fig. 7. Generative shoots of *S. viminalis*: male and female



Рис. 8. Генеративные побеги *S. vinogradovii*: мужские и женские

Fig. 8. Generative shoots of *S. vinogradovii*: male and female

Опадение генеративных побегов двуэтапно происходит у восьми изученных видов *S. alba*, *S. cinerea*, *S. euxina*, *S. myrsinifolia*, *S. myrtilloides*, *S. rosmarinifolia*, *S. starkeana*, *S. triandra* (рис. 9–16). У них вначале отщелкывается в своем основании и опадает соцветие, а позднее (осенью) – нижняя олиственная часть генеративного побега. Летом

олиственная часть генеративных побегов сохраняется и функционирует как вегетативный побег. Она может достигать длины 1,0–2,5 см и содержать 2–5 листьев (*S. alba*, *S. cinerea*, *S. euxina*, *S. rosmarinifolia*, *S. starkeana*, *S. triandra*) или длины 4 см и содержать 5–8 листьев (*S. myrsinifolia*, *S. myrtilloides*).



Рис. 9. Генеративные побеги *S. alba*: мужские и женские

Fig. 9. Generative shoots of *S. alba*: male and female



Рис. 10. Генеративные побеги *S. cinerea*: мужские и женские

Fig. 10. Generative shoots of *S. cinerea*: male and female



Рис. 11. Генеративные побеги *S. euxina*: тычиночные и пестичные

Fig. 11. Generative shoots of *S. euxina*: staminate and pistillate



Рис. 12. Генеративные побеги *S. myrsinifolia*: мужские и женские

Fig. 12. Generative shoots of *S. myrsinifolia*: male and female



Рис. 13. Генеративные побеги *S. myrtilloides*: мужские и женские

Fig. 13. Generative shoots of *S. myrtilloides*: male and female



Рис. 14. Генеративные побеги *S. rosmarinifolia*: мужские и женские

Fig. 14. Generative shoots of *S. rosmarinifolia*: male and female



Рис. 15. Генеративные побеги *S. starkeana*: мужские и женские

Fig. 15. Generative shoots of *S. starkeana*: male and female



Рис. 16. Генеративные побеги *S. triandra*: мужские и женские

Fig. 16. Generative shoots of *S. triandra*: male and female

Условно неоппадающие генеративные побеги характерны только для *S. pentandra*. У этого вида вегетативный участок женских генеративных побегов сохраняется до весны следующего

года. Однако поскольку полноценные почки регулярного возобновления в вегетативной зоне не образуются, то этот участок резидом не становится (рис. 17).



Рис. 17. Генеративные побеги *S. pentandra*: мужские и женские

Fig. 17. Generative shoots of *S. pentandra*: male and female

Одноэтапно опадающие генеративные побеги относятся к первому и второму выделенному нами типу, двухэтапно опадающие – к третьему типу. Исключение представляет *S. rosmarinifolia*, генеративные побеги которой относятся к второму варианту. Из всех изученных нами видов условно неоппадающие генеративные побеги *S. pentandra* наиболее близки к четвертому типу, но резид у них не формируется.

Вторично цветущие генеративные побеги

В районах исследований встречены вторично цветущие особи восьми видов: *S. cinereal*,

S. euxina, *S. gmelinii*, *S. myrsinifolia*, *S. rosmarinifolia*, *S. triandra*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii* (рис. 18–28).

По нашим наблюдениям, вторично цветущие генеративные побеги могут развиваться в начале и середине лета (июнь, июль), а также в конце лета – в начале осени (август, сентябрь). Мы не выявляли динамику развития вторично цветущих генеративных побегов относительно материнского побега. Поэтому разделение генеративных побегов на силлептические и пролептические требует дальнейшего изучения.



Рис. 18. Генеративные побеги на побеге текущего года *S. cinerea* (июнь)

Fig. 18. Generative shoots on the current year shoot of *S. cinerea* (June)



Рис. 19. Мужские генеративные побеги *S. euxina* на побегах текущего года (сентябрь)

Fig. 19. Male generative shoots of *S. euxina* on the current year shoots (September)



Рис. 20. Мужской генеративный побег на побеге текущего года *S. gmelinii* (июнь)

Fig. 20. Male generative shoot on the current year shoot of *S. gmelinii* (June)



Рис. 21. Мужские генеративные побеги на побеге текущего года *S. myrsinifolia* (июнь)

Fig. 21. Male generative shoots on the current year shoot of *S. myrsinifolia* (June)



Рис. 22. Женский генеративный побег *S. myrsinifolia* на побеге текущего года, образовавшийся из пазушной почки: листья поедены вредителями (август)

Fig. 22. Female generative shoot of *S. myrsinifolia* on the current year shoot, formed from an axillary bud: leaves eaten by pests (August)



Рис. 23. Женские генеративные побеги на побеге текущего года *S. rosmarinifolia* (июль)

Fig. 23. Female generative shoots on the current year shoot of *S. rosmarinifolia* (July)



Рис. 24. Мужские генеративные побеги на побеге текущего года *S. triandra* (июль)

Fig. 24. Male generative shoots on the current year shoot of *S. triandra* (July)



Рис. 25. Женские генеративные побеги на побегах текущего года *S. triandra* (июль)

Fig. 25. Female generative shoots on the current year shoots of *S. triandra* (July)



Рис. 26. Женские генеративные побеги на побеге текущего года *S. viminalis* (июль)

Fig. 26. Female generative shoots on the current year shoot of *S. viminalis* (July)



Рис. 27. Мужской генеративный побег на побеге текущего года *S. viminalis* (июль)

Fig. 27. Male generative shoot on the current year shoot of *S. viminalis* (July)



Рис. 28. Женские генеративные побеги на побегах текущего года *S. vinogradovii* (июнь)

Fig. 28. Female generative shoots on the current year shoots of *S. vinogradovii* (June)

В ходе исследования было выявлено, что у одного и того же вида строение вторично цветущих генеративных побегов и побегов регулярного возобновления может различаться по длине и степени олиственности вегетативной зоны. Например, у *S. triandra* генеративные побеги регулярного возобновления имеют вегетативную олиственную зону длиной до 2,5 см с 5 крупными листьями срединной формации. У вторично цветущих генеративных побегов этого вида может образоваться или короткая вегетативная зона длиной 0,1–0,3 см без листьев срединной формации или удлиненная длиной 1,6 см с 1–2 листьями срединной формации.

Вторично цветущие генеративные побеги у ив мы классифицировали по двум признакам:

длине вегетативной зоны и характеру ее олиственности. По длине вегетативной части выделено три варианта: короткая (0,1–0,3 см); средняя (0,5–1,5 см); длинная (1,7–3,6 см). По наличию или отсутствию листьев срединной формации выделили два варианта вегетативной зоны – неолиственная и олиственная (табл. 2). Учитывая перечисленные признаки, возможно выделить шесть вариантов вторично цветущих генеративных побегов (табл. 1). Однако результаты исследования показали, что у изученных нами видов не встречается один вариант – вторично цветущие генеративные побеги с неолиственной длинной вегетативной частью. Варианты строения вторично цветущих генеративных побегов представлены в табл. 1.

Таблица 1

Варианты вторично цветущих генеративных побегов *S. euxina*, *S. vinogradovii*,
S. gmelinii, *S. viminalis*, *S. triandra*, *S. cinerea*, *S. myrsinifolia*, *S. rosmarinifolia*

Table 1

Variants of secondary flowering generative shoots *S. euxina*, *S. vinogradovii*,
S. gmelinii, *S. viminalis*, *S. triandra*, *S. cinerea*, *S. myrsinifolia*, *S. rosmarinifolia*

	Длина нижней части вег.-ген. побегов					
	Короткая (0,1–0,3 см)		Средней длины (0,5–1,5 см)		Длинная (1,7–3,6 см)	
	Наличие олиственности					
	неолиственная	олиственная	неолиственная	олиственная	неолиственная	олиственная
<i>S. euxina</i>		+				
<i>S. vinogradovii</i>		+				
<i>S. gmelinii</i>		+				
<i>S. viminalis</i>	+			+		
<i>S. triandra</i>	+	+				+
<i>S. cinerea</i>				+		
<i>S. myrsinifolia</i>		+		+		
<i>S. rosmarinifolia</i>		+	+			+

У *S. cinerea*, *S. euxina*, *S. gmelinii*, *S. vinogradovii* встречается только один вариант вторично цветущих генеративных побегов, у *S. myrsinifolia*, *S. viminalis* – два варианта, у *S. rosmarinifolia* и *S. triandra* – три варианта.

Вторично цветущие генеративные побеги с неолиственной нижней частью средней длины встречены у одного вида – *S. rosmarinifolia*. При этом общая длина таких генеративных побегов – 1,6–2,0 см, длина нижней части – 0,5–0,7 см.

Вторично цветущие генеративные побеги с олиственной нижней частью средней длины встречены у трех видов – *S. cinerea*, *S. myrsinifolia*, *S. viminalis*. Их нижняя часть длиной 0,5–1,5 см с 2–5 листочками, при этом общая длина генеративных побегов – 1,1–2,5 см (*S. cinerea*, *S. myrsinifolia*) или 2,2–6,0 см (*S. viminalis*).

Вторично цветущие генеративные побеги с длинной олиственной вегетативной зоной отмечены у 2 видов – *S. rosmarinifolia*, *S. triandra*. Их нижняя часть длиной 1,7–3,6 см, содержит 4–5 листьев. Общая длина 2,7–5,5 см (*S. rosmarinifolia*) или 3,6–7,0 см (*S. triandra*).

Строение генеративных побегов однодомной особи *S. myrsinifolia*

У молодого генеративного однодомного растения *S. myrsinifolia*, имеющего жизненную форму аэроксильный кустарник, высотой 2 м 35 см были обнаружены генеративные побеги с мужскими и женскими соцветиями, а также побеги, имеющие соцветия с мужскими и женскими цветками (рис. 29–31).



