



УДК 581.412+ 581.92+ 581.522.5 DOI 10.21685/2500-0578-2025-3-1

ИВЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ. ЧАСТЬ I: РАСПРОСТРАНЕНИЕ И БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ РОДА

О. И. Недосеко¹, Н. А. Леонова²

¹ Арзамасский филиал Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского, Арзамас, Россия

² Пензенский государственный университет, Пенза, Россия

¹ nedoseko@bk.ru, ² na-leonova@mail.ru

Аннотация. Ивы (*Salix*) имеют широкую географическую распространенность, участвуют в формировании растительного покрова и широко используются в различных отраслях народного хозяйства. Целью работы является изучение биолого-морфологических характеристик бореальных видов ив Европейской части России и их распространение. Исследования проводили в центре Европейской территории России в наиболее освоенной ее части – в Московской, Владимирской, Нижегородской и Пензенской областях. Регион исследования занимает центр Восточно-Европейской равнины, северные и западные склоны Приволжской возвышенности и переход к Окско-Донской низменности. Были описаны биоморфологические особенности 16 видов ив. В полевых исследованиях использовали методы «меченных кустов» и таксономической трансекты. Несмотря на большое сходство в морфологическом строении, виды ив Европейской части России имеют четкие отличительные биоморфологические особенности, отличаются сроками цветения, особенностями вегетативной и генеративной сфер.

Ключевые слова: *Salix*, Европейская часть России, биоморфология, распространение

Для цитирования: Недосеко О. И., Леонова Н. А. Ивы Европейской части России. Часть I: распространение и биоморфологические особенности видов рода // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025. Vol. 10 (3). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-3-1>

WILLOWS OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA. PART I: DISTRIBUTION AND BIOMORPHOLOGICAL FEATURES OF SPECIES OF THE GENUS

O.I. Nedoseko¹, N.A. Leonova²

¹ Arzamas Branch of N.I. Lobachevsky National Research University, Arzamas, Russia

² Penza State University, Penza, Russia

¹ nedoseko@bk.ru, ² na-leonova@mail.ru

Abstract. Willows (*Salix*) are widely distributed geographically, participate in the formation of the vegetation cover, and are widely used in various sectors of the national economy. The aim of this work is to study the biological and morphological characteristics of the boreal willow species in the European part of Russia and their distribution. The research was conducted in the center of the European part of Russia, in its most developed regions, including the Moscow, Vladimir, Nizhny Novgorod, and Penza regions. The study region occupies the center of the East European Plain, the northern and western slopes of the Volga Upland, and the transition to the Oka-Don Lowland. The biomorphological features of 16 willow species were described. The field studies used the methods of "marked bushes" and taxonomic transects. Despite the great similarity in morphological structure, the willow species of the European part of Russia have clear distinctive biomorphological features that distinguish them from each other.

Keywords: *Salix*, European part of Russia, biomorphology, distribution

For citation: Nedoseko O.I., Leonova N.A. Willows of the European part of Russia. Part I: distribution and biomorphological features of species of the genus. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025;10(3). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-3-1>

Введение

Ивы (*Salix*) имеют широкую географическую распространенность – произрастают во всех географических зонах от тундры до пустынь. Наибольшее число видов приурочено к умеренно холодным областям, встречаются ивы

и в субтропических зонах [23]. В большинстве районов средней полосы Европейской части России виды рода играют значимую роль в формировании растительного покрова и широко используются в различных отраслях народного хозяйства [3]. Они выполняют в экосистемах высокую углеродо-депонирующую и кислородо-

продуцирующую функцию, оптимизируя газовый состав атмосферы [14]. Виды рода *Salix* способны давать большую продуктивность общей биомассы и древесины, но в настоящее время наблюдается общая тенденция к снижению площади ивняков [3, 14, 15].

Повсеместное распространение видов рода *Salix* обусловлено разнообразием жизненных форм и экологии. Однако данные по онтогенезу и жизненным формам охватывают только небольшой круг ив Арктики, Гипоарктики, Северо-Востока и Южного Урала, Дальнего Востока России [2, 4–5, 17–19]. Бореальные виды ив еще недостаточно исследованы с позиций онтогенеза и структурно-функциональной организации крон взрослых особей.

Целью работы является анализ структурно-функциональной организации в онтогенезе бореальных видов ив Европейской части России, их экологии, биоморфологических и фитоценологических особенностей. В данной статье

приводятся биолого-морфологические характеристики бореальных видов ив Европейской части России и их распространение.

Методы и характеристика региона исследования

Полевые исследования проводились на территории Владимирской, Московской, Нижегородской и Пензенской областей (рис. 1). Районы исследований относятся к Валдайско-Онежской подпровинции Североевропейской таежной провинции Евразийской таежной (хвойно-лесной) области и характеризуются умеренно-континентальным климатом [22]. В схеме флористического районирования РФ регион исследования входит в состав Восточно-Европейской провинции Евросибирской подобласти Циркумбореальной области Бореального подцарства Голарктического царства [8, 21].

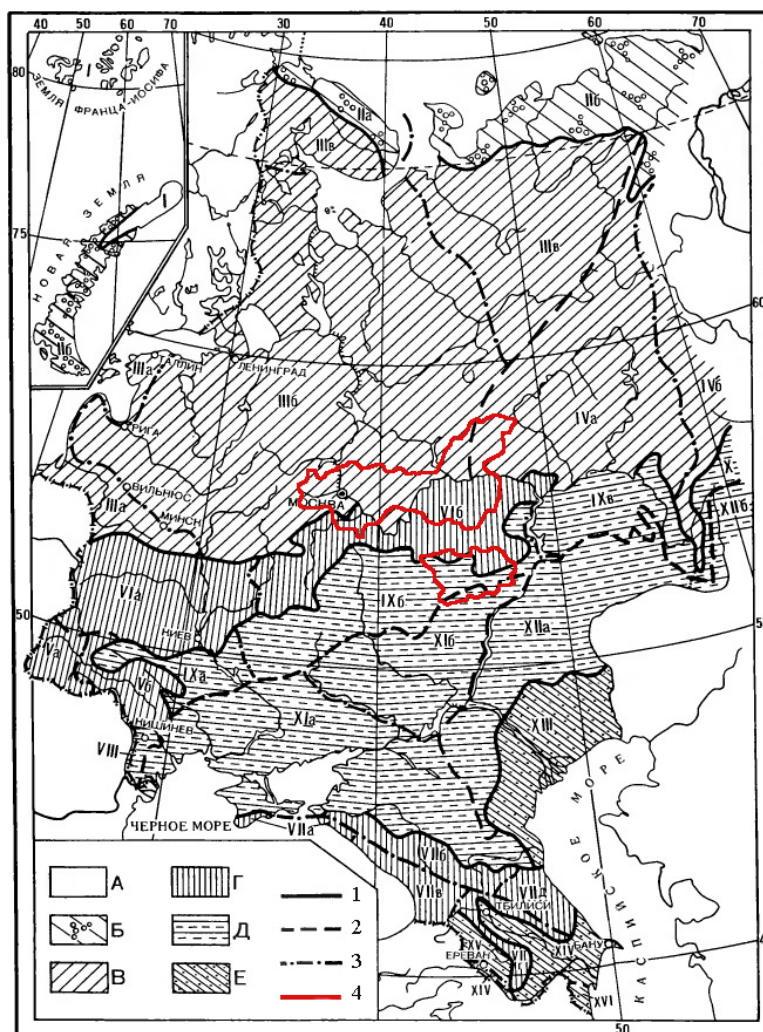


Рис. 1. Ботанико-географическое районирование европейской части СССР [22] и районы исследования.
Границы: 1 – областей; 2 – провинций; 3 – подпровинций; 4 – района исследования

Fig. 1. Botanical and geographical zoning of the European part of the USSR [22] and study areas.
Boundaries of: 1 – regions; 2 – provinces; 3 – subprovinces; 4 – study area

Регион исследования расположен в центре Европейской территории России в наиболее освоенной ее части. Занимает центр Восточно-Европейской равнины, часть северных и западных склонов Приволжской возвышенности и переход к Окско-Донской низменности. Общий характер рельефа Московской и Владимирской, левобережья Нижегородской областей равнинный с чередованием холмистых возвышенностей и плоских низин, для ландшафтов Приволжской возвышенности (Пензенская и левобережье Нижегородской области) характерен сильно пересеченный рельеф: расчлененные глубокие долины на отдельные возвышенности и гряды с густой овражно-балочной сетью. Встречаются моренные (Московская, Владимирская и Пензенская

области), карстовые формы рельефа (Владимирская и Нижегородская области), западинные формы рельефа суффозионного происхождения (Пензенская область) и хорошо выраженная овражная сеть (Пензенская, Нижегородская области).

Климат территории исследования умеренно-континентальный с четко выраженными сезонами. Климатические показатели изменяются с запада на восток в сторону увеличения континентальности (табл. 1). Характерны сравнительно высокая обеспеченность тепловыми ресурсами и довольно длительный безморозный период. Около 70 % осадков выпадает в виде дождя в теплое время, максимальное количество – в июле.

Таблица 1

Климатические показатели региона исследования

Table 1

Climate indicators of the study region

Показатели	Регион исследования			
	Нижегородская область	Владимирская область	Московская область	Пензенская область
Среднемесячная температура самого холодного месяца (января), °C	–8	–11–12	–10	–12–13
Среднемесячная температура самого теплого месяца (июля), °C	23,5	17,5–18,5	17,5–18,5	19–20
Среднегодовая температура воздуха, °C	3,0–4,5	5	6–7	3,5–4,0
Обеспеченность тепловыми ресурсами, °C			1800–2200	2200–2400
Безморозный период, дней	110–140	130–140	120–140	126–136
Продолжительность вегетационного периода, дней	165–175	160–180	125–140	172–181
Среднегодовое количество атмосферных осадков, мм	500	550–600	700	550–650
Средняя высота снежного покрова, см	40–50	55	30–45	51,5

Реки относятся к бассейнам двух крупных рек Европейской территории Российской Федерации – Волги и Дона. Водораздел между этими бассейнами проходит по Керенско-Чембарской возвышенности.

В структуре почвенного покрова Восточно-Европейской равнины преобладают дерново-подзолистые и подзолистые почвы, на Приволжской возвышенности – серые лесные почвы и черноземы.

В работе использована классификация рода *Salix*, предложенная Скворцовым [23, 27]. Название видов приведено в соответствии с принципом приоритета МКБН; латинские названия сверены с данными международного сайта International Plant Names Index; название секций представлено в соответствии с Skvortsov [27]. В 2008 г. Беляевой и Сенниковым был проведен критический анализ ив, по результатам которого *S. dasyclados* Wimm. возвращено приоритетное название, в связи с чем она была переименована в *S. gmelini* Pall. [26]. По мнению Беляевой [2], все европейские особи ивы ломкой представляют

собой гибриды с *S. alba*, в связи с чем *S. fragilis* переименована в *S. euxina* I. V. Belyaeva.

Нами исследовано 16 видов из 17 встречающихся на территории изученных районов.

К подроду *Salix* относятся 4 вида из 3 секций: – секция *Pentandra* (Borrer) C. K. Schneid.

S. pentandra L.;

– секция *Amygdalinae* Koch.

S. triandra L.;

– секция *Salix*.

S. euxina I.V. Belyaeva и *S. alba* L.

К подроду *Vetrix* относятся 11 видов из 7 секций: – секция *Vetrix* Dumort.

S. aurita L., *S. caprea* L., *S. cinerea* L., *S. starkeana* Willd.;

– секция *Nigricantes* A. Kern.

S. myrsinifolia Salisb.;

– секция *Vimen* Dumort.

S. viminalis L., *S. gmelinii* Pall.;

– секция *Villosae* Rouy.

S. lapponum L.;

– секция *Daphnella* Ser. ex Duby

S. acutifolia Willd.;

– секция *Incubaceae* A. Kern.

S. rosmarinifolia L.;

– секция *Helix* Dumort.

S. vinogradovii A. Scvorts.

К подроду *Chamaetia* – один вид *S. myrtilloides* L. (секция *Myrtilloides* Koehne).

S. phylicifolia L. встречается только в северных областях средней полосы, нуждается в охране [3, 9]; в Московской, Владимирской и Нижегородской областях нами были встречены единичные экземпляры этого вида, что не позволило провести его детальное биоморфологическое исследование, на территории Пензенской области вид не встречается.

В полевых исследованиях использовали два метода:

1) метод «меченных кустов»;

2) метод таксономической трансекты [23].

Метод меченных кустов основан на многократном (двух-, трехкратном) сборе материала в течение одного сезона с одного помеченного куста. При использовании метода таксономической трансекты выбирали местность, богатую ивами, на которой определяли все особи подряд. Это позволило изучить экологические особенности, их изменчивость и видоспецифические отличия. По мнению А. К. Скворцова [23], этот метод позволяет выявить амплитуду изменчивости целой популяции.

Результаты

На территории России и стран СНГ, по данным разных авторов, произрастает от 120 видов

[23], 130 видов [1, 6] до 160 видов [25]. Из них в европейской части России – 40 видов, на Кавказе – 26, в Средней Азии – 43, Западной Сибири – 51, Восточной Сибири – 71, на Дальнем Востоке – 67 [1]. Видовое разнообразие ив резко возрастает в зоне лесотундры и тундры, до самых крайних границ распространения растительности на севере Арктики, а также заметно увеличивается с запада на восток [1, 20]. В пределах Северо-Востока России описан один из центров разнообразия этого рода [24].

В регионе исследования в естественном произрастании отмечено 17 видов ив. Из них 5 – являются редкими и внесены в Красные книги областей региона исследования [9–12]. *S. myrtilloides* является редким видом и охраняется на территории всего региона исследования (категория 3, категория 2 (Владимирская область)), *S. lapponum* охраняется на территории двух областей (в Пензенской – категория 2; в Нижегородской – категория 3), *S. rosmarinifolia* – редкий вид в Пензенской области (категория 3), *S. vinogradovii* охраняется в Московской области (категория 3), *S. phylicifolia* – находится под охраной во Владимирской области (категория 3).

Несмотря на большое сходство в морфологическом строении, виды ив Европейской части России имеют четкие отличительные особенности (рис. 2–17), отличаются сроками цветения, особенностями вегетативной и генеративной сфер (прил., табл. П.1–П.5).

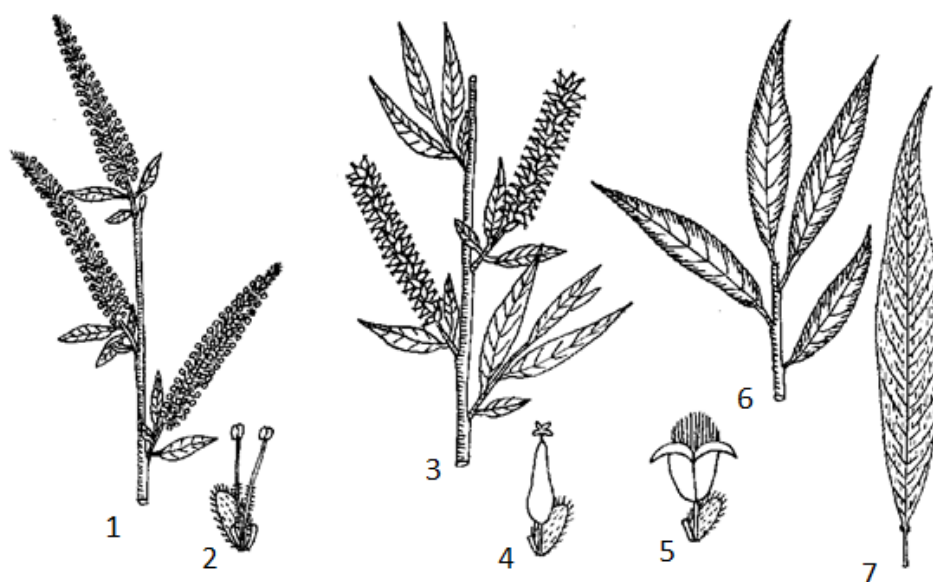


Рис. 2. *Salix alba*:

1 – побег с тычиночными генеративными побегами; 2 – тычиночный цветок; 3 – побег с пестичными генеративными побегами; 4 – пестичный цветок; 5 – коробочка; 6 – побег с листьями; 7 – лист

Fig. 2. *Salix alba*:

1 – shoot with staminate generative shoots; 2 – staminate flower; 3 – shoot with pistillate generative shoots; 4 – pistillate flower; 5 – capsule; 6 – shoot with leaves; 7 – leaf



Рис. 3. *Salix vinogradovii*:

1 – побег с пестичными генеративными побегами; 2 – пестичный цветок; 3 – побег с тычиночными генеративными побегами; 4 – тычиночный цветок; 5 – побег с листьями; 6 – коробочка

Fig. 3. *Salix vinogradovii*:

1 – shoot with pistillate generative shoots; 2 – pistillate flower; 3 – shoot with staminate generative shoots; 4 – staminate flower; 5 – shoot with leaves; 6 – capsule

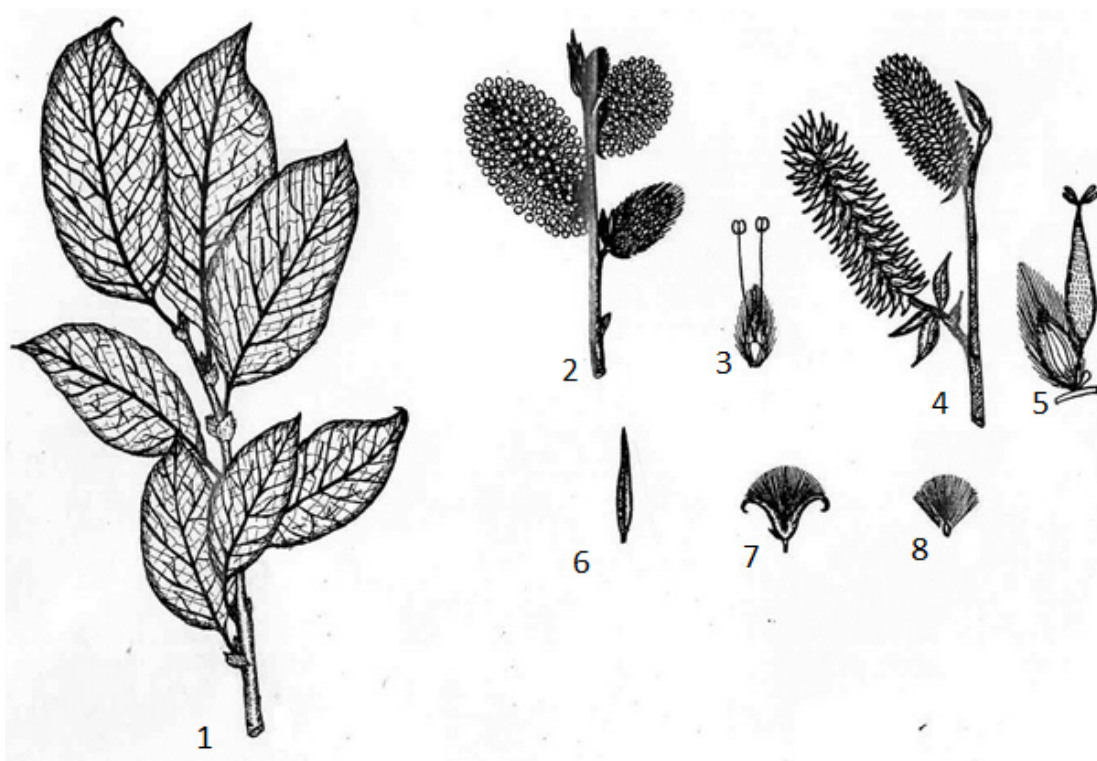


Рис. 4. *Salix caprea*:

1 – побег с листьями; 2 – побег с тычиночными генеративными побегами; 3 – тычиночный цветок; 4 – побег с пестичными генеративными побегами; 5 – пестичный цветок; 6 – нераскрывшаяся коробочка; 7 – раскрывшаяся коробочка; 8 – семя

Fig. 4. *Salix caprea*:

1 – shoot with leaves; 2 – shoot with staminate generative shoots; 3 – staminate flower; 4 – shoot with pistillate generative shoots; 5 – pistillate flower; 6 – unopened capsule; 7 – opened capsule; 8 – seed

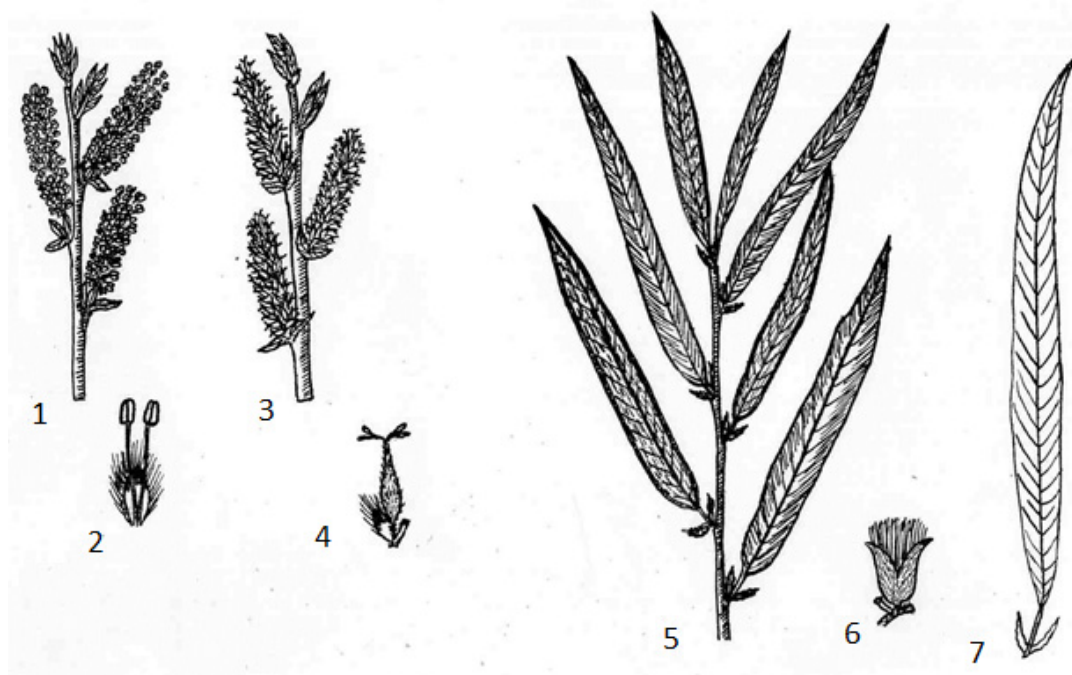


Рис. 5. *Salix viminalis*:

- 1 – побег с тычиночными генеративными побегами; 2 – тычиночный цветок;
3 – побег с пестичными генеративными побегами; 4 – пестичный цветок;
5 – побег с листьями; 6 – коробочка с семенами; 7 – лист

Fig. 5. *Salix viminalis*:

- 1 – shoot with staminate generative shoots; 2 – staminate flower; 3 – shoot with pistillate generative shoots; 4 – pistillate flower; 5 – shoot with leaves; 6 – seed capsule; 7 – leaf

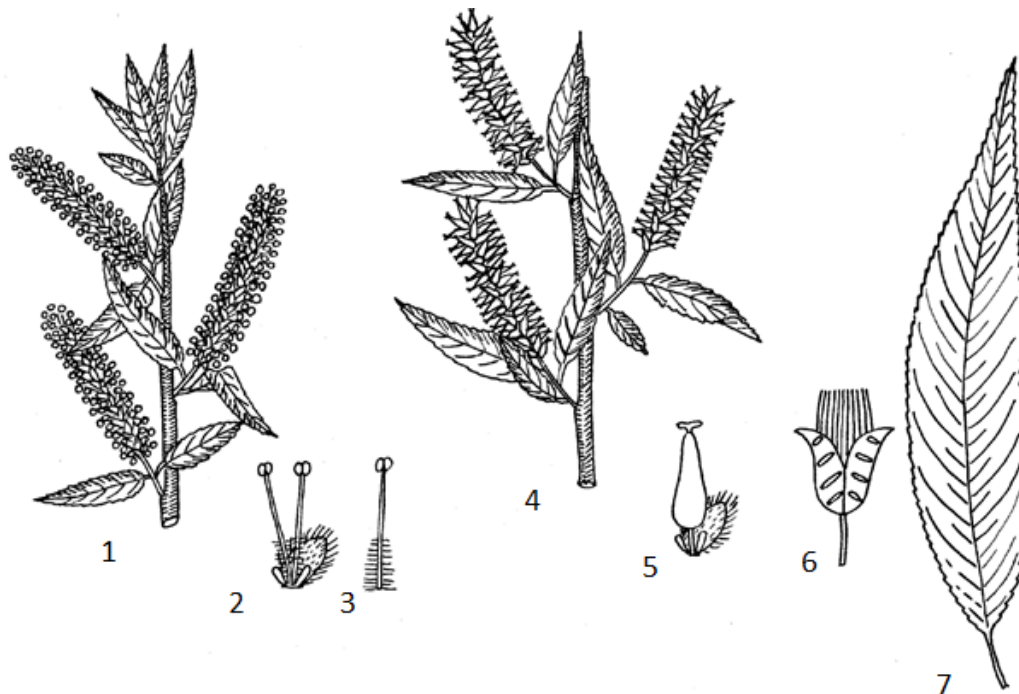


Рис. 6. *Salix euxina*:

- 1 – двулетний побег с тычиночными генеративными побегами; 2 – тычиночный цветок;
3 – тычинка; 4 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами;
5 – пестичный цветок; 6 – раскрывшаяся коробочка; 7 – лист

Fig. 6. *Salix euxina*:

- 1 – biennial shoot with staminate generative shoots; 2 – staminate flower; 3 – stamen; 4 – biennial shoot with pistillate generative shoots; 5 – pistillate flower; 6 – opened capsule; 7 – leaf

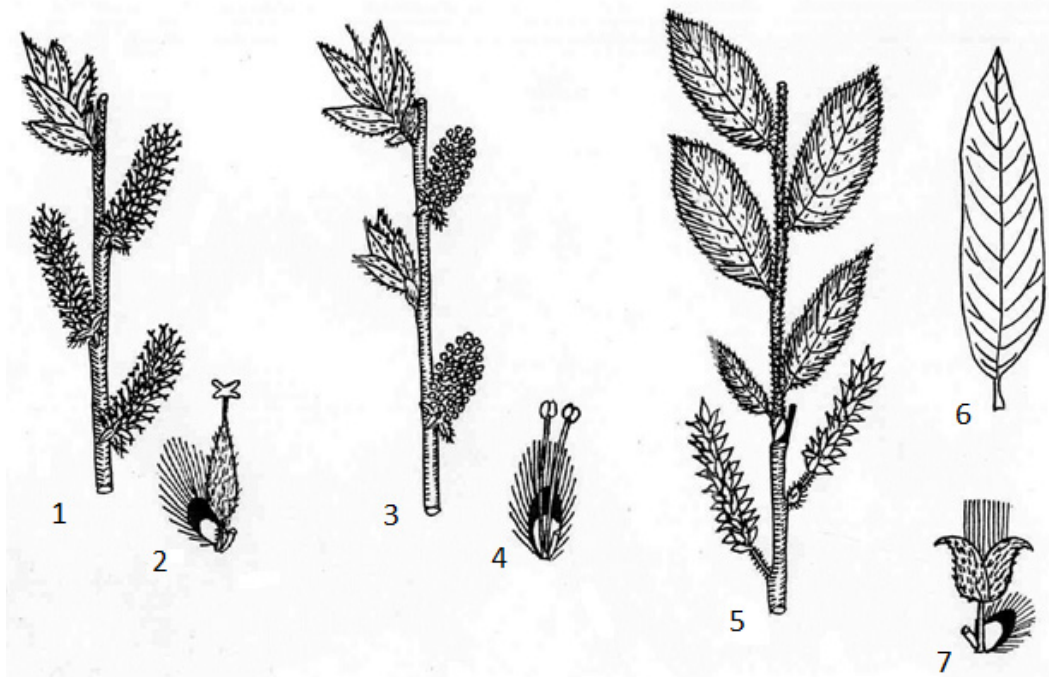


Рис. 7. *Salix lapponum*:

1 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами; 2 – пестичный цветок;
3 – двулетний побег с тычиночными генеративными побегами; 4 – тычиночный цветок;
5 – двулетний побег; 6 – лист; 7 – зрелая коробочка

Fig. 7. *Salix lapponum*:

1 – biennial shoot with pistillate generative shoots; 2 – pistillate flower; 3 – biennial shoot
with staminate generative shoots; 4 – staminate flower; 5 – biennial shoot; 6 – leaf; 7 – mature capsule

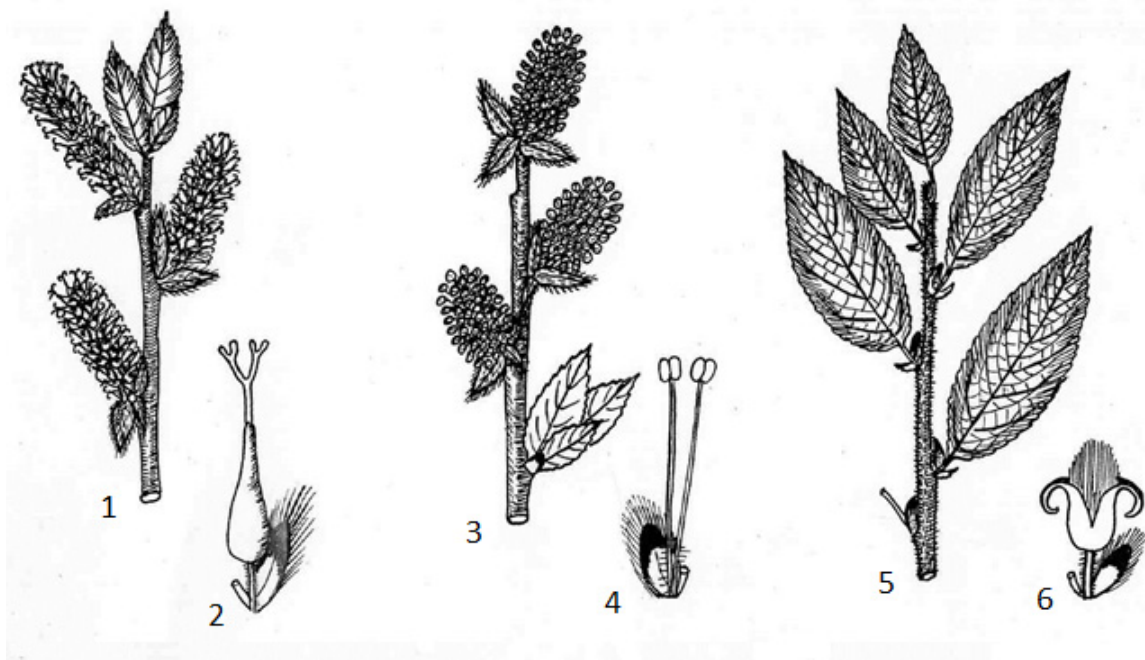


Рис. 8. *Salix myrsinifolia*:

1 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами; 2 – пестичный цветок;
3 – двулетний побег с тычиночными генеративными побегами; 4 – тычиночный цветок;
5 – вегетативный побег; 6 – созревшая коробочка

Fig. 8. *Salix myrsinifolia*:

1 – biennial shoot with pistillate generative shoots; 2 – pistillate flower; 3 – biennial shoot
with staminate generative shoots; 4 – staminate flower; 5 – vegetative shoot; 6 – mature capsule

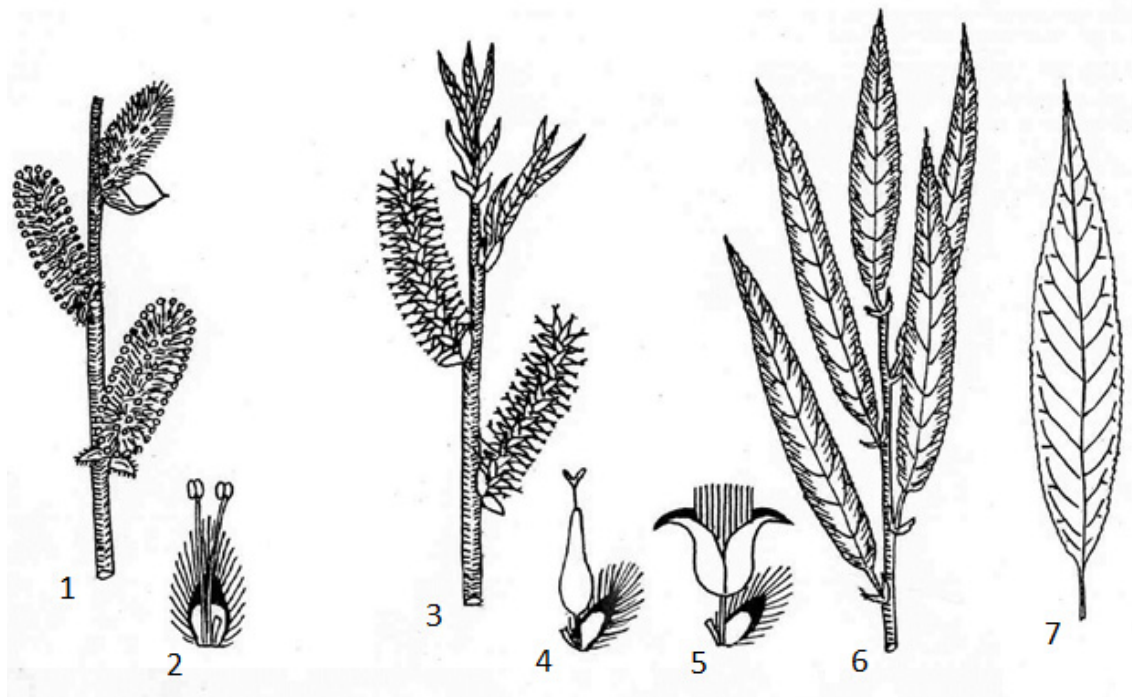


Рис. 9. *Salix acutifolia*:

- 1 – двулетний побег с тычиночными генеративными побегами; 2 – тычиночный цветок;
3 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами; 4 – пестичный цветок;
5 – созревшая коробочка; 6 – вегетативный побег; 7 – лист

Fig. 9. *Salix acutifolia*:

- 1 – biennial shoot with staminate generative shoots; 2 – staminate flower; 3 – biennial shoot with pistillate generative shoots; 4 – pistillate flower; 5 – mature capsule; 6 – vegetative shoot; 7 – leaf

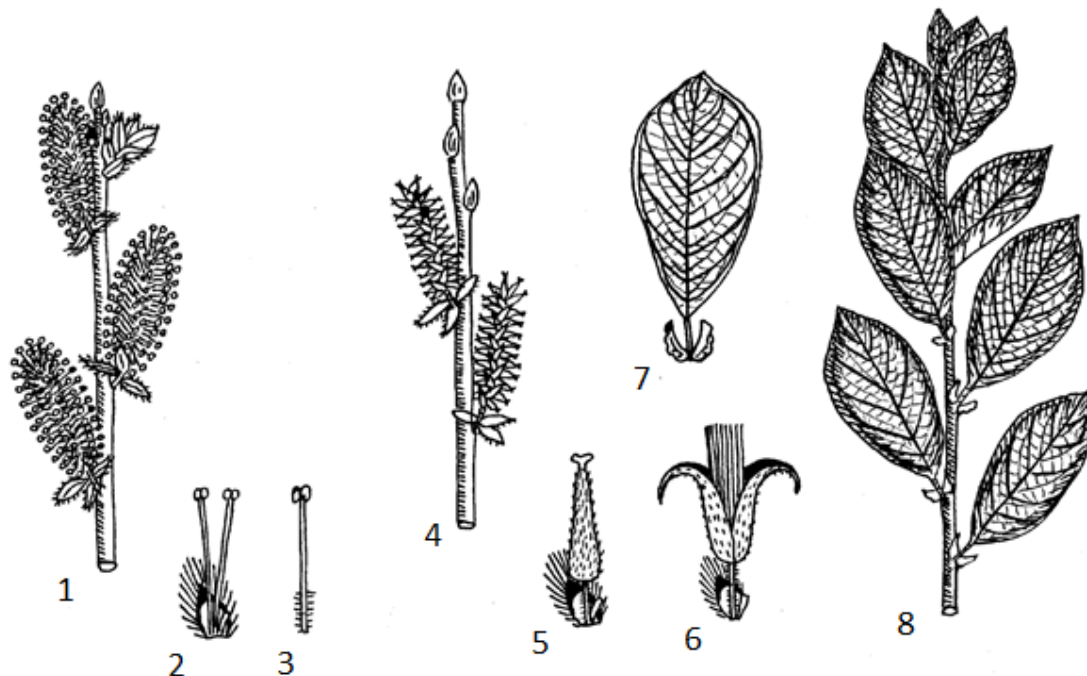


Рис. 10. *Salix cinerea*:

- 1 – двулетний побег с тычиночными генеративными побегами; 2 – тычиночный цветок;
3 – тычинка; 4 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами;
5 – пестичный цветок; 6 – раскрывшаяся коробочка; 7 – лист; 8 – вегетативный побег

Fig. 10. *Salix cinerea*:

- 1 – biennial shoot with staminate generative shoots; 2 – staminate flower; 3 – stamen; 4 – biennial shoot with pistillate generative shoots; 5 – pistillate flower; 6 – opened capsule; 7 – leaf; 8 – vegetative shoot



Рис. 11. *Salix pentandra*:
1 – вегетативный побег; 2 – пестичный генеративный побег; 3 – пестичный цветок;
4 – тычиночный генеративный побег; 5 – тычиночный цветок

Fig. 11. *Salix pentandra*:
1 – vegetative shoot; 2 – pistillate generative shoot; 3 – pistillate flower;
4 – staminate generative shoot; 5 – staminate flower

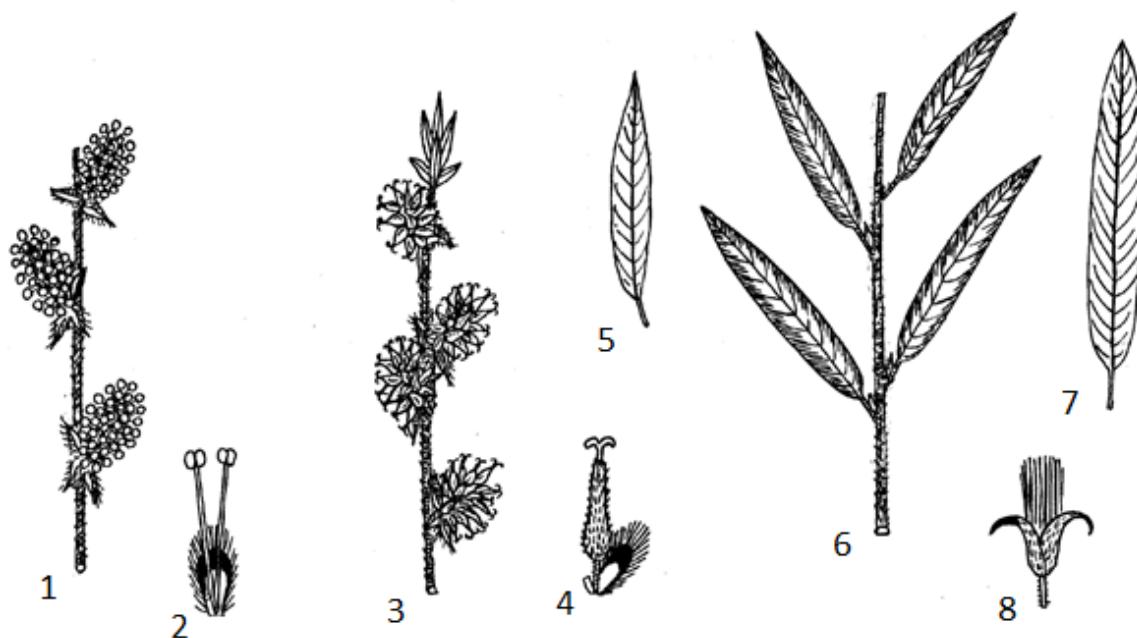


Рис. 12. *Salix rosmarinifolia*:
1 – двулетний побег с тычиночными генеративными побегами; 2 – тычиночный цветок;
3 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами; 4 – пестичный цветок;
5, 7 – листья; 6 – вегетативный побег; 8 – раскрывшаяся коробочка

Fig. 12. *Salix rosmarinifolia*:
1 – biennial shoot with staminate generative shoots; 2 – staminate flower; 3 – biennial shoot with pistillate generative shoots; 4 – pistillate flower; 5, 7 – leaves; 6 – vegetative shoot; 8 – opened capsule

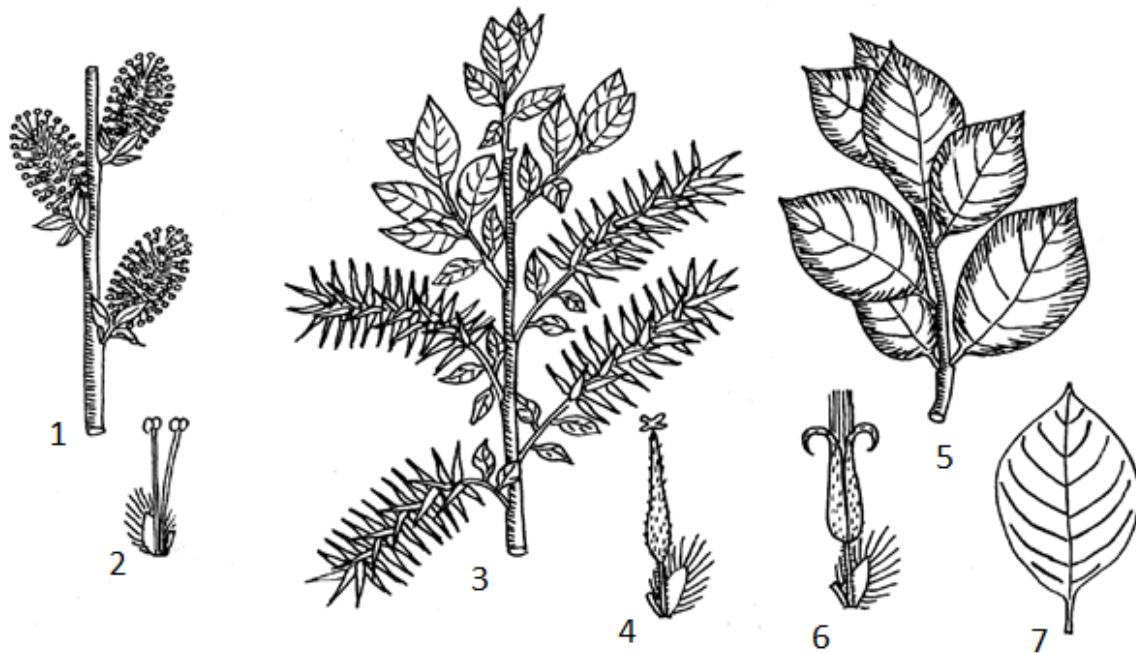


Рис. 13. *Salix starkeana*:

- 1 – двулетний побег с тычиночными генеративными побегами; 2 – тычиночный цветок;
3 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами; 4 – пестичный цветок;
5 – вегетативный побег; 6 – коробочка с семенами; 7 – лист

Fig. 13. *Salix starkeana*:

- 1 – biennial shoot with staminate generative shoots; 2 – staminate flower; 3 – biennial shoot with pistillate generative shoots; 4 – pistillate flower; 5 – vegetative shoot; 6 – seed capsule; 7 – leaf

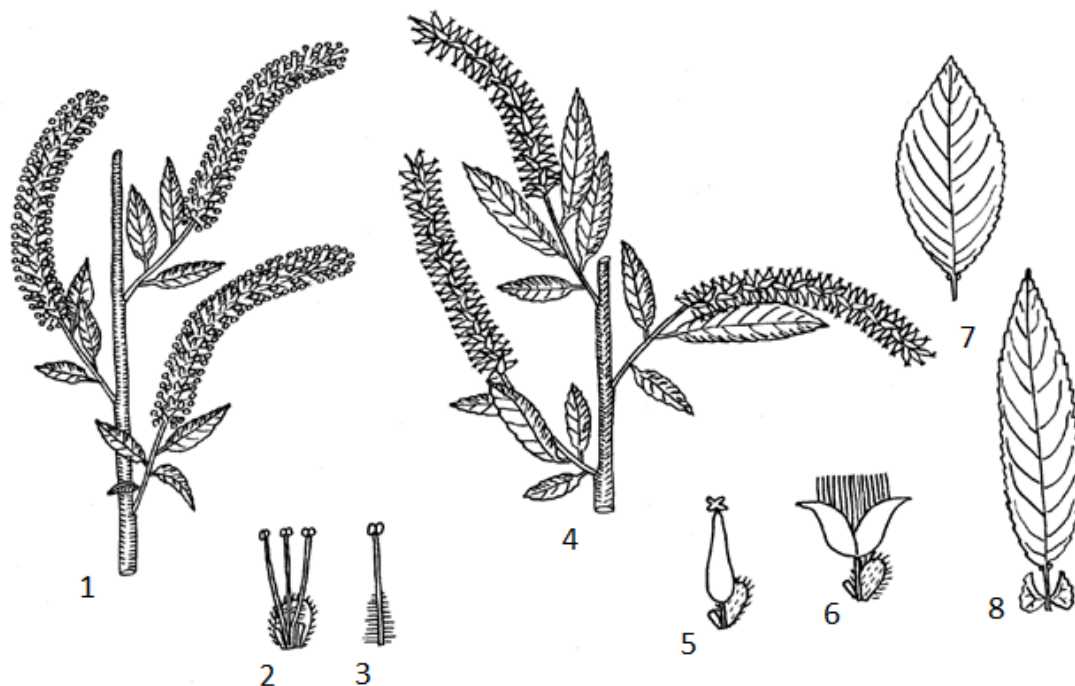


Рис. 14. *Salix triandra*:

- 1 – двулетний побег с тычиночными генеративными побегами; 2 – тычиночный цветок;
3 – тычинка; 4 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами;
5 – пестичный цветок; 6 – раскрывшаяся коробочка; 7, 8 – листья

Fig. 14. *Salix triandra*:

- 1 – biennial shoot with staminate generative shoots; 2 – staminate flower;
3 – stamen; 4 – biennial shoot with pistillate generative shoots;
5 – pistillate flower; 6 – opened capsule; 7, 8 – leaves

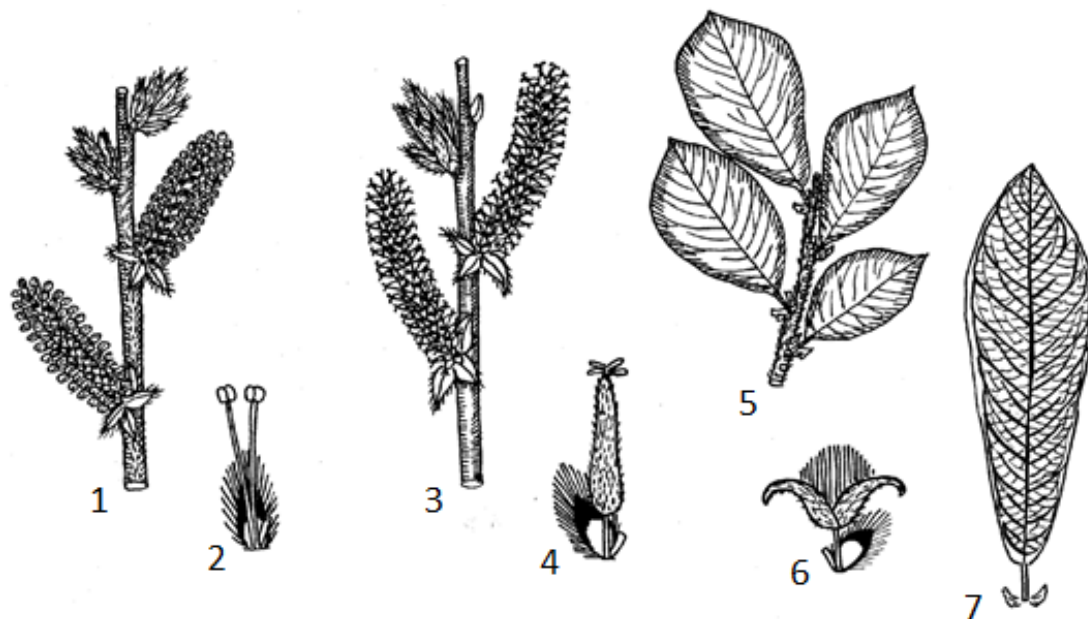


Рис. 15. *Salix aurita*:

1 – двулетний побег с тычиночными генеративными побегами; 2 – тычиночный цветок;
3 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами; 4 – пестичный цветок;
5 – вегетативный побег; 6 – раскрывшаяся коробочка; 7 – лист

Fig. 15. *Salix aurita*:

1 – biennial shoot with staminate generative shoots; 2 – staminate flower; 3 – biennial shoot with pistillate generative shoots; 4 – pistillate flower; 5 – vegetative shoot; 6 – opened capsule; 7 – leaf

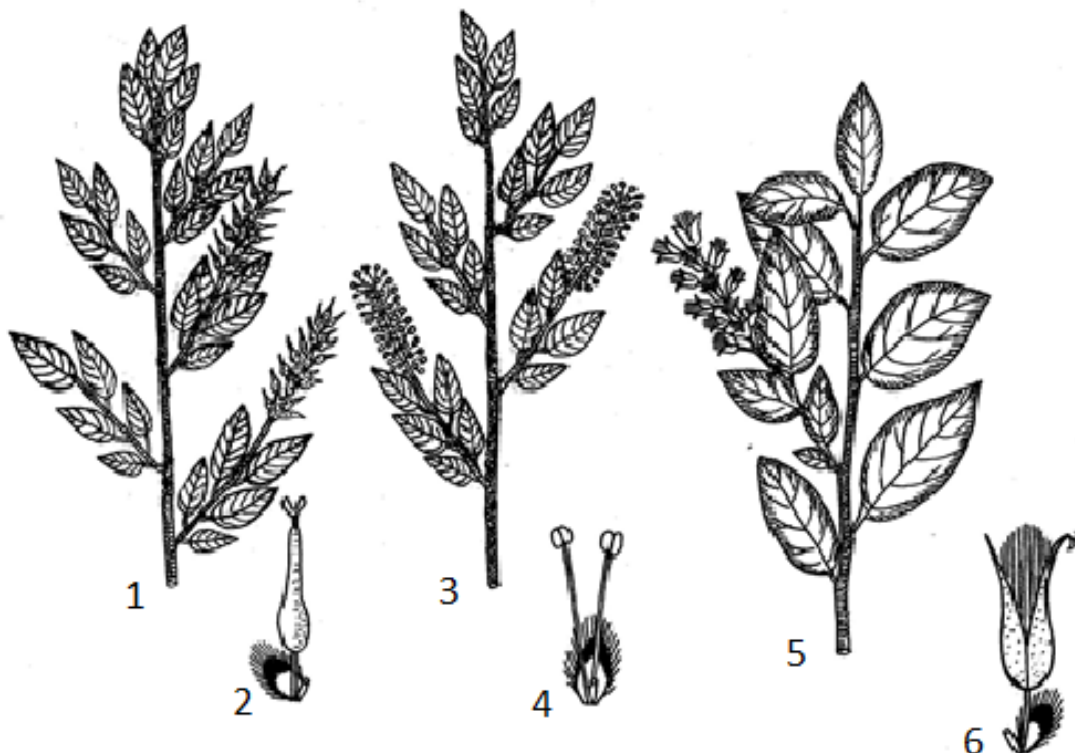


Рис. 16. *Salix myrtilloides*:

1 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами; 2 – пестичный цветок;
3 – двулетний побег с тычиночными генеративными побегами; 4 – тычиночный цветок;
5 – побег с созревшими коробочками; 6 – раскрывшаяся коробочка

Fig. 16. *Salix myrtilloides*:

1 – biennial shoot with pistillate generative shoots; 2 – pistillate flower; 3 – biennial shoot with staminate generative shoots; 4 – staminate flower; 5 – shoot with mature capsules; 6 – opened capsule



Рис. 17. *Salix gmelinii*:

1 – двулетний побег с пестичными генеративными побегами; 2 – пестичный цветок;
3 – коробочка с семенами; 4 – тычиночный цветок; 5 – двулетний побег
с тычиночными генеративными побегами; 6 – вегетативный побег

Fig. 17. *Salix gmelinii*:

1 – biennial shoot with pistillate generative shoots; 2 – pistillate flower; 3 – seed capsule; 4 – staminate flower;
5 – biennial shoot with staminate generative shoots; 6 – vegetative shoot

По срокам цветения исследованные ивы разделены на четыре группы:

1) цветут до распускания листьев в апреле (*S. acutifolia*, *S. caprea*, *S. gmelinii*);

2) цветут до распускания листьев или одновременно с ними в апреле-мае (*S. aurita*, *S. cinerea*, *S. lapponum*, *S. rosmarinifolia*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii*);

3) цветут одновременно с распусканием листьев в мае (*S. alba*, *S. euxina*, *S. myrsinifolia*, *S. myrtilloides*, *S. starkeana*, *S. triandra*);

4) цветут после распускания листьев в конце мая-июня (*S. pentandra*).

Вегетативные побеги ив отличаются цветом перидермы, луба, морфологией побегов, листьев и почек, наличием валиков на древесине. Среди изученных видов только у *S. triandra* гладкая корка, отслаивающаяся пластинками неправильной формы; у *S. acutifolia* и *S. vinogradovii* ярко-желтый или ярко-лимонный цвет луба; годовые побеги *S. triandra*, *S. euxina* ломкие в сочленениях. Цвет побегов у разных видов тоже отличается. Побеги *S. acutifolia* покрыты сизым легко стирающимся налетом, а побеги *S. pentandra* блестящие, будто лакированные. Характерный признак некоторых видов ив – угол отхождения побегов: этот показатель самый большой у *S. euxina* и *S. starkeana* (60–90°), а самый маленький – у *S. rosmarinifolia* (15–25°) (прил., табл. П.1).

Валики и рубцы на древесине есть у 5 видов – *S. cinerea*, *S. myrsinifolia*, *S. aurita*, *S. starkeana*, *S. gmelinii* (прил., табл. П.1).

Характерные признаки отличия побегов разных видов – наличие и форма прилистников, цвет, форма, опушение листовой пластинки и ее край (прил., табл. П.2).

У 13 изученных видов есть прилистники, раноопадающие или сохраняющиеся до осени. Форма прилистников различна. Например, у *S. aurita* прилистники крупные, почковидные или серповидные, напоминающие уши, сохраняющиеся до осени, что отразилось на видовом названии. У 3 изученных видов прилистников нет (*S. lapponum*, *S. myrtilloides*, *S. vinogradovii*). Черешок листа у *S. alba*, *S. pentandra*, *S. triandra* (подрод *Salix*), в отличие от других видов подрода *Vetrix*, с железками.

Все многообразие форм листовой пластинки у видов ив сводится к двум типам:

1) овальная, при которой длина не превышает ширину более чем в 4 раза;

2) удлинённая, при которой длина превышает ширину более чем в 5 раз.

Овальная форма листа характерна для 9 видов: *S. caprea*, *S. cinerea*, *S. myrsinifolia*, *S. aurita*, *S. starkeana*, *S. pentandra*, *S. triandra*, *S. lapponum*, *S. myrtilloides*; удлинённая характерна для 7 видов: *S. euxina*, *S. alba*, *S. viminalis*, *S. gmelinii*, *S. acutifolia*, *S. rosmarinifolia*, *S. vinogradovii*.

Важная особенность листовой пластинки – расположение ее наибольшей ширины относительно середины пластинки. У трех видов *S. vinogradovii*, *S. aurita*, *S. cinerea* наибольшая ширина находится выше середины листовой пластинки. У одного вида *S. viminalis* листья с завернутыми краями, у *S. myrsinifolia* и *S. rosmarinifolia* листья чернеют при сушке.

Листья видов ив отличаются не только формой, но и характерным цветом (прил., табл. П.2). Обычно у ив верхняя и нижняя стороны листовой пластинки резко отличаются по цвету, но у некоторых видов отличий почти нет. Листья *S. myrsinifolia* сверху слегка блестящие, зеленые, снизу бледно-зеленые или сизые, белоточечные, но почти всегда с зеленой верхушкой. У ивы трехтычинковой по морфологии листа встречается две формы: первая форма *concolor* с листьями, снизу зелеными, лишь более бледными, чем сверху, и вторая форма *discolor* с листьями, снизу покрытыми сизым налетом [16]. Систематического значения эти формы не имеют. Наличие воскового налета на нижней стороне листа *S. triandra* позволяет считать форму двуцветную более ксероморфной в сравнении с формой одноцветной [13].