Рис. 29. Мужской генеративный побег (а), женский генеративный побег (б), генеративный побег с мужскими и женскими цветками (в), образовавшиеся на обоеполой особи *S. myrsinifolia*

Fig. 29. Male generative shoot (a), female generative shoot (b), generative shoot with male and female flowers (c), formed on a bisexual individual of *S. myrsinifolia*

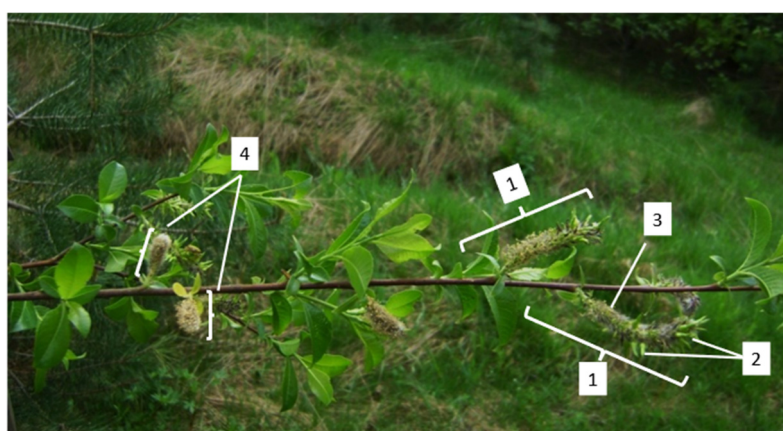


Рис. 30. Двухлетняя ветка *S. myrsinifolia* с мужскими генеративными побегами и с обоеполыми генеративными побегами:

1 – генеративные побеги с соцветием из мужских и женских цветков;
2 – женские цветки; 3 – мужские цветки; 4 – генеративный побег с мужскими цветками

Fig. 30. Two-year-old branch of *S. myrsinifolia* with male generative shoots and with bisexual generative shoots:
1 – generative shoots with inflorescence of male and female flowers;
2 – female flowers; 3 – male flowers; 4 – generative shoot with male flowers

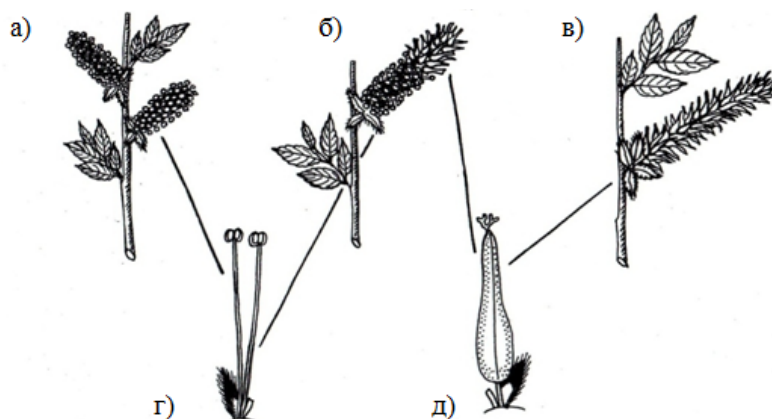


Рис. 31. Генеративные побеги *S. myrsinifolia*:

а – с мужским соцветием; б – с обоеполым соцветием;
в – с пестичным соцветием; г – мужской цветок; д – женский цветок

Fig. 31. Generative shoots of *S. myrsinifolia*:

а – with male inflorescence; б – with bisexual inflorescence;
с – with pistillate inflorescence; д – male flower; е – female flower

Длина соцветий с мужскими цветками варьировала от 1,8–2,7 см. В вегетативной части таких генеративных побегов имелись от 2 до 3 небольших листьев срединной формации. Длина соцветий с женскими цветками варьировала от 3,8–6,0 см. Вегетативная часть генеративных побегов была представлена 3–4 листьями. Соцветия с мужскими и женскими цветками были длиной 2,7–4,3 см, в вегетативной части генеративных побегов развивалось от 2 до 3 листьев. В таких соцветиях мужские цветки всегда были расположены в нижней части, а женские – в верхней части соцветия в числе от 5–7

до 45 шт. На 11 мая коробочки были длиной до 7 мм и ножкой до 1,5 мм.

Таким образом, самыми длинными были соцветия с женскими цветками, самыми короткими – соцветия с мужскими цветками. Соцветия с мужскими и женскими цветками по длине занимали среднее положение. Результаты исследования показали, что мужские, женские и обоеполые генеративные побеги формируются из почек регулярного возобновления, но мужские генеративные побеги могут развиваться из спящих почек (рис. 32).

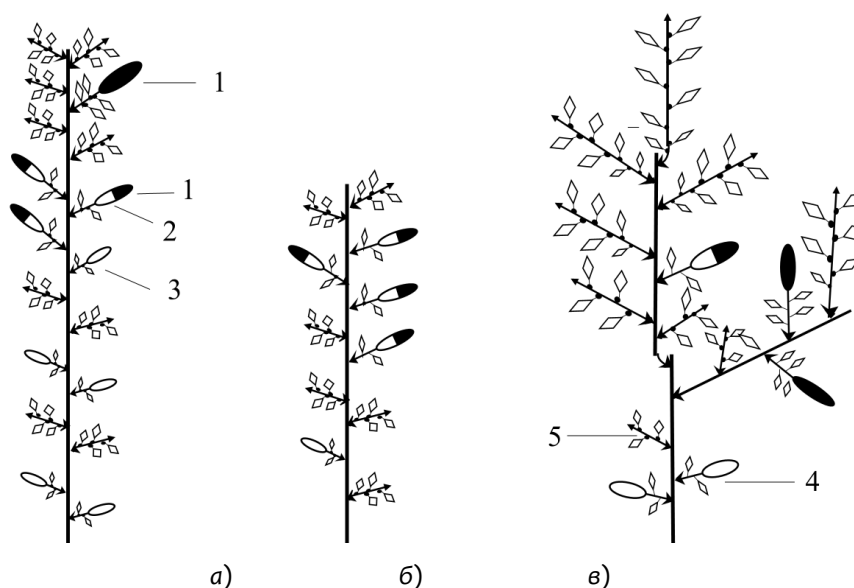


Рис. 32. Варианты расположения мужских, женских и обоеполых генеративных побегов *S. myrsinifolia* в системе двулетних и трехлетних вегетативных побегов: 1 – женский генеративный побег, образовавшийся из почки регулярного возобновления; 2 – обоеполюс генеративный побег из почки регулярного возобновления; 3 – мужской генеративный побег из почки регулярно возобновления; 4 – мужской генеративный побег, образовавшийся из спящей почки

Fig. 32. Variants of the arrangement of male, female and bisexual generative shoots of *S. myrsinifolia* in the system of biennial and triennial vegetative shoots: 1 – female generative shoot formed from a regular renewal bud; 2 – bisexual generative shoot from a regular renewal bud; 3 – male generative shoot from a regular renewal bud; 4 – male generative shoot formed from a dormant bud

По расположению генеративных побегов на двулетних – и трехлетних побегах выделено пять типов побегов (см. рис. 32):

1) двулетние вегетативные побеги с женскими, обоеполыми и мужскими соцветиями (см. рис. 32,а);

2) двулетние вегетативные побеги с обоеполыми и мужскими соцветиями (см. рис. 32,б);

3) двулетние вегетативные побеги с женскими соцветиями (см. рис. 32,в);

4) двулетние вегетативные побеги с обоеполыми соцветиями (см. рис. 32,г);

5) трехлетние вегетативные побеги с мужскими соцветиями из спящих почек (см. рис. 32,в).

Была отмечена следующая закономерность: на двулетних побегах длиной от 42 до 62 см развивается от 5 до 9 генеративных побегов, из которых соцветия с мужскими цветками всегда располагаются в нижней части побегов, а женские и обоеполые – в верхней части. На двулетних побегах менее 25 см длиной образуется 1–2 генеративных побега, они с мужскими или с обоеполыми соцветиями. На трехлетних побегах длиной до 30 см формируется 2–3 генеративных побега с мужскими соцветиями, которые развиваются из спящих почек.

По литературным данным [12, 18, 20], андрогиния у ив может быть вызвана различными

причинами, основные из них – неблагоприятные природные воздействия и регулярное механическое воздействие человеком (обрезка на прутья, обламывания и др.). Найденная однодомная особь *S. myrsinifolia* не имеет следов от обломов, повреждений и находится далеко от населенных пунктов. Очевидно, однодомность в этом случае объясняется большой лабильностью генеративных органов у ив.

Заключение

1. Полиморфизм генеративных побегов ив обусловлен степенью олиственности и длительностью сохранности вегетативной зоны, временем образования генеративных побегов, формированием не только однополых, но и обоеполых соцветий.

2. У изученных видов бореальных ив наряду с генеративными побегами регулярного роста могут формироваться вторично цветущие генеративные побеги. Генеративные побеги регулярного возобновления подразделены на одноэтапно опадающие, двухэтапно опадающие

и условно неоппадающие. Среди вторично цветущих генеративных побегов выделено пять вариантов, различающихся длиной и олиственностью нижней вегетативной зоны.

3. Одноэтапно опадающие генеративные побеги регулярного возобновления и вторично цветущие генеративные опадают после цветения и плодоношения. Нижняя вегетативная олиственная часть двухэтапно опадающих генеративных побегов фотосинтезирует до осени. Условно неоппадающие генеративные побеги имеют некоторые элементы строения, сближающие их с генеративными побегами видов, у которых формируется резид.

4. Формирование у ив вторично цветущих генеративных побегов и однодомных особей с соцветиями, содержащими как женские, так и мужские цветки, а также обоеполых цветков может свидетельствовать как о различных изменениях в форме и внутреннем строении, которые возникают под влиянием внешних и внутренних причин, так и о реверсиях к исходным родительским формам или конвергентном происхождении тех или иных структур.

Список литературы

1. Скворцов А. К. Ивы СССР (систематический и географический обзор). М. : Наука, 1968. 255 с.
2. Беляева И. В., Епанчинцева О. В., Шаталина А. А., Семкина Л. А. Ивы Урала : атлас-определитель. Екатеринбург : УрО РАН, 2006. 173 с.
3. Костина М. В. Природа почечных чешуй в семействе *Salicaceae* // Ботанический журнал. 2012. Т. 97, № 5. С. 583–592.
4. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М. : Советская наука, 1952. 391 с.
5. Костина М. В., Барабанщикова Н. С., Недосеко О. И., Ясинская О. И. Особенности конструктивной организации деревьев умеренной зоны, обусловленные строением и ритмом развития генеративных побегов // Ботанический журнал. 2022. Т. 107, № 7. С. 627–651.
6. Костина М. В. Генеративные побеги древесных покрытосеменных растений умеренной зоны : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 40 с.
7. Недосеко О. И. Становление жизненных форм и архитектоники крон бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix Dumort.* в онтогенезе : дис. ... д-ра биол. наук. 2018. 710 с.
8. Аксенова Н. П., Баврина Т. В., Константинова Т. И. Цветение и его фотопериодическая регуляция. М. : Наука, 1973. 294 с.
9. Levy Y. Y., Dean C. The transition to flowering // Pl. Cell. 1998. Vol. 10. P. 1973–1985.
10. Жмылев П. Ю., Карпухина Е. А., Жмылев А. П. Вторичное цветение: индукция и нарушения развития // Журнал общей биологии. 2009. Т. 70, № 3. С. 262–272.
11. Linne C. Species plantarum. 2 ed. Holmiae, 1763. P. 1019–1022.
12. Velenovsky M. Vergleichende Studien uber der *Salix*-Blute // Beih. 1904. Bot. Gentrbl. Bd. 17. S. 123–128.
13. Fischer M. J. Themorphology and anatomy of the flovers of the *Salicaceae* // Amer. J. Bot. 1928. Vol. 15. P. 308–313.
14. Малютина Е. Т. О гермафродитизме у ив секции *Vetrix* // Лесной журнал. 1973. Т. 1. С. 1–9.
15. Малютина Е. Т. О причинах изменения пола у *Salix triandra* f. *Guadrivalvis* // Бюллетень ГБС АН СССР. 1973. Вып. 88. С. 59–61.
16. Малютина Е. Т. Некоторые дополнительные сведения об андрогинии у ив // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1974. Вып. 2. С. 66–72.
17. Недосеко О. И. Однодомная особь ивы чернеющей // Естественные и гуманитарные науки – устойчивому развитию общества : Междунар. сб. науч. тр., посвящ. году Германии в России. Альтекс, 2012. С. 110–114.
18. Кардо-Сысоева Е. Н. О гинандроморфизме у *Salix cinerea* L. // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. 1924. Т. 54, вып. 3. С. 41–44.
19. Самусев Ф. Ф. Однодомная ива козья // Ботанический журнал. 1961. Т. 46, вып. 6. С. 896–897.

20. Валягина-Малютина Е. Т. Ивы европейской части России. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2004. 217 с.
21. Растительность Европейской части СССР / под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. Л. : Наука, 1980. 429 с.
22. Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie, Erster Teil: Der vegetative Aufbau. Jena : Gustav Fischer, 1954. 258 s.

References

1. Skvortsov A.K. *Ivy SSSR (sistemicheskiy i geograficheskiy obzor)* = Willows of the USSR (systematic and geographical review). Moscow: Nauka, 1968:255. (In Russ.)
2. Belyaeva I.V., Epanchintseva O.V., Shatalina A.A., Semkina L.A. *Ivy Urala: atlas-opredelitel* = Willows of the Urals: atlas-identifier. Ekaterinburg: UrO RAN, 2006:173. (In Russ.)
3. Kostina M.V. Nature of bud scales in the Salicaceae family. *Botanicheskiy zhurnal* = Botanical Journal. 2012;97(5):583–592. (In Russ.)
4. Serebryakov I.G. *Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rasteniy* = Morphology of vegetative organs of higher plants. Moscow: Sovetskaya nauka, 1952:391. (In Russ.)
5. Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Nedoseko O.I., Yasinskaya O.I. Features of the constructive organization of trees in the temperate zone, determined by the structure and rhythm of development of generative shoots. *Botanicheskiy zhurnal* = Botanical Journal. 2022;107(7):627–651. (In Russ.)
6. Kostina M.V. Generative shoots of woody angiosperms of the temperate zone: PhD abstract. Moscow, 2009:40. (In Russ.)
7. Nedoseko O.I. Formation of life forms and crown architectonics of boreal willow species of the subgenera *Salix* and *Vetrix* Dumort. in ontogenesis: DSc dissertation. 2018:710. (In Russ.)
8. Aksenova N.P., Bavrina T.V., Konstantinova T.I. *Tsvetenie i ego fotoperiodicheskaya regulatsiya* = Flowering and its photoperiodic regulation. Moscow: Nauka, 1973:294. (In Russ.)
9. Levy Y.Y., Dean C. The transition to flowering. *Pl. Cell*. 1998;10:1973–1985.
10. Zhmylev P.Yu., Karpukhina E.A., Zhmylev A.P. Secondary flowering: induction and developmental disorders. *Zhurnal obshchey biologii* = Journal of General Biology. 2009;70(3):262–272. (In Russ.)
11. Linne C. *Species plantarum*. 2 ed. Holmiae, 1763:1019–1022.
12. Velenovsky M. Vergleichende Studien über der *Salix*-Blüte. *Beih.* 1904;(Bot. Gentrbl. Bd. 17):123–128.
13. Fischer M.J. Themorphology and anatomy of the flowers of the Salicaceae. *Amer. J. Bot.* 1928;15:308–313.
14. Malyutina E.T. On hermaphroditism in willows of the section *Vetrix*. *Lesnoy zhurnal* = Forestry Journal. 1973;1: 1–9. (In Russ.)
15. Malyutina E.T. On the causes of sex change in *Salix triandra* f. *Guadrivalvis*. *Byulleten GBS AN SSSR* = Bulletin of the Main Botanical Garden of the USSR Academy of Sciences. 1973;(88):59–61. (In Russ.)
16. Malyutina E.T. Some additional information on androgyny in willows. *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki* = Scientific reports of higher education. Biological sciences. 1974;(2):66–72. (In Russ.)
17. Nedoseko O.I. Monoecious individual of blackening willow. *Estestvennye i gumanitarnye nauki – ustoychivomu razvitiyu obshchestva: Mezhdunar. sb. nauch. tr., posvyashch. godu Germanii v Rossii* = Natural sciences and humanities for sustainable development of society: International collection of scientific papers dedicated to the year of Germany in Russia. Alteks, 2012:110–114. (In Russ.)
18. Kardo-Syssoeva E.N. On gynandromorphism in *Salix cinerea* L.. *Trudy Leningradskogo obshchestva estestvoispytateley* = Proceedings of the Leningrad Society of Naturalists. 1924;54(3):41–44. (In Russ.)
19. Samusev F.F. Monoecious goat willow. *Botanicheskiy zhurnal* = Botanical Journal. 1961;46(6):896–897. (In Russ.)
20. Valyagina-Malyutina E.T. *Ivy evropeyskoy chasti Rossii* = Willows in the European part of Russia. Moscow: Tovarichestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2004:217. (In Russ.)
21. Gribova S.A., Isachenko T.I., Lavrenko E.M. (eds.). *Rastitelnost Evropeyskoy chasti SSSR* = Vegetation in the European part of the USSR. Leningrad: Nauka, 1980:429. (In Russ.)
22. Troll W. *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie, Erster Teil: Der vegetative Aufbau*. Jena: Gustav Fischer, 1954:258.

УДК 599.426(471.4):591.543.42 DOI 10.21685/2500-0578-2025-1-5

ЗАКОНОМЕРНОСТЬ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA: VESPERTILIONIDAE) В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ И ВЛАЖНОСТИ ВОЗДУХА НА ЗИМОВКАХ В ИСКУССТВЕННЫХ ПОДЗЕМЕЛЬЯХ САМАРСКОЙ ЛУКИ

М. С. Малявина¹, Р. В. Лукьянов², В. П. Вехник³, Д. Г. Смирнов⁴

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

³ Жигулевский государственный биосферный заповедник имени И. И. Спрыгина, Жигулевск, Самарская обл., Россия

³ Национальный парк «Самарская Лука», Жигулевск, Самарская обл., Россия

¹ mariamalavina3@gmail.com, ⁴ eptesicus@mail.ru

Аннотация. Исследованы особенности распределения рукокрылых на зимовках в искусственных подземельях Самарской Луки (Самарская область). Получены данные о микроклиматических предпочтениях зимующих рукокрылых семи видов и границах их выносливости в отношении температуры и влажности воздуха укрытий; составлены математические модели зависимости распределения рукокрылых от указанных факторов. Выявлено, что относительно широкой толерантностью по отношению к температуре убежища обладают виды *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758), *Eptesicus (Cnephaeus) nilssonii* (Keyserling & Blasius, 1839), *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) и *M. mystacinus* (Kuhl, 1817), относительная stenothermность выявлена для *M. dasycneme* (Boie, 1825) и *M. nattereri* (Kuhl, 1817). Температурный оптимум для большинства видов рукокрылых составляет +2...+4 °С. Виды, склонные к образованию скоплений или занимающие внутренние микроукрытия, способны переносить гибернацию в более прохладных участках подземелья. Всем исследуемым видам рукокрылых свойственна высокая толерантность к значениям влажности воздуха в убежищах.

Ключевые слова: рукокрылые, гибернация, абиотические факторы, влажность воздуха, температура воздуха, микроклимат зимних убежищ

Благодарности: авторы выражают признательность сотрудникам Жигулевского государственного биосферного заповедника и национального парка «Самарская Лука» за помощь в организации исследования.

Для цитирования: Малявина М. С., Лукьянов Р. В., Вехник В. П., Смирнов Д. Г. Закономерность пространственного распределения рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) в зависимости от температуры и влажности воздуха на зимовках в искусственных подземельях Самарской Луки // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025. Vol. 10 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-1-5>

PATTERN OF SPATIAL DISTRIBUTION OF HIBERNATING BATS (CHIROPTERA: VESPERTILIONIDAE) DEPENDING ON AIR TEMPERATURE AND HUMIDITY IN ARTIFICIAL CAVES OF SAMARA LUKA

M.S. Malyavina¹, R.V. Lukyanov², V.P. Vekhnik³, D.G. Smirnov⁴

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

³ Zhiguli State Biosphere Reserve, Zhigulevsk, Samara region, Russia

³ Samarskaya Luka National Park, Zhigulevsk, Samara region, Russia

¹ mariamalavina3@gmail.com, ⁴ eptesicus@mail.ru

Abstract. This paper explores the features of bat distribution during hibernating in artificial caves of the Samara Bend (in the Samara Region). Data on microclimatic preferences of 7 species of hibernating bats and their tolerance limits in relation to air temperature and humidity in shelters were obtained, mathematical models of the dependence of bat distribution on the above factors were compiled. The study found that the species *Plecotus auritus*

(Linnaeus, 1758), *Eptesicus (Cnephaeus) nilssonii* (Keyserling & Blasius, 1839), *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) and *M. mystacinus* (Kuhl, 1817) have a relatively wide tolerance to the temperature of the shelter, relative stenothermy was found for *M. dasycneme* (Boie, 1825) and slightly less for *M. nattereri* (Kuhl, 1817). The temperature optimum for most bat species is +2...+4 °C. Species that tend to form clusters or occupy internal microshelters are able to endure hibernation in cooler parts of the caves. All the studied bat species are characterized by high tolerance to air humidity values in shelters.