Видовой признак листа – его опушение. Опушение листа может быть различным: шелковистым у *S. alba*, *S. rosmarinifolia*, *S. viminalis*; курчаво-волосистым у *S. aurita*, *S. cinerea*; войлочным у *S. caprea*, *S. gmelinii*, *S. lapponum* (прил., табл. П.2).

У большинства видов вегетативные побеги относятся к типу «*caprea*» [23], т.е. их генеративные и вегетативные почки резко отличаются по внешнему виду и размерам, генеративные расположены ближе к вершине побега. У четырех видов *S. alba*, *S. euxina*, *S. pentandra*, *S. triandra*

вегетативные побеги относятся к типу «*alba*», т.е. форма всех почек на побеге одинакова или меняется очень постепенно.

Самые крупные почки у раннецветущих видов – *S. gmelinii*, *S. acutifolia*, *S. caprea*; самые мелкие – у *S. myrtilloides*, *S. rosmarinifolia*, *S. starkeana* (прил., табл. П.3).

В генеративной сфере ивы отличаются морфологией соцветий и цветков (прил., табл. П.4, П.5).

У большинства видов (9 видов из 16) есть почти сидячие генеративные побеги с нижней частью 1–4 мм; 5 видов имеют генеративные побеги с нижней частью средней длины (5–15 мм) *S. triandra*, *S. euxina*, *S. alba*, *S. myrsinifolia*, *S. starkeana*; 2 вида *S. myrtilloides*, *S. pentandra* имеют генеративные побеги с длинной нижней частью (15–40 мм). При этом нижняя часть различно олиственна: у сидячих генеративных побегов в основании находится 2–3 чешуевидных листочка; у генеративных побегов с ножкой средней длины имеются зеленые листочки; у генеративных побегов с длинной ножкой листочки более крупные и в большем числе (прил., табл. П.4).

Нужно отметить несоответствие описания и рисунков генеративных побегов *S. myrtilloides* в литературных источниках [3, 7, 11]. Так, в иллюстрированном определителе растений Средней России [7], в Красной Книге Нижегородской области [11] изображены сидячие генеративные побеги на голых двулетних побегах, Валягина-Малютина [3] не приводит рисунков цветущих побегов *S. myrtilloides*, а только олиственный побег с созревшими коробочками. В ходе проведенных исследований выяснилось, что у женских и мужских генеративных побегов ивы черниковидной длинные прямостоячие олиственные нижние части (рис. 18, 19).



Рис. 18. Пестичные генеративные побеги *S. myrtilloides*

Fig. 18. Pistillate generative shoots of *S. myrtilloides*



Рис. 19. Тычиночные генеративные побеги *S. myrtilloides*

Fig. 19. Staminate generative shoots of *S. myrtilloides*

Форма и размеры генеративных побегов изученных видов ив различны (прил., табл. П.4). Самые крупные генеративные побеги 50–80 см – у *S. triandra*, *S. euxina*, *S. alba*, *S. viminalis*, *S. gmelinii*; самые мелкие – 15–20 см – у *S. aurita*, *S. rosmarinifolia*. Цвет генеративных побегов обусловлен окраской завязей и пыльников. Почти у всех видов мужские соцветия желтого цвета, а женские соцветия – зеленоватого. Исключения составляют женские соцветия *S. myrtilloides* с пурпурной или фиолетовой завязью; мужские соцветия *S. vinogradovii* и *S. rosmarinifolia* с пурпуровыми пыльниками.

Цветки ив мелкие, невзрачные, без околоцветника, выходят из пазух прицветных чешуй. Вместо околоцветника развиваются нектарники. У большинства видов по одному нектарнику в женских и мужских цветках. Но у *S. triandra*, *S. euxina*, *S. alba* в мужских цветках 2 нектарника, а в женских – 1; у *S. pentandra* в женских цветках 1 адаксиальный нектарник; а в мужских цветках обычно 1 абаксиальный нектарник и 2 небольших, одинаковых адаксиальных (прил., табл. П.5). По мнению некоторых авторов [23, 28], это наиболее примитивный признак, показывающий, что адаксиальные нектарники гомологичны паре профиллов; абаксиальный нектарник в таком случае приходится рассматривать как следующий филлом на оси цветка.

В строении цветков различно число тычинок и опушение тычиночных нитей, длина ножки завязи, ее форма и опушение (прил., табл. П.5). У большинства видов тычинок 2, но у 2 видов подрода *Salix* тычинок больше: у *S. triandra* – 3, а у *S. pentandra* – 5 и более. Многотычиночность по А. К. Скворцову [23] – это примитивный признак для рода *Salix*.

У большинства видов ив тычиночные нити свободные, но у *S. vinogradovii* они срастаются. У 9 видов ив тычиночные нити голые (*S. acutifolia*, *S. caprea*, *S. gmelinii*, *S. lapponum*, *S. myrtilloides*, *S. rosmarinifolia*, *S. starkeana*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii*); у 4 видов они опушены только в нижней части (*S. alba*, *S. cinerea*, *S. euxina*, *S. myrsinifolia*); у 3 видов опушены до половины длины (*S. aurita*, *S. pentandra*, *S. triandra*).

Длина ножки завязи у ив бывает очень короткой (меньше длины нектарника *S. alba*, *S. lapponum*, *S. viminalis*), короткой (соответствует длине нектарника *S. acutifolia*, *S. gmelinii*, *S. pentandra*, *S. vinogradovii*), средней длины (в 2 раза превышает длину нектарника *S. cinerea*, *S. euxina*, *S. myrsinifolia*, *S. triandra*), длинной (в 3–4 раза превышает длину нектарника *S. aurita*, *S. caprea*, *S. myrtilloides*, *S. rosmarinifolia*, *S. starkeana*).

У 9 видов рыльце двулопастное (*S. acutifolia*, *S. aurita*, *S. cinerea*, *S. myrsinifolia*, *S. myrtilloides*, *S. pentandra*, *S. rosmarinifolia*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii*); у 7 видов рыльце имеет 4 лопасти (*S. alba*, *S. caprea*, *S. euxina*, *S. gmelinii*, *S. lapponum*, *S. starkeana*, *S. triandra*).

У 13 видов форма завязи узко- или яйцевидно-коническая; у *S. vinogradovii* – овально-яйцевидная, у *S. myrsinifolia* – конусовидная, у *S. gmelinii* – кеглевидно-суженная (прил., табл. П.5).

Заключение

Таким образом, несмотря на большое сходство в морфологическом строении, у бореальных видов ив Европейской части России есть четкие отличительные особенности по срокам цветения, особенностям вегетативной и генеративной сфер.

Для более точного определения видов необходимо анализировать комплекс дополнительных признаков, включающий:

- тип корки;
- цвет луба;
- наличие рубцов на древесине;
- окраску годичных побегов;
- угол отхождения боковых побегов от главного;
- наличие железок на черешке листа;
- наличие, длину и олиственность нижней части у генеративных побегов;
- форму и размер генеративных побегов;
- число нектарников в цветках;
- число тычинок и опушение тычиночных нитей, цвет пыльников в мужских цветках;
- длину ножки завязи, ее форму, цвет и опушение;
- число лопастей рыльца в женских.

По срокам цветения исследованные ивы разделены на четыре группы:

1) цветут до распускания листьев в апреле (*S. acutifolia*, *S. caprea*, *S. gmelinii*);

2) цветут до распускания листьев или одновременно с ними в апреле-мае (*S. aurita*, *S. cinerea*, *S. lapponum*, *S. rosmarinifolia*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii*);

3) цветут одновременно с распусканием листьев в мае (*S. alba*, *S. euxina*, *S. myrsinifolia*, *S. myrtilloides*, *S. starkeana*, *S. triandra*);

4) цветут после распускания листьев в конце мая-июня (*S. pentandra*).

Вегетативные побеги ив отличаются цветом перидермы, луба, морфологией побегов, листьев и почек, наличием валиков на древесине.

Характерными признаками отличия побегов разных видов являются наличие и форма прилистников, цвет, форма, опушение листовой пластинки и ее край.

Список литературы

1. Анциферов Г. И. Ива. М. : Лесная промышленность, 1984. 101 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. Валягина-Малюткина Е. Т. Ивы европейской части России. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2004. 217 с.
4. Гетманец И. А. Биоморфология ив секции Incubaseae Kerner. рода *Salix* L. : автореф. ... канд. биол. наук, М., 1998. 16 с.
5. Гетманец И. А. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южного Урала : дис. ... д-ра биол. наук. Омск, 2011. 330 с.
6. Гомошевич М. А., Воробьева И. Г. Мучнистая роса сибирских видов р. *Salix* L. // Сибирский экологический журнал. 2005. № 4. С. 771–775.
7. Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. М., 2003. Т. 2. 665 с.
8. Камелин Р. В., Буданцев А. Л., Павлов В. Н. Растительный мир // Большая российская энциклопедия. 2019. URL: <https://old.bigenc.ru/biology/text/5554248> (дата обращения: 08.08.2025).
9. Красная книга Владимирской области / отв. ред.: О. Н. Канищева, М. А. Сергеев. Тамбов : ТПЦ, 2018. 432 с.
10. Красная книга Московской области / отв. ред.: Т. И. Варлыгина, В. А. Зубакин, Н. Б. Никитский, А. В. Свиридов. 3-е изд., доп. и перераб. М. : Верховье, 2018. 810 с.
11. Красная книга Нижегородской области : в 2 т. 2-е изд., перераб. и доп. Калининград : РОСТ-ДООАФК, 2017. Т. 2. Сосудистые растения, моховидные, водоросли, лишайники, грибы / науч. ред. А. В. Чкалов. 304 с.
12. Красная книга Пензенской области. 3-е изд., доп. и перераб. М. ; Пенза : Студия онлайн, 2024. Т. 1: Сосудистые растения, мхи, лишайники, грибы / науч. ред. д.б.н., проф. А. И. Иванов. 300 с.
13. Кулагин А. Ю. Биологические особенности некоторых видов ив в техногенных местообитаниях Предуралья и Южного Урала : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2003. 18 с.
14. Логинова Л. А. Продуктивность ивовых ценозов в Центральном Черноземье и перспективы создания энергетических плантаций : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Воронеж, 2007. 19 с.
15. Логинова Л. А. Продуктивность и энергетический потенциал ивовых ценозов на примере Воронежской области : дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 2010. 148 с.
16. Маевский П. Ф. *Salix* L. // Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2014. С. 212–217.
17. Мазуренко М. Т. Флювиаты – новая экологическая группа растений // Биология внутренних вод. 2001. № 2. С. 36–42.
18. Мазуренко М. Т. Пути соматической эволюции ивы (*Salix* L.) подрода *Chamaetia* (Dumortier) Nasarov на северо-востоке Азии // Бюллетень ГБС. М. : Наука, 2007. Вып. 193. С. 106–116.
19. Мазуренко М. Т. Основные направления эволюционных перестроек биоморф в роде Ива (*Salix*, *Salicaceae* L.) // II Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. 2010. Вып. 7. С. 4–22.
20. Морозов И. Р. Определитель ив СССР и их культура. М. : Лесн. пром-сть, 1966. 254 с.
21. Петров К. М., Терехина Н. В. Растительность России и сопредельных стран. СПб. : Химиздат, 2013. 328 с.

22. Растительность Европейской части СССР / под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. Л. : Наука, 1980. 429 с.
23. Скворцов А. К. Ивы СССР (систематический и географический обзор). М. : Наука, 1968. 255 с.
24. Хохряков А. П. Ивы подсемейства Sempervirentes секции Myrtosalix на северо-востоке Азии // Новости систематики высших растений. 1979. Т. 15. С. 93–97.
25. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья, 1996. 992 с.
26. Belyaeva I., Sennikov A. Typification of Pallas' names in Salix // Kew Bulletin. 2008. Vol. 63. P. 277–287.
27. Skvortsov A. K. Willows of Russia and Adjacent Countries. Taxonomical and Geographical Revision. Joensuu : University of Joensuu, 1999. 307 p.
28. Sugaya S. Bearing of the cataphyllotaxy on the interpretation of the nectary structures in the flowers of the Salicaceae // Science Reports of the Tohoku University, 1960. Vol. 26, № 1. P. 9–24.

References

1. Antsiferov G.I. *Iva = Willow tree*. Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1984:101. (In Russ.)
2. Belyayeva I.V., Yepanchintseva O.V., Shatalina A.A., Semkina L.A. *Ivy Urala: atlas-opredelitel' = Ural willows: atlas guide*. Yekaterinburg: UrO RAN, 2006:173. (In Russ.)
3. Valyagina-Malyutina E.T. *Ivy yevropeyskoy chasti Rossii = Willows of the European part of Russia*. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2004:217. (In Russ.)
4. Getmanets I.A. Biomorphology of willows in the section Incubaceae Kerner, genus Salix L.: PhD abstract. Moscow, 1998:16. . (In Russ.)
5. Getmanets I.A. Ecological diversity and biomorphology of the genus Salix L. of the Southern Urals: DSc dissertation. Omsk, 2011:330. (In Russ.)
6. Gomoshevich M.A., Vorob'yeva I.G. Powdery mildew of Siberian species Salix L. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal = Siberian ecological journal*. 2005;(4):771–775. (In Russ.)
7. Gubanov I.A., Kiseleva K.V., Novikov V.S., Tikhomirov V.N. *Illyustrirovannyi opredelitel' rasteniy Sredney Rossii = Illustrated guide to plants of Central Russia*. Moscow, 2003:2:665. (In Russ.)
8. Kamelin R.V., Budantsev A.L., Pavlov V.N. Vegetation world. *Bol'shaya rossiyskaya entsiklopediya = The Great Russian Encyclopedia*. 2019. (In Russ.). Available at: <https://old.bigenc.ru/biology/text/5554248> (accessed 08.08.2025).
9. Kanishcheva O.N., Sergeyev M.A. (resp. eds.). *Krasnaya kniga Vladimirskoy oblasti = Red data book of the Vladimir region*. Tambov: TPS, 2018:432. (In Russ.)
10. Varlygina T.I., Zubakin V.A., Nikitskiy N.B., Sviridov A.V. (resp. eds.). *Krasnaya kniga Moskovskoy oblasti. 3-e izd., dop. i pererab. = Red data book of the Moscow region. 3rd edition, supplemented and revised*. Moscow: Verkhov'ye, 2018:810. (In Russ.)
11. *Krasnaya kniga Nizhegorodskoy oblasti: v 2 t. 2-e izd., pererab. i dop = Red data book of the Nizhny Novgorod region. 2nd edition, supplemented and revised*. Kaliningrad: ROST-DOAFK, 2017;2: Vascular plants, mosses, algae, lichens, and fungi. Ed. by A.V. Chkalov. 304 p. (In Russ.)
12. *Krasnaya kniga Penzenskoy oblasti. 3-e izd., dop. i pererab. = Red data book of the Penza region. 3rd edition, supplemented and revised*. Moscow; Penza: Studiya onlayn, 2024;1: Vascular plants, mosses, lichens, and fungi. Ed. by Dr. A.I. Ivanov. 300 p. (In Russ.)
13. Kulagin A.Yu. Biological characteristics of some willow species in technogenic habitats of the Cis-Urals and Southern Urals: PhD abstract. Tomsk, 2003:18. (In Russ.)
14. Loginova L.A. Productivity of willow cenoses in the Central Black Earth Region and prospects for the creation of energy plantations: PhD abstract. Voronezh, 2007:19. (In Russ.)
15. Loginova L.A. Productivity and energy potential of willow communities: an example from the Voronezh region: PhD dissertation. Voronezh, 2010:148. (In Russ.)
16. Mayevskiy P.F. Salix L. *Flora sredney polosy yevropeyskoy chasti Rossii. 11-e izd. = Flora of the central zone of the European part of Russia. 11th edition*. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014:212–217. (In Russ.)
17. Mazurenko M.T. Fluviales, a new ecological group of plants. *Biologiya vnutrennikh vod = Biology of inland waters*. 2001;(2):36–42. (In Russ.)
18. Mazurenko M.T. Paths of somatic evolution of willow (Salix L.) of the subgenus Shamaetia (Dumortier) Nasarov in northeast Asia. *Byulleten' GBS = Bulletin of the Main Botanical Garden*. Moscow: Nauka, 2007;(193):106–116. (In Russ.)
19. Mazurenko M.T. The main directions of evolutionary reorganization of biomorphs in the genus Willow (Salix, Salicaceae L.). *II Byulleten' Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN = II Bulletin of the Botanical Garden-Institute of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences*. 2010;(7):4–22. (In Russ.)
20. Morozov I.R. *Opredelitel' iv SSSR i ikh kul'tura = Guide of the USSR willows and their culture*. Moscow: Lesn. prom-st', 1966:254.

21. Petrov K.M., Terekhina N.V. *Rastitel'nost' Rossii i sopredel'nykh stran = Vegetation of Russia and adjacent countries*. Saint Petersburg: Khimizdat, 2013:328. (In Russ.)
22. Gribova S.A., Isachenko T.I., Lavrenko E.M. (eds.). *Rastitel'nost' Yevropeyskoy chasti SSSR = Vegetation of the European part of the USSR*. Leningrad: Nauka, 1980:429. (In Russ.)
23. Skvortsov A.K. *Ivy SSSR (sistemicheskiy i geograficheskiy obzor) = Willows of the USSR (systematic and geographical review)*. Moscow: Nauka, 1968:255. (In Russ.)
24. Khokhryakov A.P. Willows of the subsection Sempervirentes of the section Myrtosalix in northeast Asia. *Novosti sistematiki vysshikh rasteniy = News on the systematics of higher plants*. 1979;15:93–97. (In Russ.)
25. Cherepanov S.K. *Sosudistyye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) = Vascular plants of Russia and adjacent countries (within the former USSR)*. Saint Petersburg: Mir i sem'ya, 1996:992. (In Russ.)
26. Belyaeva I., Sennikov A. Typification of Pallas' names in *Salix*. *Kew Bulletin*. 2008;63:277–287.
27. Skvortsov A.K. *Willows of Russia and Adjacent Countries. Taxonomical and Geographical Revision*. Joensuu: University of Joensuu, 1999:307.
28. Sugaya S. Bearing of the cataphyllotaxy on the interpretation of the nectary structures in the flowers of the Salicaceae. *Science Reports of the Tohoku University*. 1960;26(1):9–24.