Keywords: bats, hibernation, abiotic factors, air humidity, air temperature, microclimate of winter shelters

Acknowledgements: the authors express their gratitude to the staff of the Zhigulevsky State Biosphere Reserve and the Samarskaya Luka National Park for their assistance in organizing the study.

For citation: Malyavina M.S., Lukyanov R.V., Vekhnik V.P., Smirnov D.G. Pattern of spatial distribution of hibernating bats (Chiroptera: Vespertilionidae) depending on air temperature and humidity in artificial caves of Samara Luka. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025;10(1). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-1-5>

Введение

Современные исследования показывают, что сокращение численности рукокрылых в биотопах приводит к серьезным негативным последствиям для демографической структуры населения и экономики регионов: лимитируя численность вредителей сельского хозяйства, эти животные позволяют использовать гораздо меньше пестицидов для борьбы с насекомыми и таким образом оказывают колоссальное положительное влияние на экологическое состояние территории [1, 2]. Кроме того, уменьшение числа особей в колониях летучих мышей вызывает у них стресс и, как следствие, падение иммунитета, что способствует усиленной циркуляции вирусов в популяциях и повышению риска передачи опасных зоонозных агентов другим животным [3–5]. Ввиду перечисленных причин вопрос охраны природных популяций рукокрылых и поиска факторов, оказывающих наибольшее влияние на их численность, особенно актуален.

Очевидно, что летний облик хироптерофауны региона напрямую зависит от выживаемости оседлых видов рукокрылых в холодное время года. При этом наиболее значительное влияние на рукокрылых в состоянии гибернации оказывают климатические условия зимних убежищ, наличие в них микроукрытий и тип окружающего подземелья ландшафта [6–10]. Территория проведения работ выбрана не случайно: из года в год штольни Самарской Луки становятся зимним убежищем для тысяч рукокрылых. По данным наших последних учетов 2023 г., общая численность зимующих здесь рукокрылых составляет около 30 тыс. особей, принадлежащих к 8 видам: *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817), *M. dasycneme* (Boie, 1825), *M. nattereri* (Kuhl, 1817), *M. mystacinus* (Kuhl, 1817), *M. brandtii* (Eversmann, 1845), *Eptesicus (Cnephaeus) nilssonii* (Keyserling & Blasius, 1839), *E. (Cnephaeus) serotinus* (Schreber, 1774) и *Plecotus auritus*

(Linnaeus, 1758). Кроме того, штольня Попова отличается широким диапазоном температур (от –13,2 до 6,6 °C), что позволяет наиболее полно проанализировать зависимость плотности рукокрылых от микроклиматических характеристик убежища. Учеты численности зимующих рукокрылых последние несколько лет осуществляли с применением новых технических средств и подходов в обработке данных, что позволило внести уточнения в ранее выявленных закономерностях, отражающих предпочтения видов к местам зимовок. Целью данной работы было построение математических моделей, отражающих оптимальные значения температуры и влажности воздуха для рукокрылых 7 видов (указаны выше, данные по *E. serotinus* исключены из анализа, так как находка единична), а также установление границ выносливости зимующих животных в отношении исследуемых абиотических факторов. Полученные данные в дальнейшем планируется использовать при оценке укрытий, гипотетически пригодных для перенесения рукокрылыми периода зимней спячки, и уточнения сведений о численности животных в регионах, где проведение зимних учетов животных затруднительно или невозможно.

Материалы и методы

Исследования проводили в ноябре-декабре 2023 г. в штольне Попова, являющейся местом массового скопления зимующих рукокрылых (по данным учетов 2023 г. численность их в штольне Попова составила 21 519 особей). Гора, в которой располагается штольня, находится в окр. с. Ширяево. Входы в подземелье достаточно обширны и открываются на северную экспозицию (рис. 1).

Перед началом работ были подготовлены схемы подземелья, с разделением внутреннего пространства штольни на отдельные залы.

За один «зал» принимали место пересечения галерей, которое, как правило, ограничено с четырех углов крепежными колоннами [8]. Максимальное количество зверьков, найденных за один полный обход убежища, принимали за показатель численности. В соответствии со схемами (рис. 2) осуществляли обход и тщательный осмотр всех частей подземелья с целью обнаружения рукокрылых. Всего за указанный период обследовано 368 залов общей протяженностью ходов чуть более 11 км. Отдельно подсчитаны особи, занимающие различные микроукрытия (трещины, углубления, ниши) и сидящие «открыто»; а также животные, отмеченные

на потолке, нижнем, среднем и верхнем ярусах стен. Результаты учета фиксировали в предварительно подготовленные бланки. Видовую принадлежность рукокрылых устанавливали дистанционно по характерным внешним признакам [11]. Для двух видов – *M. mystacinus* и *M. brandtii* – были выявлены уникальные признаки, позволяющие идентифицировать их на расстоянии. Точность этих признаков была проверена случайным снятием части особей из разных частей подземелья и определением их из рук. В данном сообщении мы не приводим эти признаки, так как предполагаем посвятить этому вопросу отдельную публикацию.

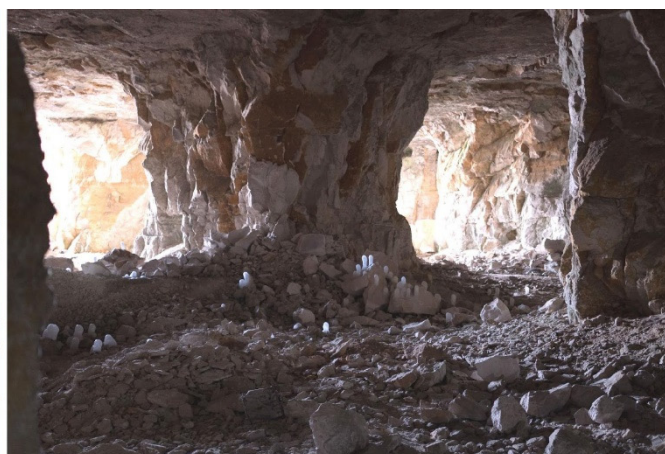


Рис. 1. Штольни в окрестностях с. Ширяево (входы и залы подземелья)

Fig. 1. Artificial caves near Shiryaevo (entrances and halls of the dungeon)

Для получения годовых трендов изменений микроклиматических характеристик на входе в подземелье и в залах с наибольшей плотностью рукокрылых (ос./зал) были установлены логеры-термографы (DS1922L-F5) и термогигрографы (DL1923-F5), позволяющие бесконтактно фиксировать значения температуры и влажности воздуха в течение длительного времени. Для определения влажности и температуры в средних слоях воздуха использовали гигрометр Center 310 (Тайвань) (погрешность измерений: $\pm 0,7^\circ\text{C}$ / $\pm 2,5\%$, время экспозиции – 2 мин). Прибор устанавливали в центре каждого зала на высоте примерно 2 м над уровнем пола. После стабилизации показателей на приборе их значения заносили в электронные таблицы, на основе которых были построены карто-схемы распределения температуры и влажности в пространстве исследуемого подземелья (рис. 2).

Для установления зависимости численности особей разных видов рукокрылых от микроклиматических характеристик был применен регрессионный анализ. При построении регрессионных моделей за критериальную переменную

принято среднее количество особей каждого вида в залах с определенными значениями температуры и влажности воздуха, учитываемыми в качестве предикторов. Залы периметра подземелья, характеризующиеся большей площадью поверхности, исключены из регрессионного анализа с целью повышения репрезентативности выборочных данных. Уровень соответствия модели реальному распределению данных определяли с помощью коэффициента детерминации (R^2) и информационного критерия Акаике (AIC). Поскольку выбранные предикторы являются коллинеарными (т.е. взаимосвязанными), регрессионный анализ для выявления закономерностей распределения рукокрылых от влажности и температуры воздуха укрытий производили отдельно (рис. 3, 4). Корреляция между годовыми трендами значений температуры и влажности воздуха на входе в подземелье и в зале с максимальной численностью рукокрылых рассчитана по Пирсону. Статистическую обработку результатов проводили с помощью аналитического программного обеспечения PAST (4.03).

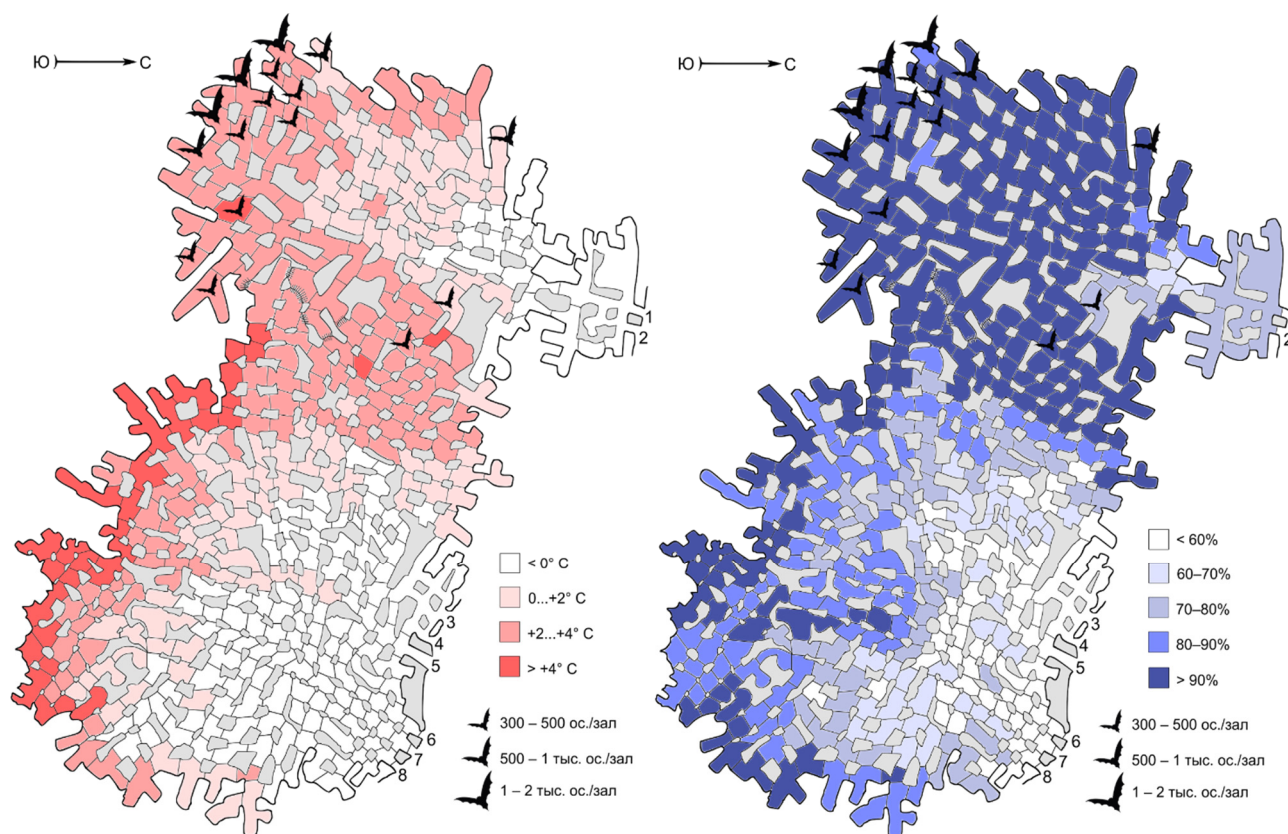


Рис. 2. Значения температуры и влажности в разных залах штольни Попова (красные тона – градиент температур, синие тона – градиент влажности, значки – залы с наибольшей плотностью рукокрылых; объяснения см. в тексте)

Fig. 2. Temperature and humidity values in different halls of the Popova Cave (red tones – temperature gradient, blue tones – humidity gradient, marks – halls with the highest density of bats)

Результаты и обсуждение

Микроклиматические характеристики искусственного подземелья. Исследуемое подземелье образовано в результате объединения двух отдельных штолен (условно восточной и западной), в настоящее время ограниченных друг от друга несбойками по уровню, поэтому микроклиматические характеристики этих частей пещеры заметно различаются (см. рис. 2). Температура воздуха в убежище варьирует от $-13,2$ до $+6,6$ °C, влажность – от 51,6 до 100 %. Наибольшие значения температуры и влажности воздуха ($t > 4$ °C, $RH > 90$ %) зафиксированы в тупиковой зоне восточной половины подземелья, что обусловлено малой площадью, низкими потолками и неправильной геометрической формой залов, способствующей низкой циркуляции воздушных масс. Привходная часть подземелья открывается на северо-восточной экспозиции горного склона. Входы широкие и высокие, на одном уровне с дном пещеры, поэтому основная часть расположенных в непосредственной близости от них залов сильно промерзает ($t < 0$ °C, $RH < 60$ %) (рис. 5,А)

и характеризуется низкой плотностью рукокрылых (в среднем 5–9 ос./зал). Западная часть подземелья является относительно изолированной (немногочисленные входы, расположенные с северной стороны, завалены; главные галереи, идущие вглубь, расположены перпендикулярно галереям юго-западной части, а высота потолков в некоторых частях составляет до 7 м), поэтому показатели температуры и влажности воздуха ($t \sim +1,5...+4$ °C, $RH > 90$ %) здесь в течение года практически не изменяются (рис. 3,Б). В дальних залах этой части штольни отмечены рекордные значения численности рукокрылых (300–2000 ос./зал) (см. рис. 2). Минимальные и максимальные значения температуры и влажности воздуха для разных видов летучих мышей представлены в табл. 1.

Зависимость пространственного распределения рукокрылых от влажности воздуха. В ходе работы выявлены оптимальные значения влажности воздуха убежищ рукокрылых, которые для разных видов варьируют от 90 до 100 % (см. рис. 2), что дополняет имеющиеся сведения о предпочитаемых зимующими животными микроклиматических условиях [9, 10]. Согласно

регрессионным моделям, практически все исследуемые виды обладают широкой нормой реакции на изменения показателей абсолютной влажности воздуха. Из общей закономерности выделяются виды группы «*mystacinus/brandtii*», графики зависимости численности которых

от влажности воздуха характеризуются более узким размахом. Примечательно, что для *M. brandtii* также выявлена относительная stenothermность (температурный оптимум составляет +1,5...+2,5 °C).

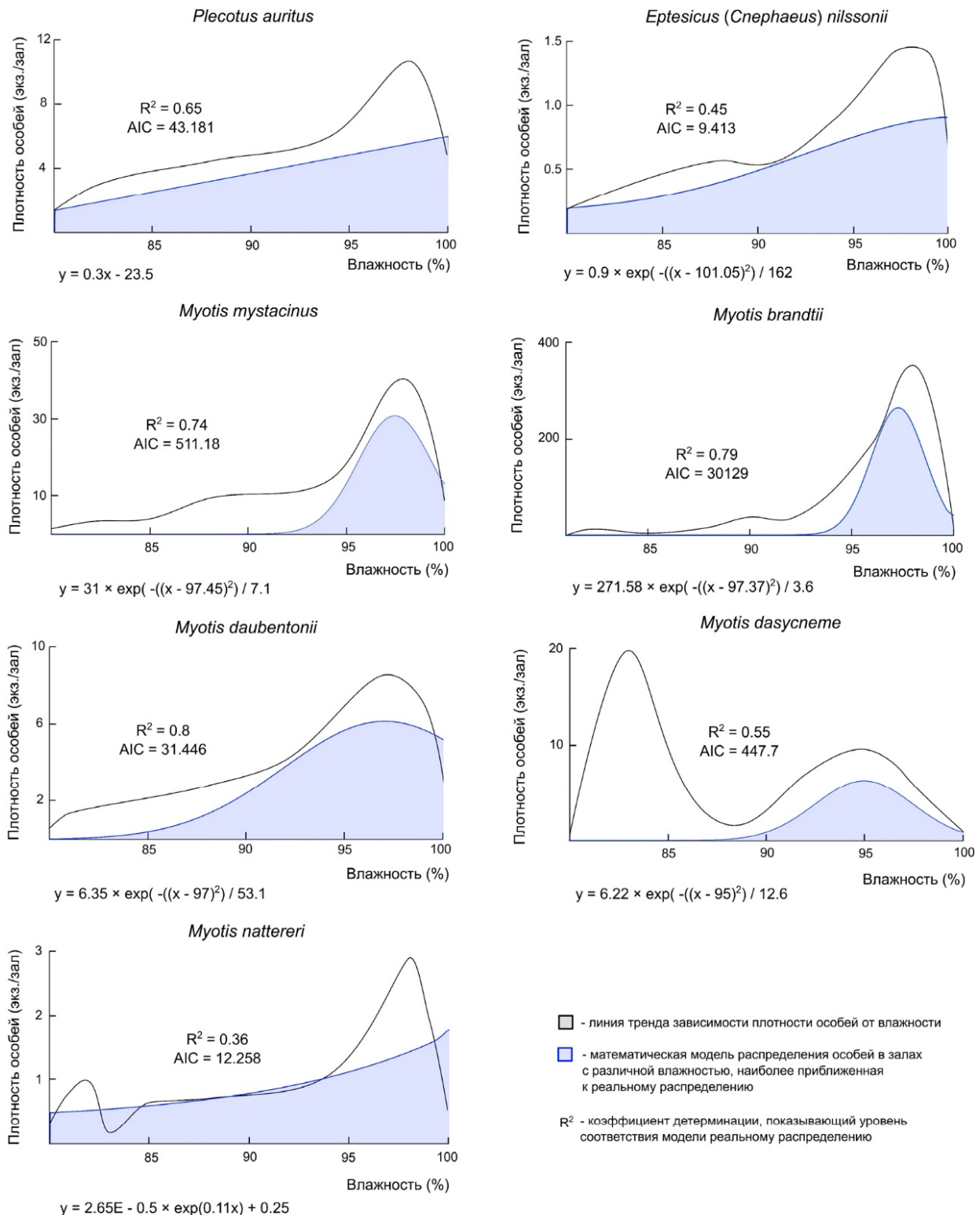


Рис. 3. Результаты анализа соответствия реального распределения рукокрылых по залам штольни Попова в зависимости от влажности воздуха

Fig. 3. Results of analyzing the correspondence of the real distribution of bats in the halls of the Popova Cave depending on air humidity