Приложение

Таблица П.1

Биолого-морфологические особенности побегов изученных видов ив

Table П.1

Biological and morphological features of the shoots of the studied willow species

Виды	Признаки			
	Цвет побегов	Толщина побегов и опушение	Угол отхождения побега	Наличие валиков и рубцов на древесине
<i>S. acutifolia</i>	Красно-бурые или ярко-красные, покрыты сизым, легко стирающимся налетом	Тонкие, голые	45–50°	
<i>S. alba</i>	Оливково-зеленые, буроватые или красноватые	Тонкие, голые, молодые на концах опушенные	30–50°	
<i>S. aurita</i>	Красно-бурые или зеленовато-бурые	Средней толщины, опушенные	35–45°	Развитые рубцы
<i>S. caprea</i>	Желто- или серо-зеленые	Толстые, голые	45–50°	
<i>S. cinerea</i>	Пепельно-серые	Толстые, серо-войлочные	35–45°	Продольные густые рубчики до 1,5 см
<i>S. gmelinii</i>	Серо-бурые или оливковые	Толстые, густо-войлочные	45–60°	Короткие рубцы
<i>S. euxina</i>	Серовато-желтые	Тонкие, гладкие	60–90°	
<i>S. lapponum</i>	Темно-красные	Тонкие, густо беловойлочные	30–40°	
<i>S. myrsinifolia</i>	Разных оттенков от красноватых до зеленых	Средней толщины, коротко-опушенные или голые	45–60°	Короткие рассеянные рубцы
<i>S. myrtilloides</i>	Оранжево-красные или буровато-фиолетовые	Тонкие, голые или слабоопушенные	30–45°	
<i>S. pentandra</i>	Желтоватые, бурые, коричневые и до темно-красных оттенков, блестящие, будто лакированные	Тонкие, голые	45–50°	
<i>S. rosmarinifolia</i>	Светло-бурые	Тонкие, темно-шерстисто-волосистые	15–25°	
<i>S. starkeana</i>	Красноватые	Тонкие, почти голые	45–70°	Короткие рассеянные рубцы
<i>S. triandra</i>	Желтого или красно-бурого цвета	Тонкие, голые	40–45°	
<i>S. viminalis</i>	Желто- или серо-зеленые	Тонкие, голые	35–40°	
<i>S. vinogradovii</i>	Светло-желтые или цвета слоновой кости, иногда с красноватыми пятнами	Тонкие, голые	45–50°	

Таблица П.2

Биолого-морфологические особенности листьев изученных видов ив

Table П.2

Biological and morphological features of the leaves of the studied willow species

Виды	Признаки				
	Прилистники	Форма листовой пластинки	Индекс листовой пластинки	Цвет листовой пластинки, опушение	Край листа
1	2	3	4	5	6
<i>S. acutifolia</i>	Ланцетные, железисто-зубчатые, приросшие к черешку	Узколанцетные	8:1	Сверху темно-зеленые, блестящие, снизу сизые	Неравномерно железисто-пильчатый
<i>S. alba</i>	Узколанцетные, серебристо-пушистые, рано опадающие	Ланцетные, линейно-ланцетные	5:1	Сверху темно-зеленые, почти голые, снизу густо опушены прижатыми шелковистыми волосками	Мелко-железисто-пильчатый
<i>S. aurita</i>	Крупные, почковидные, напоминающие уши, сохраняющиеся до осени	Обратно-яйцевидные, ромбические	2–2,5:1	Сверху тускло-зеленые, опушенные или почти голые, матовые, морщинистые от вдавленных жилок, снизу серые, курчаво волосистые	Волнисто-выемчатый
<i>S. caprea</i>	Почковидные или косо-яйцевидные, рано опадающие	Эллиптические до округлых и ланцетных	2,5–3:1	Сверху темно-зеленые, морщинистые от вдавленных жилок, голые, снизу серовато-белые от густого войлока	Волнисто-выемчатый или цельный
<i>S. cinerea</i>	Почковидные, железисто-зубчатые, войлочные, остающиеся	Обратно-яйцевидные до ланцетных	2,5–3:1	Сверху грязно-зеленые, немного морщинистые, почти голые, снизу серо-зеленые курчаво волосистые	Цельнокрайний
<i>S. gmelinii</i>	Крупные, серповидные, железисто-зубчатые, остающиеся	Широколанцетные или длинно-эллиптические	5:1	Темно-зеленые, снизу серовато-или беловато-войлочные	Мелковывемчато-зубчатый
<i>S. euxina</i>	Яйцевидные	Широколанцетовидные или узколанцетные	5:1	Сверху темно-зеленые, блестящие, снизу светло-зеленые, матовые	Железисто-пильчатый
<i>S. lapponum</i>	Отсутствуют	Широколанцетовидные до узколанцетных	2:1	Сверху спутанно-волосистые или почти голые, тускло-зеленые, слегка морщинистые, снизу беловойлочные	Реснитчатый

Окончание табл. П.2

End of Table П.2

1	2	3	4	5	6
<i>S. myrsinifolia</i>	Хорошо развитые, почковидные, железисто-зубчатые, долгосохраняющиеся	Эллиптические до ланцетных	2:1	Сверху слегка блестящие, зеленые, снизу бледно-зеленые или сизые, бело-точечные, но почти всегда с зеленой верхушкой, при сушке чернеющие	Железисто-зубчатый или цельнокрайний
<i>S. myrtilloides</i>	Отсутствуют	Яйцевидные до продолговато-эллиптических	2:1	Сверху зеленые, снизу сизые, голые	Цельнокрайний, реже зубчатый
<i>S. pentandra</i>	Продолговато-яйцевидные, железисто-зубчатые, рано опадающие	Широколанцетные или яйцевидно-продолговатые	2,5–3:1	Сверху блестящие, темно-зеленые, плотные, глянцевые; снизу бледно-зеленые	Густо железисто-пильчатый
<i>S. rosmarinifolia</i>	Узколанцетные	Линейно-ланцетные	5–10:1	Сверху темно-зеленые, шелковисто-опушенные; снизу сероватые, с белыми шелковистыми, прижатыми волосками	Цельнокрайний
<i>S. starkeana</i>	Мелкие, листовидные, быстропадающие	Узкоэллиптические или широколанцетовидные	2:1	Сверху темно-зеленые, снизу сизо-зеленые с хорошо заметной сетью жилок, голые	Цельнокрайний или мелко-неравно-зубчатый
<i>S. triandra</i>	Ланцевидно-ланцетные, железисто-зубчатые, долго неоппадающие	Продолговатые или длинно-эллиптические	4:1	Сверху темно-зеленые, слегка блестящие; снизу беловатые, голые	Мелко-железисто-пильчатый
<i>S. viminalis</i>	Очень мелкие, линейные, железисто-зубчатые, скоро опадающие	Линейно-ланцетные	6–15:1	Сверху темно-зеленые, слабо морщинистые опушенные, снизу серебристо-блестящие от прижатых волосков	Завернутый, цельнокрайний, волнистый
<i>S. vinogradovii</i>		Ланцетные или обратно-ланцетные	5:1	Сверху темно-зеленые, снизу голубоватые	Цельнокрайний или неравно-зубчатый в верхней части листа

Таблица П.3

Биолого-морфологические особенности почек изученных видов ив

Table П.3

Biological and morphological features of the kidneys of the studied willow species

Виды	Признаки			
	Длина генеративных почек, мм	Ширина генеративных почек, мм	Форма почек	Цвет, опушение почек
1	2	3	4	5
<i>S. acutifolia</i>	10–19	4–6	Генеративные почки ланцетные, постепенно заостренные, крупные; вегетативные почки значительно мельче	Буроватые или красноватые, вначале мохнатые, позже голые, вытянутые в острый, голый, нередко согнутый в сторону носик
<i>S. alba</i>	5–8	1,5–3	Генеративные и вегетативные почки почти не отличаются размерами: ланцетно-продолговатой формы, прижатые к побегу	Буроватые, красновато-желтые, шелковистые
<i>S. aurita</i>	4–7	2–3	Генеративные почки широко-треугольные, туповатые; вегетативные почки в 2 раза мельче	Красно-бурые или оранжево-красные, голые или слабоопушенные
<i>S. caprea</i>	7–15	3–6	Генеративные почки яйцевидные не сплюснутые, отстоящие от побега, в 2 раза крупнее вегетативных	Красноватые или каштановые, голые
<i>S. cinerea</i>	6–11	2–3,5	Генеративные почки яйцевидные крупные, вегетативные значительно мельче	Коричневато- или рыжевато-бурые с заостренной и немного отогнутой назад верхушкой, покрыты густым, темным, бархатистым войлоком
<i>S. gmelinii</i>	9–15	3–5	Генеративные почки широколанцетовидные, крупные, вегетативные в 2–3 раза мельче	Красноватые или рыжевато-опушенные или реже голые, большей частью прижатые к побегу
<i>S. euxina</i>	4–10	1,5–3	Генеративные и вегетативные почки почти не отличаются размерами: ланцетовидные или конические	Желтовато-бурые или темно-бурые, к весне черноватые с желтоватым пояском у основания, голые или слабо опушенные, с заостренной верхушкой
<i>S. lapponum</i>	7–15	3–5	Генеративные почки очень крупные, яйцевидные или ланцетные с вытянутым носиков, прижатом к верхушке; вегетативные намного мельче	Беловойлочные
<i>S. myrsinifolia</i>	5–10	2–3	Генеративные почки яйцевидные или ланцетные с тупой верхушкой; вегетативные почки значительно мельче	Серовойлочные, красноватых оттенков
<i>S. myrtilloides</i>	3–5	1,3–1,5	Генеративные почки яйцевидно-ланцетные или яйцевидные на верхушке туповатые, вегетативные почки немного мельче	Оранжево-красные или буровато-фиолетовые, голые или с едва заметным опушением



Окончание табл. П.3

End of Table П.3

1	2	3	4	5
<i>S. pentandra</i>	7–9	2–3	Генеративные почки треугольно-ланцетовидные почти не отличаются от вегетативных	Желтоватые или красноватые, но не черные, наверху изогнутые, почти четырехгранные, голые и блестящие, близ основания с узким красноватым или темноватым пояском, отстоящие от побега под прямым углом
<i>S. rosma- rinifolia</i>	3–6	2,3–2,7	Генеративные почки яйцевидные, вегетативные в 2 раза мельче	Красно-бурые или желтовато- бурые, редко опушенные, отстоящие от побега под острым углом
<i>S. starkeana</i>	3–6	1,5–2,5	Генеративные треугольно- ланцетные, вегетативные в 2 раза мельче	Красноватые, голые, прижатые к побегу
<i>S. triandra</i>	4–9	1,5–2,5	Генеративные и вегетативные почки почти не отличимы по размерам: ланцетные или продолговатые прижатые к побегу, с прямой и туповатой верхушкой	Голые и лоснящиеся
<i>S. viminalis</i>	7–9	2–3	Генеративные почки яйцевидно-продолговатые, вегетативные почки в 2 раза мельче и тоже прижаты к побегу	Желтые или красно-бурые, серо-волосистые
<i>S. vinogradovii</i>	4–7	1,8–2,5	Генеративные почки овальные или яйцевидные, в 2 раза крупнее вегетативных	Красноватого оттенка с желтоватым пояском близ основания

Таблица П.4

Биолого-морфологические особенности генеративных побегов изученных видов ив

Table П.4

Biological and morphological features of generative shoots of the studied willow species

Виды	Признаки				
	Форма соцветия	Длина генерат. побега, мм	Длина нож. части, мм	Олиственность нижней части	Прицветные чешуи (цвет, опушение)
1	2	3	4	5	6
<i>S. acutifolia</i>	Цилиндрические или овальные, плотные, почти сидячие, пушистые	25–40	1–2	2 мелких густоопушенных чешуевидных листочка	Неопадающие, без железок, широко-яйцевидные, сильно волосистые, с вытянутой, черноватой верхушкой
<i>S. alba</i>	Цилиндрические, редко цветковые	30–50	10–15	4–5 листочков в основании	Желтоватые или немного красноватые, в основании и по спинке курчаво волосистые
<i>S. aurita</i>	Продолговато-яйцевидные или округлые	10–20	3–4	с 4–7 небольшими листочками в основании	Язычковидные, туповатые, одноцветные или реже с буроватой верхушкой
<i>S. caprea</i>	Плотные, густоопушенные: мужские продолговато-яйцевидные, женские цилиндрические	до 40	1–2	2 чешуевидных опушенных листочка в основании	Обратно-ланцетные, в основании рыжие, на верхушке черные, волосистые
<i>S. cinerea</i>	Густо-цветковые, женские удлинённо-яйцевидные, мужские коротко яйцевидные,	15–30	3–4	с 3–4 листочками в основании	Продолговато-яйцевидные, на верхушке черноватые
<i>S. gmelinii</i>	Многоцветковые, женские толстые, цилиндрические; мужские овальные	30–60	1–2	2–3 мелких чешуевидных густоопушенных листочка	Яйцевидные или обратнойяйцевидные, в основании светлее, на верхушке темно-бурые или черноватые, острые, густоволосистые
<i>S. euxina</i>	Цилиндрические, не густо цветковые	30–50	10–15	4–5 листочков	Желтоватые, одноцветные, по спинке редковолосистые, рано опадающие
<i>S. lapponum</i>	Толстые, сидячие, густоцветковые, овальные или цилиндрические, опушенные	20–30	1–2	В основании с 1–2 чешуевидными, густоопушенным и листочками	Обратнойяйцевидные, бурые, наверху почти черные, густоволосистые
<i>S. myrsinifolia</i>	Округло-цилиндрические, рыхлые	15–35	5–10	с 2–4 листочками в основании	Продолговато-обратнойяйцевидные, волосистые, с темно-бурой верхушкой, в основании желтовато-зелёные
<i>S. myrtilloides</i>	Редкоцветковые удлинённо-яйцевидные	18–30	15–25	3–5 крупных листочков	Бледные неопадающие
<i>S. pentandra</i>	Цилиндрические, плотные, густоцветковые очень ароматные	25–40	25–45	5–8 крупных листочков	Желтоватые, на верхушке с железками, от основания до середины спинки с короткими волосками; женские опадающие
<i>S. rosmarinifolia</i>	Маленькие округло-овальные или почти шаровидные	15–17	3–4	2–3 листочка в основании	Обратно-яйцевидные, буро-пурпурные с темной верхушкой, волосистые



Окончание табл. П.4

End of Table П.4

1	2	3	4	5	6
<i>S. starkeana</i>	Овально-цилиндрические или продолговатые, редкоцветковые	20–40	10–15	С 3–5 листочками в основании	Продолговатые или эллиптические, одноцветные, бледно-желтые, остающиеся при плодах
<i>S. triandra</i>	Цилиндрические, рыхлые	50–80	10–15	3–6 листочков в основании	Продолговато-яйцевидные, одноцветные
<i>S. viminalis</i>	Продолговатые или цилиндрические, густоцветковые	30–50	2–3	2 мелких листочка	Яйцевидные, бурые, на верхушке тупые и темноватые, рыхло опушенные
<i>S. vinogradovii</i>	Тонкоцилиндрические, сидячие	20–30	3–4	С 2–3 небольшими листочками в основании	С тупой и буроватой верхушкой, с немногочисленными короткими волосками

Таблица П.5

Биолого-морфологические особенности цветков изученных видов ив

Table П.5

Biological and morphological features of the flowers of the studied willow species

Виды	Признаки					
	Число тычинок	Опушение тычиночной нити	Пестик			Число нектарников в цветках
			Форма завязи, опушение	Длина ножки, опушение	Число лепестков рыльца	
<i>S. acutifolia</i>	2	Голые	Узкокониическая, голая, сжатая с боков	Короткая, голая	2	По 1 нектарнику в цветках
<i>S. alba</i>	2	Опушена в нижней части	Яйцевидно-конической формы, голая	Очень короткая, голая	4	В мужских цветках 2, в женских – 1
<i>S. aurita</i>	2	Опушена до половины длины	Яйцевидно-коническая, опушенная	Длинная, голая	2	По 1 нектарнику в цветках
<i>S. caprea</i>	2	Голые	Яйцевидно-коническая, шелковисто-войлочная	Длинная, коротко-опушенная	4	По 1 нектарнику в цветках
<i>S. cinerea</i>	2	Опушена в нижней части	Яйцевидно-коническая, прижато-шелковисто-войлочная	Средней длины, коротко-опушенная	2	По 1 нектарнику в цветках
<i>S. gmelinii</i>	2	Голые	Кеглевидно-суженная, бело-волосистая	Короткая, коротко-опушенная	4	По 1 нектарнику в цветках
<i>S. euxina</i>	2	Опушена в нижней части	Яйцевидно-коническая, голая	Средней длины, голая	4	2 – в мужских, 1 – в женских
<i>S. lapponum</i>	2	Голые	Яйцевидно-коническая, беловойлочная	Очень короткая, коротко-опушенная	4	По 1 нектарнику в цветках
<i>S. myrsinifolia</i>	2	Опушена в нижней части	Конусовидная, голая или изредка опушенная	Средней длины, коротко-опушенная	2	По 1 нектарнику в цветках
<i>S. myrtilloides</i>	2	Голые	Яйцевидно-коническая, голая	Длинная, голая	2	По 1 нектарнику в цветках
<i>S. pentandra</i>	5–10	Опушена до половины длины	Узко-коническая, голая	Короткая, голая	2	1 – в женских, 3 – в мужских
<i>S. rosma-rinifolia</i>	2	Голые	Узко-конической формы, войлочная	Длинная коротко-опушенная	2	По 1 нектарнику в цветках
<i>S. starkeana</i>	2	Голые	Яйцевидно-коническая, прижато-шелковисто-волосистая	Длинная коротко-опушенная	4	По 1 нектарнику в цветках
<i>S. triandra</i>	3	Опушена до половины длины	Яйцевидно-коническая, голая	Средней длины, голая	4	У женских цветков 1, у мужских – 2
<i>S. viminalis</i>	2	Голые	Узко-конической формы, густо-серебристая	Очень короткая, коротко-опушенная	2	По 1 нектарнику в цветках
<i>S. vinogradovii</i>	2 сростшиеся	Голые	Овально-яйцевидной формы, шелковисто-опушенная	Короткая, голая	2	По 1 нектарнику в цветках

УДК 58.073 DOI 10.21685/2500-0578-2025-3-2

МЕЛКОТРАВНЫЕ ЛУГА И ПАРКОВЫЕ ЛЕСА КАК РЕЗУЛЬТАТ МНОГОЛЕТНЕГО ВЫПАСА ЛОШАДЕЙ (*EQUUS CABALLUS*) НА ЗАЛЕЖНЫХ ЗЕМЛЯХ

А. В. Горнов¹, К. Ю. Наумова², Е. В. Ручинская³^{1, 2, 3} Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов им. А. С. Исаева Российской академии наук, Москва, Россия¹ Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес», ст. Нерусса, Брянская область, Россия¹ aleksey-gornov@yandex.ru, ² gagarinaks@mail.ru, ³ ruchinskaya@cepl.rssi.ru

Аннотация. Стадные копытные играют важную роль в функционировании экосистем не только в открытых и полукрытых ландшафтах, но и в лесных. В лесном поясе существуют сельскохозяйственные земли, которые эксплуатируются как пастбища домашних животных, в том числе лошадей. В работе дается оценка видового и структурного разнообразия растительных сообществ, сформировавшихся под воздействием умеренного выпаса лошадей. Исследование проведено в 2024 г. на территории Племенного завода «Серая лошадь» (Нижегородская область). В ходе исследования выявлено, что умеренный выпас лошадей на залежных землях в течение 20 лет привел к формированию нескольких типов растительных сообществ: мелкотравных лугов и парковых лесов. Эти ценозы характеризуются относительно высокими показателями флористического разнообразия и широким набором эколого-ценотических групп растений. Умеренный выпас лошадей можно рассматривать как способ поддержания разнообразия наземных экосистем на заброшенных сельскохозяйственных угодьях.

Ключевые слова: залежь, выпас лошадей, умеренный выпас, мелкотравные луга, парковые леса, флористическое разнообразие, эколого-ценотическая структура

Финансирование: работа выполнена в рамках темы ГЗ ЦЭПЛ РАН «Биоразнообразие и экосистемные функции лесов» (№ 124013000750-1).