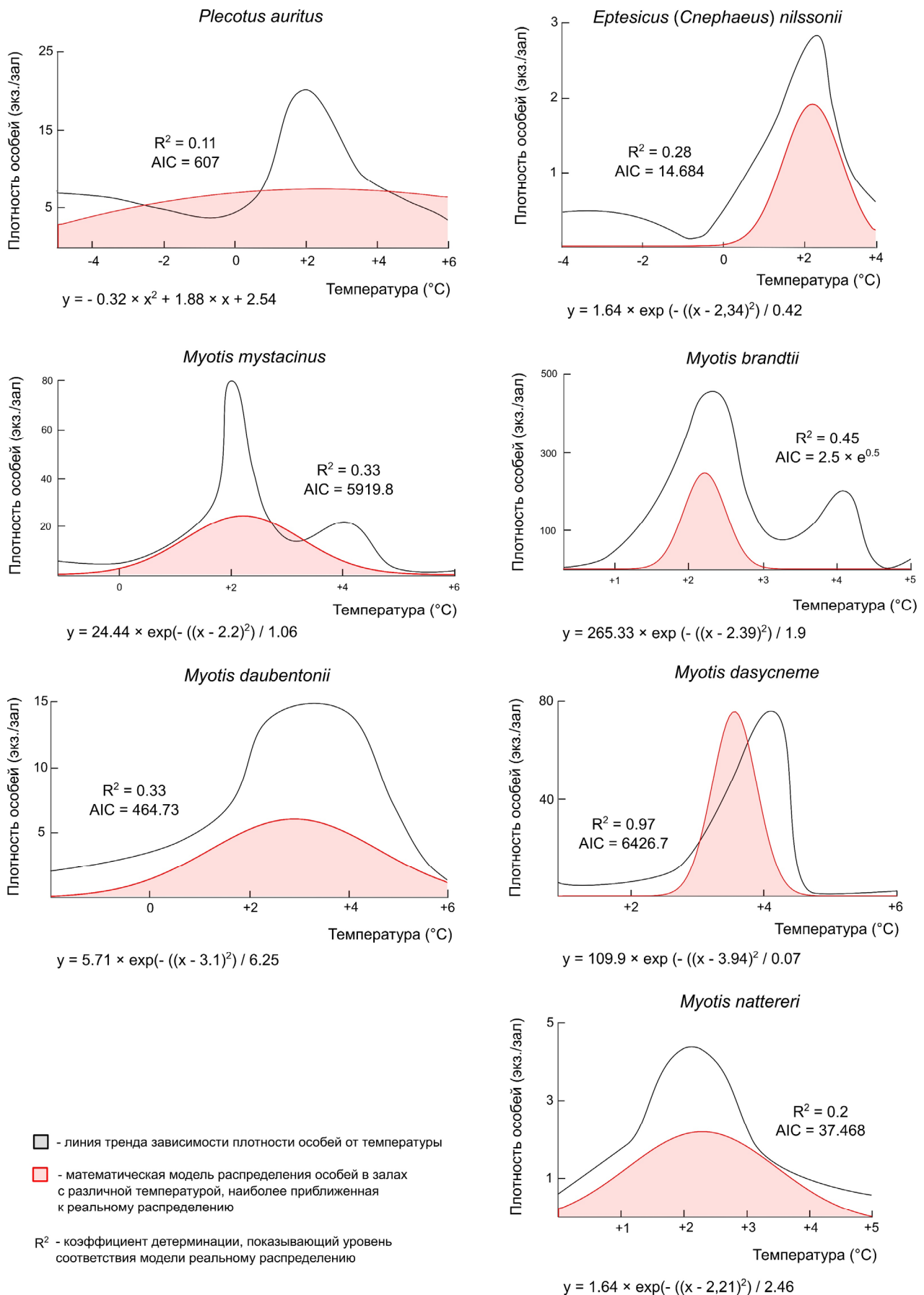


Рис. 4. Результаты анализа соответствия реального распределения рукокрылых по залам штольни Попова в зависимости от температуры воздуха

Fig. 4. Results of the analyzing the correspondence of the real distribution of bats in the halls of the Popova Cave depending on air temperature

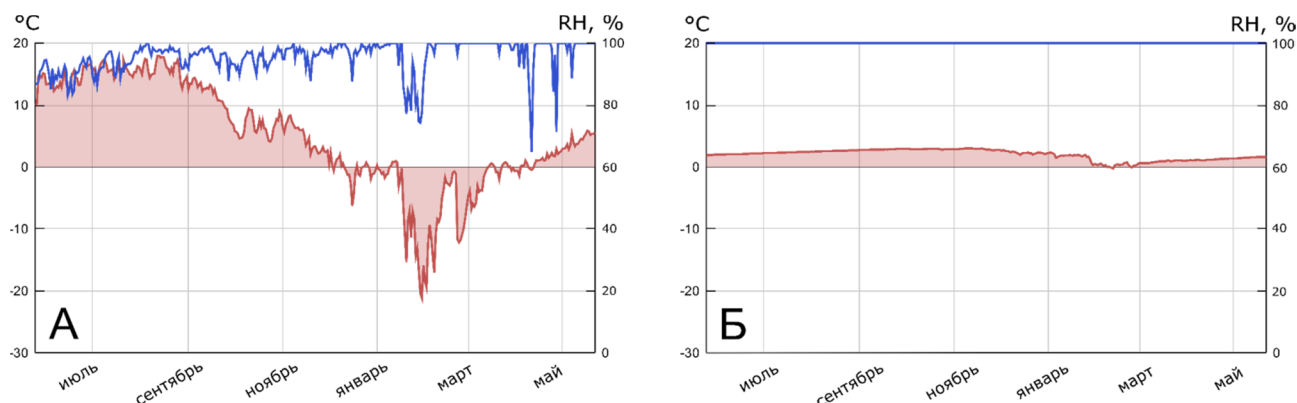


Рис. 5. Годовые тренды значений температуры и влажности воздуха в искусственном подземелье: А – у входа в штольню Попова; Б – в зале с наибольшей плотностью рукокрылых ($R = 0,64$, $p < 0,05$)

Fig. 5. Annual trends in air temperature and humidity in an artificial cave:

A – at the entrance to the Popova Cave; Б – in the hall with the highest bat density ($R = 0.64$, $p < 0.05$)

Таблица 1

Минимальные и максимальные значения температуры (t , °C) и влажности воздуха (RH, %) для рукокрылых, переживающих состояние гибернации

Table 1

Minimum and maximum values of temperature (t , °C) and humidity (RH, %) for bats undergoing hibernation

Виды	<i>E. nilssonii</i>	<i>Pl. auritus</i>	<i>M. daubentonii</i>	<i>M. brandtii</i>	<i>M. mystacinus</i>	<i>M. dasycneme</i>	<i>M. nattereri</i>
$t_{\min}$	-11,5	-12,1	-9,7	-6,4	-5,2	-5,1	-7,3
$t_{\max}$	+3,8	+6,6	+6,3	+5,7	+6,3	+6,2	+6,6
$RH_{\min}$	56,9	51,6	51,6	71,2	51,6	53,2	53,3
$RH_{\max}$	100	100	100	100	100	100	100

Примечание: максимальная зарегистрированная температура гибернации не отражает верхних границ выносливости, поскольку в подземелье нет участков теплее +6,6 °C.

Полученные нами результаты показывают отсутствие явной зависимости встречаемости исследованных видов рукокрылых от влажности и свидетельствуют о высокой их толерантности к этому фактору. Кроме того, значения температуры и влажности воздуха положительно коррелируют между собой (см. рис. 5), что не позволяет рассматривать влажность воздуха как фактор, значимо влияющий на пространственное распределение особей в подземелье, в отрыве от значений температуры. Такой вывод подтверждают результаты исследований других авторов, которые характеризуют зависимость испарения воды с поверхности тела рукокрылых как непостоянную криволинейную функцию и утверждают, что влажность воздуха значительно влияет на жизнеспособность рукокрылых лишь при определенных значениях температуры воздуха в убежище и температуры тела животного [12, 13].

Наибольшие значения влажности воздуха отмечены нами в галереях западной половины штольни Попова, где локализуется до 79 % всех рукокрылых [8]. Однако мы не исключаем, что

такая высокая плотность особей в залах западной половины подземелья может быть вызвана большей площадью поверхности залов и высотой их потолков, более благоприятными значениями температуры воздуха, а также обилием доступных микроукрытий (доля рукокрылых, сидящих «открыто» в этих залах, составила всего 44 % от всех учтенных особей). Подобный случай повышенной численности рукокрылых в так называемой «комнате Велифера» (или «маленькой комнате летучих мышей»), коррелирующий с высокой влажностью воздуха, был неоднократно отмечен при исследованиях зимующих рукокрылых в пещере Торгока в Нью-Мексико [14, 15]. Авторы связывают такой высокий уровень влажности с расположением зала в «тупиковой зоне» и подчеркивают наличие положительной корреляции между колебаниями температуры и влажности воздуха в подземельях подобного типа.

Зависимость пространственного распределения рукокрылых от температуры воздуха. Согласно регрессионным моделям, оптимальные значения температуры воздуха убежищ для

разных видов рукокрылых заметно различаются (см. рис. 4). Так, теоретически рассчитанный температурный оптимум двух видов группы «*mystacinus/brandtii*» и *M. nattereri* включает диапазон значений от +1,5 до +2,5 °C. При этом массовые скопления *M. brandtii* и *M. mystacinus* (300–500 ос.) локализуются в основном в первых залах западной половины подземелья, которые отделены от восточной части несбойками по уровню высоты до 2,5 м. Наличие такой преграды, по всей видимости, снижает интенсивность циркуляции воздуха и способствует скоплению водяных паров в галереях, что затрудняет испарение влаги с поверхности тел зимующих рукокрылых и препятствует теплоотдаче. Кроме того, склонность *M. brandtii* к образованию крупных скоплений и предрасположенность *M. nattereri* и *M. mystacinus* к гибернации в изолированных микротрещинах и углублениях [8] также затрудняют теплообмен между телами животных и воздушными массами. Возможно, описанные поведенческие особенности обуславливают предпочитаемые микроклиматические характеристики занимаемого убежища, или напротив, являются адаптациями рукокрылых к зимовке в более прохладных участках подземелья.

Склонность к обитанию в более теплых залах с температурой +2...+4 °C демонстрируют *M. daubentonii* и *M. dasycneme*. Примечательно, что поведенческие аспекты зимовки этих видов кардинально отличаются: чаще одиночно сидящие особи *M. daubentonii* обычно размещаются «открыто» на потолке и в верхнем ярусе стен подземелья, а *M. dasycneme* предпочитает собираться большими группами и занимает глубокие и узкие трещины потолка в локальных участках подземелья [8]. Виды, склонные к использованию разнообразных трещин, ниш и углублений оказываются в некоторой степени защищенными от неблагоприятного воздействия отрицательных температур. Таким образом, из всех исследуемых видов рукокрылых термофильность в наибольшей степени свойственна *M. dasycneme*, что согласуется с результатами других авторов, которые отмечают зимовки этой ночницы при температурах от +2 до +12 °C [16–20]. Тем не менее при отсутствии убежища с более подходящими микроклиматическими характеристиками организм *M. dasycneme* способен успешно адаптироваться к перенесению более низких температур (от 0 до +2 °C) [21], однако это требует усиленных энергозатрат на преодоление холодового шока. Так, в условиях низких положительных температур (до +2 °C) в плазме крови *M. dasycneme*, зимующих в подземельях Челябинской и Свердловской обл. (восточная граница европейской части ареала [22]), наблюдали

полное исчезновение незаменимой АК триптофана. Это позволяет сделать предположение о высокой востребованности в синтезе серотонина, как одного из триггеров, активно участвующего в поддержании гипотермии и гипометаболизма рукокрылых [23].

Особого внимания заслуживают многочисленные находки *Pl. auritus* и *E. nilssonii* в залах с отрицательными значениями температуры и низкой влажностью воздуха, находящимися неподалеку от входов в подземелье. Такие случаи описаны в ряде других исследований [8, 20, 24, 25], что подчеркивает высокую толерантность перечисленных выше видов к изменениям значений температуры воздуха убежищ, демонстрируемую регрессионными моделями. При этом наибольшую приспособленность к перенесению низких температур проявляет *E. nilssonii*, что обусловлено физиологическими и биохимическими особенностями вида. Так, в периферической крови зимующего северного кожана выявлено более высокое относительное и абсолютное содержание эозинофилов, базофилов и лимфоцитов [26, 27], а для гомогенатов тканей отмечены видоспецифичные механизмы функционирования ферментных и антиоксидантных систем организма [28]. Перечисленные адаптации позволяют *E. nilssonii* сохранять активность до поздней осени, зимовать в малозащищенных от мороза пещерах, располагаться преимущественно открыто на поверхностях потолка и стен и практически не использовать в пещерах микроукрытия, а также переживать длительные бауты оцепенения [28–30], что приводит к доминированию вида в средней и северной тайге [31]. Однако в условиях более мягкого климата Самарской Луки (южная граница ареала) численность вида составляет менее 1 % от общей численности зимующих рукокрылых, а комплекс доминант среди оседлых летучих мышей представлен здесь видами группы «*mystacinus/brandtii*» (82,6 % всех учтенных особей). Таким образом, адаптивные физиолого-биохимические особенности *E. nilssonii* имеют относительный характер и, возможно, даже лимитируют численность вида на исследуемой территории, однако выявление конкретных причин этой проблемы требует дополнительного изучения.

Находки *Pl. auritus* в залах с отрицательной температурой воздуха неоднозначны. Учитывая мелкие размеры тела и значительную площадь теплоотдачи (достигаемую за счет больших размеров ушей, пронизанных кровеносными сосудами), можно предположить, что бурый ушан является одним из самых теплолюбивых видов из всех исследуемых, однако регрессионная модель, напротив, показывает высокую приспособленность

животного к гибернации при температурах от -4°C , а северная граница ареала вида проходит по $60-62^{\circ}\text{C.ш.}$ (что является свидетельством более успешного перенесения низких температур *Pl. auritus*, нежели видами рода *Myotis*, северные границы ареалов которых расположены южнее). Кроме того, *Pl. auritus* предпочитает занимать верхний и средний ярусы стен убежища, а иногда встречается даже на нижнем ярусе, в отличие от других видов, демонстрирующих склонность к зимовке на потолках искусственных подземелий [32], где температура существенно выше. Другие авторы также отмечают способность *Pl. auritus* зимовать при более низких температурах относительно видов рода *Myotis*, при этом гибернация *Pl. auritus* характеризуется наиболее короткими баутами оцепенения по сравнению с другими видами, что может свидетельствовать о некомфортных условиях зимовки (в том числе слишком высокой температуре воздуха убежища) [33, 34]. Таким образом, *Pl. auritus*, по-видимому, также обладает уникальным комплексом физиологических адаптаций для перенесения пониженных температур, однако на данный момент в изученных источниках литературы найдена только информация о схожем составе изоферментов лактатдегидрогеназы в тканях зимующих *E. nilssonii* и *Pl. auritus* [35]. Находки *M. mystacinus* и *M. daubentonii* в залах с отрицательными значениями температуры воздуха единичны и противоречат общей закономерности, поэтому были приняты случайными и исключены из регрессионного анализа.

Заключение

Согласно регрессионным моделям, оптимальные значения температуры воздуха убежищ и границы выносливости в отношении этого фактора для разных видов рукокрылых заметно различаются. Так, *E. nilssonii* и *Pl. auritus* отнесены к группе относительно криофильных видов – эти животные обладают комплексом биохимических и физиологических адаптаций к зимовкам в условиях северных широт и часто встречаются в залах с отрицательными значениями температур.

Представители рода *Myotis* предпочитают зимовать в более теплых залах, температура в которых колеблется от $+2$ до $+4^{\circ}\text{C}$, причем наибольшую термофильность проявляет *M. dasycneme*. Оптимальные значения влажности воздуха убежищ рукокрылых для разных видов варьируют от 90 до 100 %. Тем не менее влажность и температура воздуха являются взаимозависимыми переменными, поэтому выявление конкретных значений влажности воздуха, при которых жизнедеятельность рукокрылых угнетается, затруднено.

Выбор места зимовки рукокрылыми обусловлен не только влиянием микроклиматических факторов, во многом он определяется особенностями рельефа укрытия и поведенческими аспектами жизнедеятельности животных. Так, для видов, предпочитающих сидеть одиночно и (или) «открыто», как правило, отмечается незначительное смещение графика в сторону более высоких температур.

Список литературы

1. Russo D., Bosso L., Ancilotto L. Novel perspectives on bat insectivory highlight the value of this ecosystem service in farmland: Research frontiers and management implications // Agriculture Ecosystems & Environment. 2018. Vol. 266. P. 31–38.
2. Lima F. P., Bastos R. P. No bats, no gain: educational intervention increases farmers' perception of ecosystem services // International Journal of Agricultural Sustainability. 2021. Vol. 20, № 1. P. 1–16.
3. Gonzalez V., Hurtado-Monzón A. M., O'Krafka S. [et al.]. Studying bats using a One Health lens: bridging the gap between bat virology and disease ecology // Journal of Virology. 2024. Vol. 98, № 12. P. e01453–24. doi: 10.1128/jvi.01453-24
4. Brook S. E., Dobson A. P. Bats as «special» reservoirs for emerging zoonotic pathogens // Trends in Microbiology. 2015. Vol. 23, № 3. P. 172–180.
5. Lunn T. J., Peel A. J., McCallum H. [et al.]. Spatial dynamics of pathogen transmission in communally roosting species: Impacts of changing habitats on bat-virus dynamics // Journal of Animal Ecology. 2021. Vol. 90, № 11. P. 2609–2622.
6. Смирнов Д. Г., Вехник В. П. Численность и структура сообществ рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки // Russian Journal of Ecology. 2011. Т. 42, № 1. С. 71–79.
7. Смирнов Д. Г., Вехник В. П., Курмаева Н. М. [и др.]. Видовая структура и динамика сообщества рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки // Известия РАН. Серия биологическая. 2007. Т. 34, № 5. С. 507–516.
8. Смирнов Д. Г., Вехник В. П., Курмаева Н. М., Шепелев А. А. Сезонные особенности формирования пространственной структуры населения рукокрылых в штольнях Самарской Луки // Поволжский экологический журнал. 2012. № 1. С. 73–82.
9. Смирнов Д. Г., Вехник В. П., Курмаева Н. М. [и др.]. Пространственная структура половых групп у рукокрылых на зимовках в искусственных подземельях Самарской Луки // Териофауна России и сопредельных

регионов : материалы X съезда Териологического общества при РАН. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2016. 487 с.

10. de Boer W. F., de Koppel S. V., de Knecht H. J., Decker, J. J. A. Hibernation site requirements of bats in man-made hibernacula in a spatial context // *Ecological Applications*. 2013. Vol. 23. P. 502–514. doi: 10.1890/1051-0761-23.2.502
11. Dietz C., Heltersen O. Illustrated identification key to the bats of Europe. Tübingen & Erlangen (Germany). Electronic publication: version 1.0. 2004. 72 p.
12. Kurta A., Smith S. M. Hibernating Bats and Abandoned Mines in the Upper Peninsula of Michigan // *Northeastern Naturalist*. 2014. Vol. 21, № 4. P. 587–605.
13. Bassett J. B., Pinshow B., Korine C. Ecological and behavioral methods for the study of bats / ed. by T. H. Kunz, S. Parsons. 2nd ed. Baltimore, Maryland : Johns Hopkins University Press, 2009. 901 p.
14. Howell D. J. Bats of Fort Stanton Cave and Torgoc's Cave. BLM Roswell Resource Area. 57 p.
15. Forbes J. Air Temperature and Relative Humidity Study: Torgac Cave, New Mexico // *Journal of Cave and Karst Studies*. 1998. Vol. 60, № 1. P. 27–32.
16. Стрелков П. П. Материалы по зимовкам летучих мышей в европейской части СССР // *Труды зоологического института Академии наук СССР*. 1958. Т. 25. С. 255–303.
17. Gilson R. Notes sur le thermopreferendum et l'emplacement preferentiel du *Vespertilion des marais* (*Myotis dasycneme*, Boie 1825) pendant l'hibernation // *Bull Centre Bag Rech Cheiropt Belg*. 1972. Vol. 5. P. 74–95.
18. Masing M. On the air temperature at hibernation sites of bats // *Eesti ulukid*. 1982. Vol. 1. P. 67–74
19. Masing M. Movements of bats between roosts in winter // *Acta et comm, Univ Tartuensis*. 1987. Vol. 769. P. 56–60.
20. Masing M., Lutsar L. Hibernation temperatures in seven species of sedentary bats (Chiroptera) in Northeastern Europe // *Acta Zoologica Lituanica*. 2007. Vol. 17, № 1. P. 47–55.
21. Ковальчук Л. А., Мищенко В. А., Черная Л. В. [и др.]. Сезонная изменчивость иммуногематологических параметров периферической крови прудовой ночницы *Myotis dasycneme* (Boie, 1825), обитающей на Урале // *Доклады Российской академии наук. Науки о жизни*. 2023. Т. 510, № 1. С. 278–282. doi: 10.31857/S2686738922601072
22. Снитко В. П., Снитко Л. В. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) Южного Урала (Челябинская область) // *Зоологический журнал*. 2017. Т. 93, № 3. С. 320–349.
23. Ковальчук Л. А., Мищенко В. А., Черная Л. В., Микшевич Н. В. Эколого-физиологические параметры *Myotis dasycneme* (Mammalia Chiroptera: Vespertilionidae) фауны Урала // *Nature Conservation Research*. 2023. Т. 8, № 4. С. 94–111. doi: 10.24189/ncr.2023.034
24. Schober W., Grimmberger E. The bats of Europe & North America: knowing them, identifying them, protecting them. Neptune : T. F. H. Publications, 1997. 160 p.
25. Wermundsen T., Siivonen Y. Seasonal variation in use of winter roosts by five bat species in south-east Finland // *Open Life Sciences*. 2010. Vol. 5. P. 262–273. doi: 10.2478/s11535-009-0063-8
26. Узенбаева Л. Б., Белкин В. В., Илюха В. А. [и др.]. Особенности состава и морфологии клеток периферической крови у трех видов летучих мышей Карелии в период зимней спячки // *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*. 2015. Т. 51, № 4. С. 342–348.
27. Узенбаева Л. Г., Кижина А. Г., Илюха В. А. [и др.]. Морфология и состав клеток периферической крови при спячке у летучих мышей (Chiroptera: Vespertilionidae) северо-запада России // *Известия РАН. Серия биологическая*. 2014. № 4. С. 419–428.
28. Антонова Е. П., Илюха В. А., Сергина С. Н. Антиоксидантная защита у зимоспящих млекопитающих // *Принципы экологии*. 2015. Т. 4, № 2. С. 4–20.
29. Рыков А. М. Рукокрылые // *Компоненты экосистем и биоразнообразия карстовых территорий Европейского Севера России (на примере заповедника «Пинежский»)*. Архангельск, 2008. С. 293–294.
30. Белкин В. В., Панченко Д. В., Тирронен К. Ф. [и др.]. Экологический статус рукокрылых (Chiroptera) на зимовках в Восточной Финляндии // *Экология*. 2015. № 5. С. 463–469.
31. Belkin V. V., Fyodorov F. V., Ilyukha V. A., Yakimova A. E. Characteristics of the bat (Chiroptera) population in Protected Areas in the northern and middle taiga subzones of European Russia // *Nature Conservation Research*. 2021. Vol. 6. P. 17–31. doi: 10.24189/ncr.2021.002
32. Смирнов Д. Г., Вехник В. П., Курмаева Н. М. [и др.]. Пространственная структура сообщества рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки // *Известия РАН. Серия биологическая*. 2021. № 2. С. 243–252.
33. Hays G. C., Speakman J. R., Webb P. I. Why do brown long-eared bats (*Plecotus auritus*) fly in winter? // *Physiological Zoology*. 1992. Vol. 65, № 3. P. 554–567.
34. Siivonen Y., Wermundsen T. Characteristics of winter roosts of bat species in southern Finland // *Mammalia*. 2008. Vol. 72, № 1. P. 50–56. doi: 10.1515/MAMM.2008.003
35. Антонова Е. П., Илюха В. А., Сергина С. Н. [и др.]. Сезонные изменения энергообеспечения и антиоксидантной защиты у летучих мышей // *Современные проблемы анатомии, гистологии и эмбриологии животных : сб. науч. тр. VI Всерос. Интернет-конференции с междунар. участием, посвящ. 85-летию зоотехнического образования*. Казань, 2015. 96 с.