Благодарности: авторы благодарны руководителю Племенного завода «Серая лошадь» А. М. Пирогову за содействие во время полевых исследований и О. В. Чередниченко за помощь в статистической обработке материала.

Для цитирования: Горнов А. В., Наумова К. Ю., Ручинская Е. В. Мелкотравные луга и парковые леса как результат многолетнего выпаса лошадей (*Equus caballus*) на залежных землях // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025. Vol. 10 (3). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-3-2>

SHORT-GRASS MEADOWS AND PARKLAND FORESTS AS A RESULT OF LONG-TERM HORSE (*EQUUS CABALLUS*) GRAZING ON ABANDONED FARMLAND

A.V. Gornov¹, K.Yu. Naumova², E.V. Ruchinskaya³^{1, 2, 3} Isaev Centre for Ecology and Forest Productivity of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia¹ Bryansk Forest State Natural Biosphere Reserve, Nerussa Station, Bryansk Region, Russia¹ aleksey-gornov@yandex.ru, ² gagarinaks@mail.ru, ³ ruchinskaya@cepl.rssi.ru

Abstract. Gregarious ungulates play an important role in ecosystem functioning, not only in open and semi-open landscapes but also in forested ones. In the forest zone, there are agricultural lands exploited as pastures for domestic animals, including horses. This study assesses the species and structural diversity of plant communities formed under the influence of moderate horse grazing. The research was conducted in 2024 at the "Grey Horse" Stud Farm (Nizhny Novgorod Region). The study revealed that moderate horse grazing on abandoned farmland over 20 years led to the formation of several types of plant communities: short-grass meadows and parkland forests. These coenoses are characterized by relatively high indicators of floristic diversity and a wide range of ecological-coenotic plant groups. Moderate horse grazing can be considered as a method for maintaining the diversity of terrestrial ecosystems on abandoned agricultural lands.

Keywords: fallow, horse grazing, moderate grazing, short-grass meadows, parkland forests, floristic diversity, ecological and coenotic structure

Financing: the work was carried out within the framework of the topics of the Isaev Centre for Ecology and Forest Productivity of the Russian Academy of Sciences «Biodiversity and ecosystem functions of forests» (124013000750-1).

Acknowledgements: the authors are grateful to the head of the Breeding plant "Grey Horse" A.M. Pirogov for assistance during field research and O. V. Cherednichenko for assistance in statistical processing of the material.

For citation: Gornov A.V., Naumova K.Yu., Ruchinskaya E.V. Short-grass meadows and parkland forests as a result of long-term horse (*Equus caballus*) grazing on abandoned farmland. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025;10(3). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-3-2>

Введение

В лесном поясе Европейской России традиционно сложилась система сельского хозяйства, включающая чередование пахотных земель, сенокосов и пастбищ [1]. Однако со временем угодья могут выводиться из оборота. По официальным данным, за 2023 г. в европейской части России насчитывается свыше 20 млн гектаров неиспользуемых земель сельскохозяйственного назначения, из которых более 10 млн гектаров – неиспользуемые пашни [2]. Залежи представляют собой территориальный резерв для восстановления и поддержания травяных экосистем. Эти угодья могут быть вновь задействованы в сельском хозяйстве и использоваться в качестве сенокосов и/или пастбищ. Важно, что в лесном поясе при полном отсутствии эксплуатации земель, залежи постепенно зарастают древесно-кустарниковой растительностью [3, 4]. Вопросам динамики растительности на оставленных

пашнях в разных природно-климатических зонах России посвящена обширная литература [5–7]. Большинство исследований сосредоточено на сукцессиях растительных сообществ и особенностях смены их флористического состава. Однако мало внимания уделяется влиянию повторного использования залежей в качестве сельскохозяйственных угодий, в частности выпаса животных, на структуру и динамику растительности.

В связи с этим в работе поставлена цель – провести анализ изменения видового и структурного разнообразия сообществ на залежи под воздействием выпаса лошадей.

Материалы и методы

Материал собран в 2024 г. на территории Племенного завода «Серая лошадь» (Нижегородская область, Воскресенский район, село Троицкое) (рис. 1).

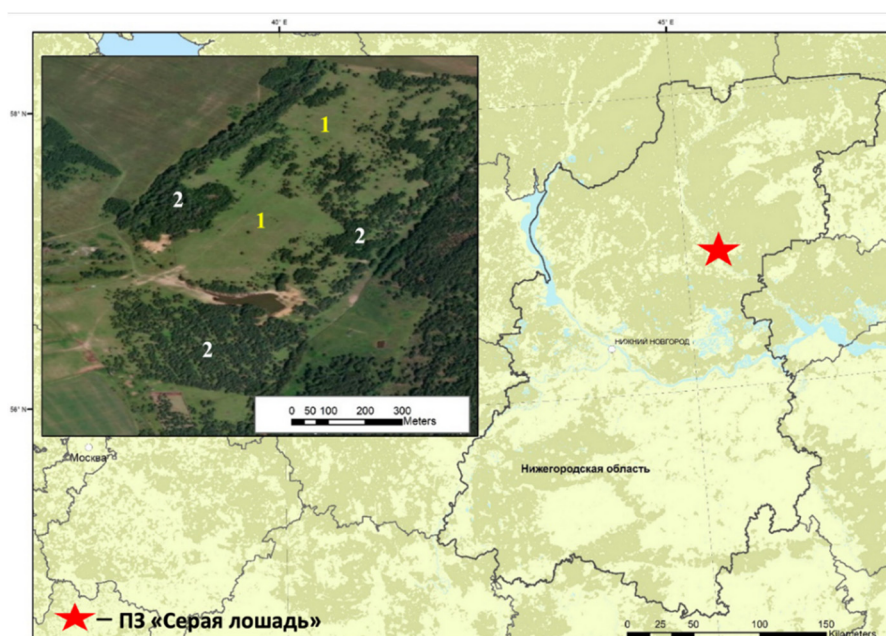


Рис. 1. Расположение исследуемых сообществ на территории Племенного завода «Серая лошадь» на территории Нижегородской области:
1 – мелкотравные луга; 2 – парковые леса

Fig. 1. Location of the communities under study on the territory of the Stud Farm "Grey Horse" in the Nizhny Novgorod region:
1 – short-grass meadows; 2 – parkland forests

По физико-географическому расположению исследуемая территория находится в центральной части Русской равнины и относится к Северорусскому геоморфологическому поясу [8]. По ботанико-географическому районированию место исследования относится к Евразийской таежной области и располагается в Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской провинции [9, 10]. По агроклиматическому районированию Воскресенский район относится к восточному холодному умеренно-влажному подрайону влажного лесного Заволжья. Климат умеренно-континентальный с холодной продолжительной зимой и теплым сравнительно коротким летом. Среднегодовое количество осадков – 450–500 мм, среднегодовая температура – +0,3–2,5 °C [11]. Согласно зоогеографическому районированию, исследуемая территория относится к бореально-лесной подобласти Палеарктики центрально-русского района провинции широколиственных и смешанных лесов Европы [12].

Почвенный покров сформировался на песчаных и супесчаных водно-ледниковых отложениях. Наиболее широко распространены дерново-подзолистые почвы разной степени оподзоленности на хорошо дренируемых возвышенных равнинах (плакорах) с хвойно-широколиственными лесами [13], иллювиально-железистые, иллювиально-гумусово-железистые, редко иллювиально-гумусовые, слабодифференцированные; дерново-подзолистые турбированные с нарушенным профилем. По механическому составу почвы легкосуглинистые, песчаные, среднесуглинистые [14, 15].

Племенной завод занимается разведением лошадей (*Equus caballus*) терской и орловской рысистой пород, сельским хозяйством и рекреационной деятельностью. Выпас лошадей производится в специально огороженных левадах, общей площадью 720 000 м². В левадах выпасается 90 голов лошадей. На момент проведения исследования для выпаса использовались два пастбища, изолированных друг от друга. Пастбища чередуют через день. В бесснежный период применяется ночной и дневной выпас, зимой лошади пасутся только днем. Время выпаса на пастбище может варьироваться из года в год в зависимости от погодных условий. Помимо выпаса, животных кормят два раза в день.

Для оценки влияния выпаса лошадей на растительный покров выполнены геоботанические описания в двух типах ценозов, сформировавшихся на залежи в результате умеренного выпаса: мелкотравные луга и парковые леса. Пастбище (левада) создано в 2005 г. на заброшенной пашне, которая была оставлена без обработки в середине 1990-х гг. Мелкотравные луга сформировались в центральной и дальней части левады. Парковые леса в основном приурочены к периферийной части левады. К моменту

создания пастбища здесь сформировались участки с древесными растениями высотой 2–3 м. Благодаря относительно большим размерам к началу выпаса они выдержали появившуюся пастбищную нагрузку.

В каждом сообществе выполнено по 11 геоботанических описаний на 100 м². На всех площадках составлен полный флористический список с учетом ярусной структуры: ярус А – древесный ярус, ярус В – ярус подроста и кустарников, ярус С – травяно-кустарничковый ярус. В каждом ярусе определено проективное покрытие видов по шкале Ж. Браун-Бланке [16]. Латинские названия сосудистых растений даны по П. Ф. Маевскому [17]. Видовое разнообразие сообществ оценивали с помощью показателей видового богатства и видовой насыщенности [18–20]. На основе описаний определяли встречаемость видов, видовое богатство сосудистых растений, видовую насыщенность, распределение растений по эколого-ценотическим группам и жизненным формам. Видовое богатство определялось как суммарное число видов на всех площадках, которые относятся к одному типу сообществ. Видовая насыщенность – среднее арифметическое число видов на площадках, полученное из всех описаний одного типа сообществ [21]. Под эколого-ценотическими группами (ЭЦГ), в соответствии с представлениями А. А. Ниценко [22], понимали крупные группы экологически близких видов, которые в своем генезисе связаны с определенными типами сообществ. При этом использована классификация видов по ЭЦГ, разработанная для Европейской России [23]. На участках, подверженных выпасу, сохраняются и широко распространяются виды, у которых почки возобновления хорошо защищены от скусывания [24]. В связи с этим для анализа мы выбрали систему жизненных форм, которая учитывает степень защищенности почек от неблагоприятных воздействий. К такой системе относится классификация жизненных форм растений, предложенная К. Раункьером [25, 26].

Для выделения сходных групп геоботанических описаний применялась ординация. Ординация позволяет расположить объекты вдоль осей, отражающих варьирование изучаемых признаков, результат ординации – диаграмма, на которой объекты (в данном случае – учетные площадки) представлены точками в системе координат на осях варьирования признаков. При этом близкие между собой по видовому составу объекты находятся рядом, а различающиеся – на удалении. Для ординации применен метод бестрендового анализа соответствий (DCA, Detrended Correspondence Analysis). Этот метод эффективно работает с гетерогенными данными геоботанических описаний [27]. Для расчетов использовали пакет PC-ORD. Совместно

с ординацией использовались экологические шкалы [28, 29].

Результаты

В пределах исследуемой территории маршрутным методом выявлено два типа сообществ, сформировавшиеся в результате умеренного выпаса лошадей на залежи: мелкотравные луга и парковые леса. Пастбищная нагрузка в этих ценозах составляет 6624 голово-часа/га в год, плотность поголовья – 2,25 головы на гектар. Сообщества отличаются обликом и видовым составом сосудистых растений. Различия подтвердила

и статистическая обработка. Для оценки различий в видовом составе использовался непараметрический критерий Манна – Уитни, который показал статистически значимые различия видовой насыщенности ($p = 0,00007$). Ординационная диаграмма отражает экологическую дифференциацию выделенных нами сообществ (рис. 2). Первая ось ординации коррелирует с освещенностью и факторами нарушения травяного покрова, связанными с выпасом лошадей. В правой части диаграммы находятся описания мелкотравных лугов, а в левой – парковых лесов. Ниже дадим их детальную геоботаническую характеристику.

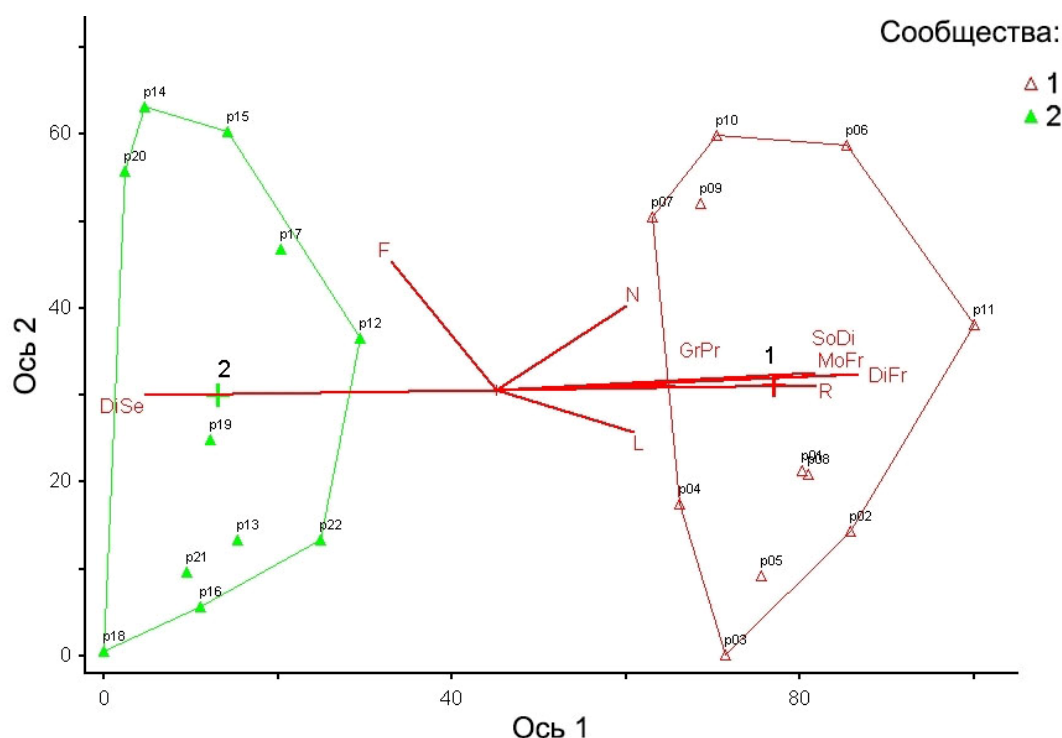


Рис. 2. Ординационная диаграмма геоботанических описаний в осях наибольшего варьирования флористического состава. Сообщества: 1 – мелкотравные луга; 2 – парковые леса.

Экологические шкалы: F – влажность почвы; N – богатство почвы; R – реакция почвы; DiFr – частота нарушений травяного покрова; DiSe – интенсивность нарушений травяного покрова; GrPr – пастбищная нагрузка; MoFr – частота кошения; SoDi – нарушенность почвы

Fig. 2. Ordination diagram of geobotanical descriptions along the axes of greatest variation in floristic composition. Communities: 1 – short-grass meadows; 2 – park forests. Ecological scales: F – soil moisture; N – soil richness; R – soil reaction; DiFr – frequency of grass cover disturbances; DiSe – intensity of grass cover disturbances; GrPr – grazing load; MoFr – mowing frequency; SoDi – soil disturbance

Мелкотравные луга с умеренным выпасом

В результате умеренного выпаса на месте залежи сформировались злаково-разнотравные сообщества (рис. 3) с относительно высокими показателями видовой насыщенности и видового богатства для пастбищных экосистем лесной зоны (табл. 1). На 100 м² насчитывается в среднем 33 вида сосудистых растений, а всего на таких лугах встречено 59 видов. Травостой сообществ отличается высокой сомкнутостью (85–95 %) и

небольшой высотой. Эти сообщества представлены в центральной и дальней части левады. Облик мелкотравных лугов формируют содоминирующие сухолуговые (*Achillea millefolium*, *Hieracium pilosella*, *Pimpinella saxifraga*, *Prunella vulgaris*, *Veronica chamaedrys* и др.) и влажно-луговые (*Poa pratensis*, *Ranunculus acris*, *Trifolium repens* и др.) растения (рис. 4). Большая часть этих трав относится к гемикриптофитам – их почки возобновления находятся на поверхности почвы и при стравливании лошади не могут их повредить.

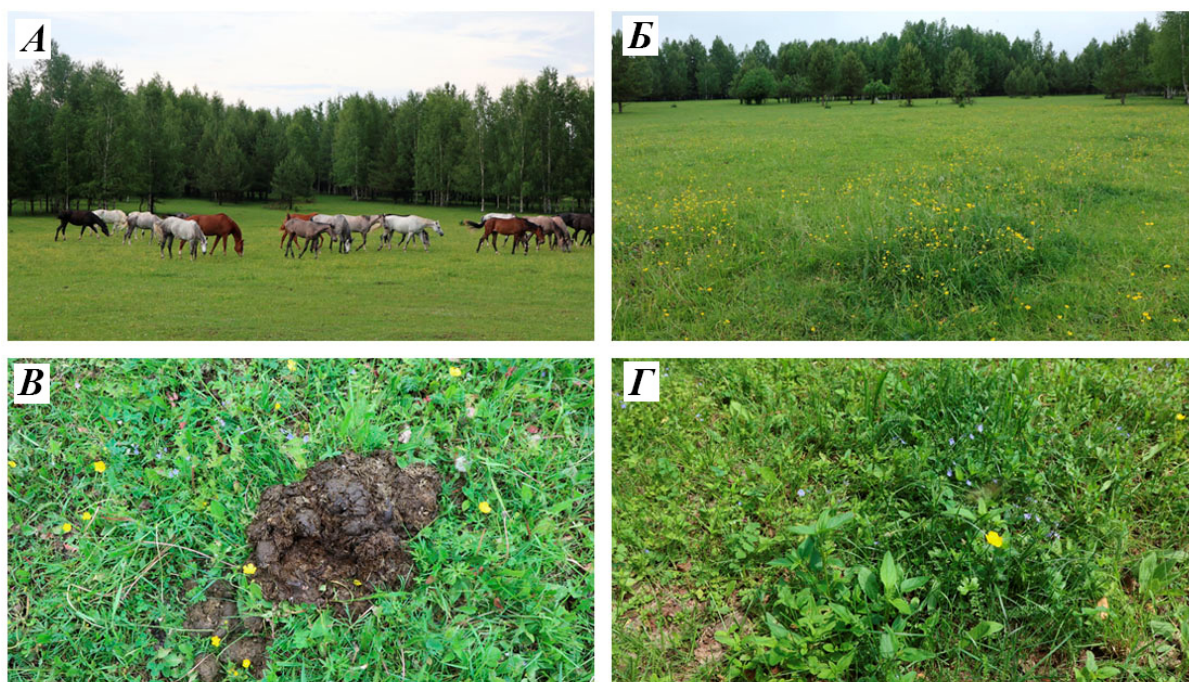


Рис. 3. Мелкотравные с умеренным выпасом лошадей:
А, Б – облик сообществ; В – экскременты копытных; Г – участок луга с растениями
Fig. 3. Short-grass meadows under moderate horse grazing:
А, Б – community appearance; В – ungulate excrement; Г – meadow area with plants

Таблица 1

Характеристика разнообразия сосудистых растений
на разных типах сообществ, создаваемых лошадьми

Table 1

Characterization of vascular plant diversity in different types of horse-created communities

Показатели	Сообщества	
	Мелкотравные луга	Парковые леса
Видовое богатство	59	93
Видовая насыщенность ($M \pm \sigma$)	$33 \pm 1,9$	$49 \pm 3,8$
Диапазон числа видов на площадках	30–36	42–53
Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (С), %	85–95	40–75
Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (С), % ($M \pm \sigma$)	$90 \pm 3,4$	$62 \pm 10,5$
Высота вегетативных органов травянистых растений, см	6,0–10,0	9,0–25,0
Средняя высота вегетативных органов растений, см ($M \pm \sigma$)	$8,2 \pm 1,3$	$13,7 \pm 5,1$
Высота генеративных органов травянистых растений, см	17,0–35,0	15,0–70,0
Средняя высота генеративных органов травянистых растений, см ($M \pm \sigma$)	$27,4 \pm 5,9$	$29,6 \pm 18,1$

$M \pm \sigma$. М – среднее арифметическое, σ – стандартное отклонение

Парковые леса с умеренным выпасом

На пастбище благодаря умеренному выпасу лошадей сформировались уникальные растительные сообщества – парковые леса из *Betula pendula* и *Pinus sylvestris* (рис. 4). В основном они приурочены к периферийной части левады и примыкают к источнику диаспор – лесам со взрослыми деревьями. К моменту создания пастбища здесь сформировались лесные участки из деревьев высотой 2–3 м. Благодаря относительно большим размерам к началу выпаса они

выдержали появившуюся пастбищную нагрузку и достигли высоты 10–15 м. Сомкнутость крон в парковых лесах не превышает 50 %. В этих ценозах подрост и подлесок отсутствуют из-за сдерживающего влияния выпаса. Травяной покров парковых лесов относительно разреженный: проективное покрытие составляет 40–75 %. При этом сообщества отличаются максимальными показателями флористического разнообразия: видовая насыщенность составляет 49 видов, а видовое богатство – 93 вида.