References

1. Russo D., Bosso L., Ancilotto L. Novel perspectives on bat insectivory highlight the value of this ecosystem service in farmland: Research frontiers and management implications. *Agriculture Ecosystems & Environment*. 2018;266:31–38.
2. Lima F.P., Bastos R.P. No bats, no gain: educational intervention increases farmers' perception of ecosystem services. *International Journal of Agricultural Sustainability*. 2021;20(1):1–16.
3. Gonzalez V., Hurtado-Monzón A. M., O'Krafka S. et al. Studying bats using a One Health lens: bridging the gap between bat virology and disease ecology. *Journal of Virology*. 2024;98(12):e01453–24. doi: 10.1128/jvi.01453-24
4. Brook S.E., Dobson A.P. Bats as «special» reservoirs for emerging zoonotic pathogens. *Trends in Microbiology*. 2015;23(3):172–180.
5. Lunn T.J., Peel A.J., McCallum H. et al. Spatial dynamics of pathogen transmission in communally roosting species: Impacts of changing habitats on bat-virus dynamics. *Journal of Animal Ecology*. 2021;90(11):2609–2622.
6. Smirnov D.G., Vekhnik V.P. Abundance and structure of bat communities (Chiroptera: Vespertilionidae) wintering in artificial caves of the Samara Bend. *Russian Journal of Ecology*. 2011;42(1):71–79. (In Russ.)
7. Smirnov D.G., Vekhnik V.P., Kurmaeva N.M. et al. Species structure and dynamics of bat community (Chiroptera: Vespertilionidae) wintering in artificial caves of the Samara Bend. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya* = Bulletin of the Russian Academy of Sciences. Biological Series. 2007;34(5):507–516. (In Russ.)
8. Smirnov D.G., Vekhnik V.P., Kurmaeva N.M., Shepelev A.A. Seasonal features of forming the spatial structure of bat population in the caves of the Samara Bend. *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal* = Volga River Region Ecological Journal. 2012;(1):73–82. (In Russ.)
9. Smirnov D.G., Vekhnik V.P., Kurmaeva N.M. et al. Spatial structure of gender groups in bats wintering in artificial caves of the Samara Bend. *Teriofauna Rossii i sopredelnykh regionov: materialy X sezda Teriologicheskogo obshchestva pri RAN* = Theriofauna of Russia and adjacent regions: Proceedings of the 10th Congress of the Theriological Society of the Russian Academy of Sciences. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2016:487. (In Russ.)
10. de Boer W.F., de Koppel S.V., de Knecht H.J., Decker, J.J. A. Hibernation site requirements of bats in man-made hibernacula in a spatial context. *Ecological Applications*. 2013;23:502–514. doi: 10.1890/1051-0761-23.2.502
11. Dietz C., Helvesen O. *Illustrated identification key to the bats of Europe*. Tübingen & Erlangen (Germany). Electronic publication: version 1.0. 2004:72.
12. Kurta A., Smith S. M. Hibernating Bats and Abandoned Mines in the Upper Peninsula of Michigan. *Northeastern Naturalist*. 2014;21(4):587–605.
13. Bassett J.B., Pinshow B., Korine C. *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. 2nd ed. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press, 2009:901.
14. Howell D.J. *Bats of Fort Stanton Cave and Torgoc's Cave*. BLM Roswell Resource Area:57.
15. Forbes J. Air Temperature and Relative Humidity Study: Torgac Cave, New Mexico. *Journal of Cave and Karst Studies*. 1998;60(1):27–32.
16. Strelkov P.P. Materials on the wintering grounds of bats in the European part of the USSR. *Trudy zoologicheskogo instituta Akademii nauk SSSR* = Works of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences. 1958;25: 255–303. (In Russ.)
17. Gilson R. Notes sur le thermopreferendum et l'emplacement preferentiel du Vespertilion des marais (Myotis dasycneme, Boie 1825) pendant l'hibernation. *Bull Centre Bag Rech Cheiropt Belg*. 1972;5:74–95.
18. Masing M. On the air temperature at hibernation sites of bats. *Eesti ulukid*. 1982;1:67–74
19. Masing M. Movements of bats between roosts in winter. *Acta et comm, Univ Tartuenssis*. 1987;769:56–60.
20. Masing M., Lutsar L. Hibernation temperatures in seven species of sedentary bats (Chiroptera) in Northeastern Europe. *Acta Zoologica Lituanica*. 2007;17(1):47–55.
21. Kovalchuk L.A., Mishchenko V.A., Chernaya L.V. et al. Seasonal variability of immunohematological parameters of peripheral blood of the pond bat Myotis dasycneme (Boie, 1825) living in the Urals. *Doklady Rossiyskoy akademii nauk. Nauki o zhizni* = Reports of the Russian Academy of Sciences. Life Sciences. 2023;510(1):278–282. (In Russ.). doi: 10.31857/S2686738922601072
22. Snitko V.P., Snitko L.V. Bats (Chiroptera, Vespertilionidae) in the Southern Urals (Chelyabinsk Region). *Zoologicheskii zhurnal* = Zoological Journal. 2017;93(3):320–349. (In Russ.)
23. Kovalchuk L.A., Mishchenko V.A., Chernaya L.V., Mikshevich N.V. Ecological and physiological parameters of Myotis dasycneme (Mammalia Chiroptera: Vespertilionidae) of the Ural fauna. *Nature Conservation Research*. 2023;8(4):94–111. (In Russ.). doi: 10.24189/ncr.2023.034
24. Schober W., Grimmberger E. *The bats of Europe & North America: knowing them, identifying them, protecting them*. Neptune: T. F. H. Publications, 1997:160.
25. Wermundsen T., Siivonen Y. Seasonal variation in use of winter roosts by five bat species in south-east Finland. *Open Life Sciences*. 2010;5:262–273. doi: 10.2478/s11535-009-0063-8
26. Uzenbaeva L.B., Belkin V.V., Ilyukha V.A. et al. Peculiarities in the composition and morphology of peripheral blood cells in three species of bats from Karelia during hibernation. *Zhurnal evolyutsionnoy biokhimii i fiziologii* = Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology. 2015;51(4):342–348. (In Russ.)

27. Uzenbaeva L.G., Kizhina A.G., Ilyukha V.A. et al. Morphology and composition of peripheral blood cells during hibernation in bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in northwestern Russia. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya* = Bulletin of the Russian Academy of Sciences. Biological Series. 2014;(4):419–428. (In Russ.)
28. Antonova E.P., Ilyukha V.A., Sergina S.N. Antioxidant protection in hibernating mammals. *Printsipy ekologii* = Principles of Ecology. 2015;4(2):4–20. (In Russ.)
29. Rykov A.M. Bats. *Komponenty ekosistem i bioraznoobraziya karstovykh territoriy Evropeyskogo Severa Rossii (na primere zapovednika «Pinezhskiy»)* = Components of ecosystems and biodiversity of karst territories in the European North of Russia (case study of the Pinezhsky Nature Reserve). Arkhangelsk, 2008:293–294. (In Russ.)
30. Belkin V.V., Panchenko D.V., Tirronen K.F. et al. Ecological status of bats (Chiroptera) on wintering grounds in Eastern Fennoscandia. *Ekologiya* = Ecology. 2015;(5):463–469. (In Russ.)
31. Belkin V.V., Fyodorov F.V., Ilyukha V.A., Yakimova A.E. Characteristics of the bat (Chiroptera) population in Protected Areas in the northern and middle taiga subzones of European Russia. *Nature Conservation Research*. 2021;6:17–31. doi: 10.24189/ncr.2021.002
32. Smirnov D.G., Vekhnik V.P., Kurmaeva N.M. et al. Spatial structure of bat community (Chiroptera: Vespertilionidae) wintering in artificial caves of the Samara Bend. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya* = Bulletin of the Russian Academy of Sciences. Biological Series. 2021;(2):243–252. (In Russ.)
33. Hays G.C., Speakman J.R., Webb P.I. Why do brown long-eared bats (*Plecotus auritus*) fly in winter? *Physiological Zoology*. 1992;65(3):554–567.
34. Siivonen Y., Wermundsen T. Characteristics of winter roosts of bat species in southern Finland. *Mammalia*. 2008;72(1):50–56. doi: 10.1515/MAMM.2008.003
35. Antonova E.P., Ilyukha V.A., Sergina S.N. et al. Seasonal changes in energy supply and antioxidant protection in bats. *Sovremennye problemy anatomii, gistologii i embriologii zhivotnykh: sb. nauch. tr. VI Vseros. Internet-konferentsii s mezhdunar. uchastiem, posvyashch. 85-letiyu zootekhnicheskogo obrazovaniya* = Modern problems of animal anatomy, histology and embryology: collection of scientific papers of the 6th All-Russian Internet conference with international participation, dedicated to the 85th anniversary of zootechnical education. Kazan, 2015:96. (In Russ.)