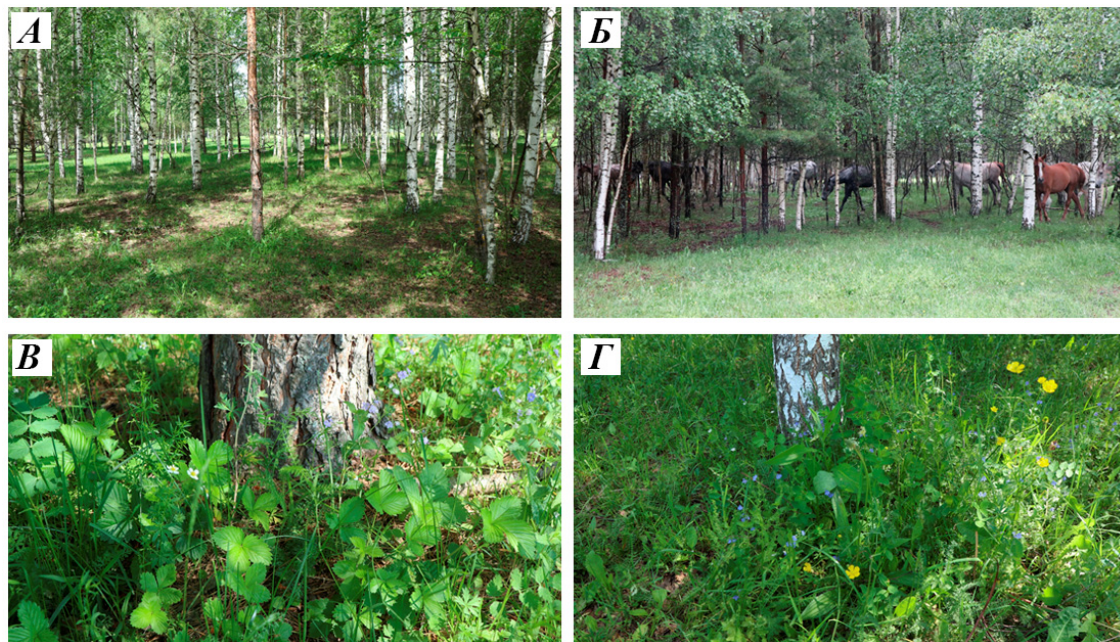


Рис. 4. Парковые леса с умеренным выпасом. Облик сообществ – А, Б;
пристволовые участки – *Pinus sylvestris* (Б) и *Betula pendula* (Г)

Fig. 4. Parkland forests under moderate grazing. Appearance of the communities – А, Б;
stem-base areas – *Pinus sylvestris* (Б) and *Betula pendula* (Г)

Среди трав содоминируют сухолуговые (*Agrostis tenuis*, *Pimpinella saxifraga*, *Plantago major*, *Prunella vulgaris* и др.) и влажно-луговые (*Trifolium repens*, *Poa pratensis*, *Galium mollugo*) растения. При этом здесь значительно возрастает встречаемость и обилие лесных видов: неморальной (*Geum urbanum*, *Frangula alnus*, *Malus*

syvestris, *Quercus robur*, *Viola canina* и др.), бореальной (*Orthilia secunda*, *Sorbus aucuparia*), боровой (*Juniperus communis*, *Pinus sylvestris*) и черноольховой (*Alnus glutinosa*, *Valeriana officinalis*, *Urtica dioica*) групп (рис. 5). Значительная часть этих растений также относится к гемикриптофитам.

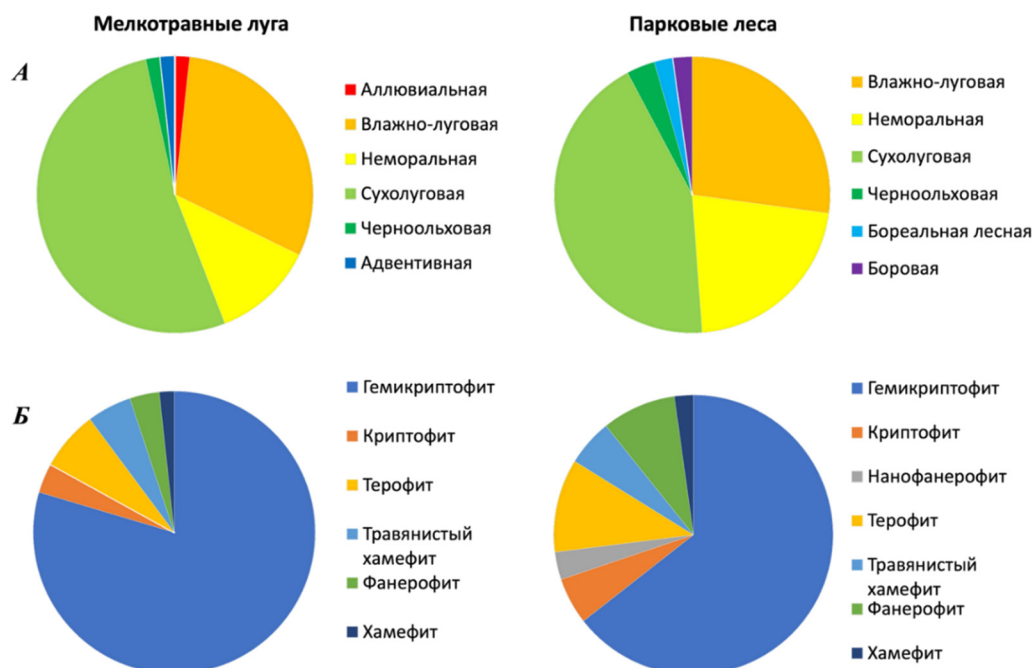


Рис. 5. Соотношение видов растений разных эколого-ценотических групп и жизненных форм на выпасаемых сообществах: А – эколого-ценотические группы; Б – жизненные формы по К. Раункьеру

Fig. 5. Proportion of plant species belonging to different ecological-coenotic groups and life forms in grazed communities: А – ecological-coenotic groups of plants; Б – life forms according to C. Raunkiaer

Обсуждение

Лошади отличаются избирательностью питания: среди трав они предпочитают злаки, осоки, бобовые, а также некоторые виды разнотравья. Животные не пасутся на одном участке, а медленно перемещаются по пастбищу и отыскивают наиболее привлекательные для них растения [30–32]. Лошади сначала используют участки лугов, на которых травостой немного выше, поскольку здесь можно быстрее насытиться [33]. Считается, что предпочитаемая высота растений составляет 5–15 см. [34], однако животные способны скусывать и более мелкие травы [30, 35]. При этом лошади не скусывают растение целиком, от него остается, как правило, базальная часть с листьями, в пазухах которых расположены почки возобновления. Из этих почек развиваются новые сочные побеги. Скусывание и отрастание побегов – непрерывный процесс, который продолжается в течение всего вегетационного сезона. Отрастание растений после стравливания называют отавностью [24]. Благодаря отавности лошади могут многократно использовать пастбище. Известно, что отава обладает высокими пищевыми достоинствами. По сравнению со зрелыми и плодоносящими травами молодая, сочная и растущая отава содержит больше углеводов, протеина, каротина, фосфора и минеральных веществ, в ней меньше трудноперевариваемых клетчатки и лигнина [36]. В результате умеренного выпаса лошади сформировали мелкотравный покров на всем пространстве пастбища: средняя высота вегетативных органов травянистых растений исследуемых лугов – 7 см, а генеративных – 25 см. Невысокий травостой дает всем растениям получить необходимое количество светового довольствия для быстрого восстановления побеговой системы после стравливания. Среди злаков и осок доминирует только *Poa pratensis*, так как он наиболее устойчив к пастбищной нагрузке и способен активно образовывать отаву. Мятлик хорошо выдерживает выпас, поскольку зона роста его генеративных побегов (метелка, скрытая в трубке из влагалищ листьев) расположена относительно низко [37, 38]. После стравливания зона роста генеративных побегов, как правило, не повреждается, и они продолжают расти. В результате мятлику не приходится тратить пластические вещества на формирование новых побегов взамен срезанным, и он не значительно теряет продуктивность. В отличие от мятлика, другие злаки, растущие на пастбище (*Bromopsis inermis*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis* и др.) не обладают высокими значениями обилия. Среди разнотравья в травостое содоминируют вегетативно подвижные растения: *Prunella*

vulgaris, *Trifolium repens*, *Veronica chamaedrys* и др. С одной стороны, эти виды могут формировать побеги небольших размеров, а с другой – обладают значительной возобновительной способностью. Пастбищная нагрузка на исследуемых лугах подтверждается ординационной диаграммой, где все факторы нарушения травяного покрова связаны с выпасом лошадей (рис. 2, DiFr, GrPr, MoFr, SoDi). При этом на исследуемых лугах относительно высока встречаемость растений, которые, как считают некоторые авторы, не выдерживают высокой пастбищной нагрузки. К таким видам относят *Potentilla argentea*, *Trifolium pratense*, *Veronica chamaedrys*, *Vicia cracca* и др. [39]. Это дополнительно свидетельствует о том, что выпас на данной территории умеренный.

Парковые леса, которые сформировались в результате умеренного выпаса лошадей и отличаются высокими показателями флористического разнообразия. Это определяется несколькими причинами. Во-первых, под кронами разреженных деревьев уровень освещенности (около 15 % от полной) позволяет сохраниться ценопопуляциям большинства светолюбивых луговых растений. Однако при таком световом довольствии у части трав (*Achillea millefolium*, *Carex leporina*, *Phleum pratense*, *Poa pratensis*, *Stellaria graminea* и др.) встречаемость и покрытие становятся меньше, чем на открытых лугах. Во-вторых, парковые леса привлекают птиц (дроздов, дятлов, свиристелей, соек и др.), которые активно разносят из соседних ценозов диаспоры разных видов растений. Например, под деревьями отмечены многочисленные молодые особи *Frangula alnus*, *Juniperus communis*, *Quercus robur*, *Sorbus aucuparia*, *Viburnum opulus* и др., которые, как известно, активно разносят птицы [40]. В-третьих, лошади используются для верховых выездов, во время которых они пересекают лесные и луговые сообщества. Животные активно скусывают интересные их растения и случайно собирают цепляющиеся диаспоры на шерсть. Так виды из разных ценозов попадают в парковые леса и приживаются под пологом деревьев. Например, только здесь отмечены популяционные локусы *Agrimonia eupatoria*, *Lathyrus sylvestris*, *Stachys palustris*, *Valeriana officinalis* и др. В-четвертых, лошадям нравится отдыхать в парковых лесах. Животные создают нарушения напочвенного покрова – каталки и сбой от копыт, свободное пространство которых является особым микросайтом для приживания слабоконкурентных однолетников. Благодаря нарушениям в парковых лесах встречаются *Chenopodium album*, *Erigeron annuus*, *Galeopsis speciosa* и др. Это подтверждает и шкала интенсивности нарушений травяного

покрова, вектор которой на ординационной диаграмме направлен в парковые леса (рис. 2, DiSe). В-пятых, стволы и низкие кроны взрослых деревьев, особенно сосны, защищают от стравливания лошадьми как травянистые, так и древесные виды, растущие рядом с ними (рис. 5, B, Г). Кроме того, в исследуемых парковых лесах отмечены популяционные локусы интересных групп растений: лесных орхидных (*Epipactis helleborine* и *Platanthera bifolia*) и папоротников (*Dryopteris carthusiana*).

Заключение

Лошади – это активная часть биогеоценоза, которая определяет структуру, динамику и видовой состав растительности. В результате вовлечения в оборот заброшенной пашни и организации на ней умеренного выпаса лошадей (в среднем 2 особи на гектар) сформировалось два типа сообществ: мелкотравные луга и парковые леса. Сочетание лугов и парковых лесов обеспечивает ценотическое разнообразие сельскохозяйственных ландшафтов исследуемой территории. При этом сформировавшиеся ценозы характеризуются относительно высокими показателями флористического разнообразия и широким набором эколого-ценотических групп растений.

Высокое видовое разнообразие сообществ с умеренным выпасом лошадей определяется следующими особенностями. Первая – во всех сообществах с умеренным выпасом поддерживается мелкотравный травяной покров с достаточной освещенностью. В результате большинству видов растений хватает светового довольствия, и они быстро восстанавливают побеговую систему после стравливания. Вторая особенность – на выпасаемой территории лошади способствуют формированию потока диаспор растений из окружающих сообществ. Третья особенность – животные создают микросайты, которые дают возможность прорасти слабokonкурентным одноклетным травам.

Исследование показало, что лошади – это экосистемные инженеры растительного покрова сельскохозяйственных ландшафтов лесного пояса, которые активно участвуют в формировании и поддержании ценотического и флористического разнообразия локальных территорий. Однако в последнее время повсеместно сокращается традиционное природопользование, многие угодья забрасываются и зарастают высокотравьем и/или древесной растительностью. В результате видовое разнообразие сосудистых растений резко снижается, а эколого-ценотическая структура сообществ упрощается.

Список литературы

1. Люри Д. И., Горячкин С. В., Караваева Н. А. [и др.]. Динамика сельскохозяйственных земель России в XX в. и постаграгенное восстановление растительности и почв. М. : ГЕОС, 2010. 416 с.
2. Доклад о состоянии и использовании земель сельскохозяйственного назначения Российской Федерации в 2023 году. М. : Росинформагротех, 2024. 414 с.
3. Евстигнеев О. И., Воеводин П. В. Формирование лесной растительности на лугах (на примере Неруссо-Деснянского полесья) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2013. Т. 118, № 4. С. 64–70.
4. Москаленко С. В., Бобровский М. В. Возобновление деревьев на бывших пахотных землях в заповеднике «Калужские засеки» // Бюллетень Брянского отделения РБО. 2014. Т. 1, № 3. С. 48–54.
5. Телеснина В. М., Климович Е. Ю. Особенности постагрогенной динамики растительности в южной тайге (на примере Костромской области) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2015. Т. 120, № 3. С. 47–59.
6. Титлянова А. А., Самбуу А. Д. Сукцессии в травяных экосистемах. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2016. 191 с.
7. Горнов А. В., Ручинская Е. В., Евстигнеев О. И., Гаврилюк Е. А. Восстановление остепненных лугов на залежи в зоне широколиственных лесов (Брянская область) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2024. Vol. 9 (3). doi: 10.21685/2500-0578-2024-3-4
8. Материалы комплексного экологического обследования национального парка «Нижегородское Заволжье» / отв. исп. к.б.н. С. В. Бакка. Н. Новгород : Экологический центр «Дронт», 2022. 274 с.
9. Растительность европейской части СССР. Л. : Наука, 1980. 429 с.
10. Кадетов Н. Г. К вопросу о ботанико-географическом положении Нижегородского Заволжья и Керженского заповедника // Труды Государственного природного биосферного заповедника «Керженский». 2015. Т. 7. С. 76–96.
11. Агроклиматический справочник по Горьковской области. Л., 1988. С. 57–58.
12. Кузнецов Б. А. Очерк зоогеографического районирования СССР / под ред. проф. С. И. Огнева. М. : Изд-во Моск. о-ва испытателей природы, 1950. 176 с.
13. Баканина Ф. М., Камерилова Г. С., Наумов С. В., Побединский Г. Г. Географический атлас: Нижегородская область. Нижний Новгород : Верхневолжское АГП, 2005. 50 с.

14. Атлас почв России // Информационная система «Почвенно-географическая база данных России». URL: <https://soilatlus.ru>
15. Кораблева О. В., Волков А. Е., Денисов Д. А. Заповедник «Керженский» (Нижегородская область) // Биота и среда заповедных территорий. 2020. № 4. С. 114–137. doi: 10.25808/26186764.2020.53.96.007
16. Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М. : Наука, 1989. 223 с.
17. Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2014. 635 с.
18. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / отв. ред. Л. Б. Заугольнова. М. : Научный мир, 2000. 196 с.
19. Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ханина Л. Г. [и др.]. Популяционные и фитоценологические методы анализа биоразнообразия растительного покрова // Сохранение и восстановление биоразнообразия. М. : Изд-во Научного и учебно-методического центра, 2002. С. 145–194.
20. Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / отв. ред.: Л. Б. Заугольнова, Т. Ю. Браславская. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2010. 383 с.
21. Сохранение и восстановление биоразнообразия. М. : Научный мир, 2002. 286 с.
22. Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Ботанический журнал. 1969. Т. 54, № 7. С. 1002–1014.
23. Смирнов В. Э., Ханина Л. Г., Бобровский М. В. Расширенная система эколого-ценотических групп видов сосудистых растений для бореальной, гемибореальной и умеренной лесных зон Европейской России. 2008. URL: <http://www.impb.ru/index.php?id=div/lce/ecg>
24. Работнов Т. А. Луговедение : учебник для университетов. 2-е изд. М. : Изд-во МГУ, 1984. 319 с.
25. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М. : Высш. шк., 1962. 378 с.
26. Шафранова Л. М., Гатцук Л. Е., Шорина Н. И. Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. М. : МПГУ, 2009. 86 с.
27. Джонгман Р. Г. Г., Тер Браак С. Дж. Ф., Ван Тонгерен О. Ф. Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М., 1999. 306 с.
28. Midolo G., Herben T., Axmanová I. [et al.]. Disturbance indicator values for European plants // Global Ecology and Biogeography. 2023. Vol. 32, № 1. P. 24–34. doi: 10.1111/geb.13603
29. Tichý L., Axmanová I., Dengler J. [et al.]. Ellenberg-type indicator values for European vascular plant species // Journal of Vegetation Science. 2023. Vol. 34, № 1. doi: 10.1111/jvs.13168
30. Позднякова М. К., Жарких Т. Л., Ясинецкая Н. И., Колесников М. П. Количественная оценка питания полувольной группировки лошади Пржевальского (*Equus przewalskii*) в степном местообитании (заповедник «Аскания-Нова») // Зоологический журнал. 2011. Т. 90, № 3. С. 368–376.
31. Казьмин В. Д., Демина О. Н., Позднякова М. К. [и др.]. Современное состояние растительных кормовых ресурсов и избирательность питания вольноживущей лошади (*Equus caballus*) на степном острове озера Маныч-Гудило // Зоологический журнал. 2013. Т. 92, № 2. С. 231–240. doi: 10.7868/S0044513413020116
32. Казьмин В. Д., Позднякова М. К., Колесников М. П., Абатуров Б. Д. Количественная характеристика питания вольноживущей лошади (*Equus caballus*) на острове Водный озера Маныч-Гудило // Зоологический журнал. 2013. Т. 92, № 3. С. 337–345. doi: 10.7868/S0044513413030100
33. Edouard N., Fleurance G., Dumont B. [et al.]. Does sward height affect feeding patch choice and voluntary intake in horses? // Applied Animal Behaviour Science. 2009. Vol. 119. P. 219–228. doi: 10.1016/j.applanim.2009.03.017
34. Naujeck A., Hill J., Gibb M. Influence of sward height on diet selection by horses // Applied Animal Behaviour Science. 2005. Vol. 90. P. 49–63. doi: 10.1016/j.applanim.2004.08.001
35. Fleurance G., Duncan P., Mallevaud B. Daily intake and the selection of feeding sites by horses in heterogeneous wet grasslands // Animal Research. 2001. Vol. 50. P. 149–156.
36. Природные сенокосы и пастбища. М. ; Л., 1963. 550 с.
37. Снегирева Е. В. Изучение влияния животных на продукцию растений – доминантов луговой степи // Гетеротрофы в экосистемах центральной лесостепи. М., 1979. С. 63–85.
38. Ходашова К. С., Злотин Р. И., Снегирева Е. В. Влияние животных-фитофагов на продуктивность растительности луговой степи // Гетеротрофы в экосистемах центральной лесостепи. М., 1979. С. 10–62.
39. Акманаев Э. Д., Попов В. А. Кормопроизводство и луговодство (раздел «Луговое кормопроизводство») : учеб. пособие. Пермь : Прокрость, 2022. 218 с.
40. Левина Р. Е. Способы распространения плодов и семян. М. : Изд-во МГУ, 1957. 358 с.

References

1. Lyuri D.I., Goryachkin S.V., Karavayeva N.A. et al. *Dinamika sel'skokhozyaystvennykh zemel' Rossii v XX v. i postagragennoye vosstanovleniye rastitel'nosti i pochv = Dynamics of agricultural lands in Russia in the 20th century and post-damage restoration of vegetation and soils*. Moscow: GEOS, 2010:416. (In Russ.)
2. *Doklad o sostoyanii i ispol'zovanii zemel' sel'skokhozyaystvennogo naznacheniya Rossiyskoy Federatsii v 2023 godu = Report on the status and use of agricultural land in the Russian Federation in 2023*. Moscow: Rosinformagrotekh, 2024:414. (In Russ.)

3. Yevstigneyev O.I., Voyevodin P.V. Formation of forest vegetation in meadows (using the Nerussa-Desna woodland as an example). *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii* = *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2013;118(4):64–70. (In Russ.)
4. Moskalenko S.V., Bobrovskiy M.V. Regeneration of trees on former arable lands in the Kaluga Zaseki Nature Reserve. *Byulleten' Bryanskogo otdeleniya RBO* = *Bulletin of Bryansk Department of Russian botanical society*. 2014;1(3):48–54. (In Russ.)
5. Telesnina V.M., Klimovich E.Yu. Features of post-agrogenic vegetation dynamics in the southern taiga (using the Kostroma region as an example). *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii* = *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2015;120(3):47–59. (In Russ.)
6. Titlyanova A.A., Sambuu A.D. *Suktsessii v travyanykh ekosistemakh* = *Successions in grass ecosystems*. Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2016:191. (In Russ.)
7. Gornov A.V., Ruchinskaya E.V., Yevstigneyev O.I., Gavrilyuk E.A. Restoration of steppe meadows on fallow lands in the broadleaf forest zone (Bryansk region). *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2024;9(3). (In Russ.). doi: 10.21685/2500-0578-2024-3-4
8. Bakka S.V. (resp. execut.). *Materialy kompleksnogo ekologicheskogo obsledovaniya natsional'nogo parka «Nizhegorodskoye Zavolzh'ye»* = *Materials of the comprehensive environmental survey of the Nizhny Novgorod Zavolzhye National Park*. Nizhny Novgorod: Ekologicheskii tsentr «Dront», 2022:274. (In Russ.)
9. *Rastitel'nost' yevropeyskoy chasti SSSR* = *Vegetation of the European part of the USSR*. Leningrad: Nauka, 1980:429. (In Russ.)
10. Kadetov N.G. On the issue of the botanical and geographical position of the Nizhny Novgorod Trans-Volga region and the Kerzhensky Reserve. *Trudy Gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika «Kerzhenskiy»* = *Proceedings of the State Natural Biosphere Reserve "Kerzhenskiy"*. 2015;7:76–96. (In Russ.)
11. *Agroklimaticheskii spravochnik po Gor'kovskoy oblasti* = *Agroclimatic reference book for the Gorky region*. Leningrad, 1988:57–58. (In Russ.)
12. Kuznetsov B.A. *Ocherk zoogeograficheskogo rayonirovaniya SSSR* = *An essay on zoogeographical zoning of the USSR*. Moscow: Izd-vo Mosk. o-va ispytateley prirody, 1950:176. (In Russ.)
13. Bakanina F.M., Kamerilova G.S., Naumov S.V., Pobedinskiy G.G. *Geograficheskii atlas: Nizhegorodskaya oblast'* = *Geographical atlas: Nizhny Novgorod Region*. Nizhny Novgorod: Verkhnevolzhskoye AGP, 2005:50. (In Russ.)
14. Atlas of soils of Russia. *Informatsionnaya sistema «Pochvenno-geograficheskaya baza dannykh Rossii»* = *Information system "Soil-geographical database of Russia"*. (In Russ.). Available at: <https://soilatlas.ru>
15. Korableva O.V., Volkov A.E., Denisov D.A. Kerzhensky Nature Reserve (Nizhny Novgorod Region). *Biota i sreda zapovednykh territoriy* = *Biota and environment of protected areas*. 2020;(4):114–137. (In Russ.). doi: 10.25808/26186764.2020.53.96.007
16. Mirkin B.M., Rozenberg G.S., Naumova L.G. *Slovar' ponyatiy i terminov sovremennoy fitotsenologii* = *Dictionary of concepts and terms of modern phytocenology*. Moscow: Nauka, 1989:223. (In Russ.)
17. Mayevskiy P.F. *Flora sredney polosy yevropeyskoy chasti Rossii. 11-e izd.* = *Flora of the central zone of the European part of Russia. 11th edition*. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014:635. (In Russ.)
18. Zaugol'nova L.B. (resp. ed.). *Otsenka i sokhraneniye bioraznoobraziya lesnogo pokrova v zapovednikakh Yevropeyskoy Rossii* = *Assessment and conservation of forest biodiversity in nature reserves of European Russia*. Moscow: Nauchnyy mir, 2000:196. (In Russ.)
19. Smirnova O.V., Zaugol'nova L.B., Khanina L.G. et al. Population and phytocenotic methods for analyzing vegetation biodiversity. *Sokhraneniye i vosstanovleniye bioraznoobraziya* = *Conservation and restoration of biodiversity*. Moscow: Izd-vo Nauchnogo i uchebno-metodicheskogo tsentra, 2002:145–194. (In Russ.)
20. Zaugol'nova L.B., Braslavskaya T.Yu. (resp. eds.). *Metodicheskiye podkhody k ekologicheskoy otsenke lesnogo pokrova v basseynе maloy reki* = *Methodological approaches to environmental assessment of forest cover in a small river basin*. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010:383. (In Russ.)
21. *Sokhraneniye i vosstanovleniye bioraznoobraziya* = *Conservation and restoration of biodiversity*. Moscow: Nauchnyy mir, 2002:286. (In Russ.)
22. Nitsenko A.A. On the study of the ecological structure of vegetation cover. *Botanicheskii zhurnal* = *Botanical journal*. 1969;54(7):1002–1014. (In Russ.)
23. Smirnov V.E., Khanina L.G., Bobrovskiy M.V. *Rasshirennaya sistema ekologo-tsenoticheskikh grupp vidov sosudistykh rasteniy dlya boreal'noy, gemiboreal'noy i umerennoy lesnykh zon Yevropeyskoy Rossii* = *An expanded system of eco-cenotic groups of vascular plant species for the boreal, hemiborean and temperate forest zones of European Russia*. 2008. (In Russ.). Available at: <http://www.impb.ru/index.php?id=div/lce/ecg>
24. Rabotnov T.A. *Lugovedeniye: uchebnik dlya universitetov. 2-e izd.* = *Meadow studies: a textbook for universities. 2nd edition*. Moscow: Izd-vo MGU, 1984:319. (In Russ.)
25. Serebryakov I.G. *Ekologicheskaya morfologiya rasteniy: zhiznennyye formy pokrytosemennykh i khvoynykh* = *Ecological morphology of plants: life forms of angiosperms and conifers*. Moscow: Vyssh. shk., 1962:378. (In Russ.)
26. Shafranova L.M., Gattsuk L.E., Shorina N.I. *Biomorfologiya rasteniy i yeye vliyaniye na razvitiye ekologii* = *Plant biomorphology and its impact on the development of ecology*. Moscow: MPGU, 2009:86. (In Russ.)
27. Dzhongman R.G.G., Ter Braak S.Dzh.F., Van Tongeren O.F.R. *Analiz dannykh v ekologii soobshchestv i landshaftov* = *Data analysis in community and landscape ecology*. Moscow, 1999:306. (In Russ.)

28. Midolo G., Herben T., Axmanová I. et al. Disturbance indicator values for European plants. *Global Ecology and Biogeography*. 2023;32(1):24–34. doi: 10.1111/geb.13603
29. Tichý L., Axmanová I., Dengler J. et al. Ellenberg-type indicator values for European vascular plant species. *Journal of Vegetation Science*. 2023;34(1). doi: 10.1111/jvs.13168
30. Pozdnyakova M.K., Zharkikh T.L., Yasinetskaya N.I., Kolesnikov M.P. Quantitative assessment of the diet of the semi-volcanic group of Przewalski's horse (*Equus przewalskii*) in a steppe habitat (Askania-Nova Nature Reserve). *Zoologicheskii zhurnal = Zoological journal*. 2011;90(3):368–376. (In Russ.)
31. Kaz'min V.D., Demina O.N., Pozdnyakova M.K. et al. Current state of plant food resources and food selectivity of the free-living horse (*Equus caballus*) on the steppe island of Lake Manych-Gudilo. *Zoologicheskii zhurnal = Zoological journal*. 2013;92(2):231–240. (In Russ.). doi: 10.7868/S0044513413020116
32. Kaz'min V.D., Pozdnyakova M.K., Kolesnikov M.P., Abaturov B.D. Quantitative characteristics of the diet of the free-living horse (*Equus caballus*) on Vodny Island of Lake Manych-Gudilo. *Zoologicheskii zhurnal = Zoological journal*. 2013;92(3):337–345. (In Russ.). doi: 10.7868/S0044513413030100
33. Edouard N., Fleurance G., Dumont B. et al. Does sward height affect feeding patch choice and voluntary intake in horses? *Applied Animal Behaviour Science*. 2009;119:219–228. doi: 10.1016/j.applanim.2009.03.017
34. Naujeck A., Hill J., Gibb M. Influence of sward height on diet selection by horses. *Applied Animal Behaviour Science*. 2005;90:49–63. doi: 10.1016/j.applanim.2004.08.001
35. Fleurance G., Duncan P., Mallevaud B. Daily intake and the selection of feeding sites by horses in heterogeneous wet grasslands. *Animal Research*. 2001;50:149–156.
36. *Prirodnyye senokosy i pastbishcha = Natural hay fields and pastures*. Moscow; Leningrad, 1963:550. (In Russ.)
37. Snegireva E.V. Study of the influence of animals on the production of plants – dominants of the meadow steppe. *Geterotrofy v ekosistemakh tsentral'noy lesostepi = Heterotrophs in ecosystems of the central forest-steppe*. Moscow, 1979:63–85. (In Russ.)
38. Khodashova K.S., Zlotin R.I., Snegireva E.V. The influence of phytophagous animals on the productivity of meadow steppe vegetation. *Geterotrofy v ekosistemakh tsentral'noy lesostepi = Heterotrophs in ecosystems of the central forest-steppe*. Moscow, 1979:10–62. (In Russ.)
39. Akmanayev E.D., Popov V.A. *Kormoproizvodstvo i lugovodstvo (razdel «Lugovoye kormoproizvodstvo»): ucheb. posobiye = Forage production and meadow farming (section "Meadow forage production"): a textbook*. Perm: Prokrost', 2022:218. (In Russ.)
40. Levina R.E. *Sposoby rasprostraneniya plodov i semyan = Methods of dispersal of fruits and seeds*. Moscow: Izd-vo MGU, 1957:358. (In Russ.)ж

УДК 59.084 DOI 10.21685/2500-0578-2025-3-3

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ СОНИ-ПОЛЧКА (*GLIS GLIS*) НА ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА (НА ПРИМЕРЕ УЧАСТКОВ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ И ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ)

А. В. Щегольков¹, В. Н. Якимов², Д. М. Кривоногов³, В. Н. Орлов⁴

^{1,3} Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского (Арзамасский филиал), Арзамас, Россия

² Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия

⁴ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия

¹ mister.shegolkov@yandex.ru, ² damselfly@yandex.ru, ³ deniskrivanogov@mail.ru, ⁴ orlovvic@yandex.ru

Аннотация. Соня-полчок – специализированный дендрофильный вид, тяготеющий к широколиственным лесам. Большое количество местообитаний соня на территории Восточно-Европейской равнины сократилось ввиду интенсивной хозяйственной деятельности. В результате в пределах Российской Федерации полчок занесен в Красные книги 13 областей. Целью работы было выявление факторов, влияющих на присутствие (отсутствие) сони-полчка в лесах Нижегородской области на северной границе ареала. С помощью метода искусственных гнездовых в период с 2014 по 2024 г. были обследованы 25 фрагментов широколиственных и хвойно-широколиственных лесов в 11 районах Нижегородской области. В результате анализа было показано, что сони-полчки встречаются только в реликтовых старовозрастных лесах возрастом 200 лет и более, избегая дубрав возрастом 150–200 лет. На их присутствие влияют такие факторы, как тип леса, плотность древостоя и сомкнутость крон. Важна структура ярусов леса. Обязателен развитый подлесок с высокой представленностью лещины обыкновенной, а также наличие дуба и липы. Взаимосвязь с площадью лесного фрагмента и типом почвы не выявлена. Полученные результаты свидетельствуют о необходимости охраны фрагментов первичных старовозрастных широколиственных лесов, содержащих в себе набор специфических характеристик, играющих ключевую роль в поддержании стабильной популяции сони-полчка на северной периферии ареала.

Ключевые слова: Соня-полчок, возраст древостоя, сомкнутость крон, фрагментация, структура растительности

Для цитирования: Щегольков А. В., Якимов В. Н., Кривоногов Д. М., Орлов В. Н. Особенности распространения Сони-полчка (*Glis glis*) на периферии ареала (на примере участков широколиственных и хвойно-широколиственных лесов Нижегородской области) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025. Vol. 10 (3). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-3-3>

FEATURES OF THE DISTRIBUTION OF THE DORMOUSE (*GLIS GLIS*) ON THE PERIPHERY OF ITS RANGE (USING THE EXAMPLE OF BROADLEAF AND CONIFEROUS-BROADLEAF FORESTS IN THE NIZHNY NOVGOROD REGION)

A.V. Shchegolkov¹, V.N. Yakimov², D.M. Krivonogov³, V.N. Orlov⁴

^{1,3} Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (Arzamas Branch), Arzamas, Russia

² Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, Nizhny Novgorod, Russia

⁴ Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

¹ mister.shegolkov@yandex.ru, ² damselfly@yandex.ru, ³ deniskrivanogov@mail.ru, ⁴ orlovvic@yandex.ru

Abstract. The dormouse is a specialized dendrophilous species, favoring broadleaf forests. A large number of dormouse habitats on the East European Plain have been reduced due to intensive economic activity. As a result, the dormouse is listed in the Red Data Books of 13 regions of the Russian Federation. The aim of this study was to identify factors influencing the presence (or absence) of the dormouse in the forests of the Nizhny Novgorod

Region at the northern boundary of its range. Using artificial nests, 25 fragments of broadleaf and mixed-coniferous forests in 11 districts of the Nizhny Novgorod Region were surveyed from 2014 to 2024. The analysis showed that dormice are found only in relict old-growth forests 200 years old or more, avoiding oak forests 150-200 years old. Their presence is influenced by factors such as forest type, stand density, and canopy density. The structure of forest layers is also important. A well-developed understory with a high proportion of common hazel, as well as oak and linden, is essential. No correlation was found between forest fragment size and soil type. The obtained results indicate the need to protect fragments of primary old-growth broadleaf forests, which contain a set of specific characteristics that play a key role in maintaining a stable dormouse population on the northern periphery of its range.

Keywords: common dormouse, stand age, crown density, fragmentation, vegetation structure

For citation: Shchegolkov A.V., Yakimov V.N., Krivonogov D.M., Orlov V.N. Features of the distribution of the dormouse (*Glis glis*) on the periphery of its range (using the example of broadleaf and coniferous-broadleaf forests in the Nizhny Novgorod Region). Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025;10(3). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-3-3>

Соня-полчок (*Glis glis*), как и все представители семейства Соневые (*Gliridae*), – исконные обитатели Старого Света, имеющие древнее происхождение, восходящее к эоцену, и получившие широкое распространение в связи с разнообразными экологическими адаптациями и образом жизни. Их распространение связано с равнинными и горными широколиственными лесами и кустарниковыми зарослями большей части Европы – от Великобритании и Южной Скандинавии до стран Средиземноморья на юге и до Урала на Востоке. В Азии заселенная ими территория охватывает в основном предгорья и горные районы Малой, Передней, Средней и Центральной Азии – от Турции на западе до северо-западного Китая и Японии на востоке и до Израиля и Ирана на юге [1].

В пределах Российской Федерации ареал обитания данного вида представлен изолированными участками, расположенными на значительном удалении друг от друга. Полчок отмечается на юго-западе Европейской части России (Курская область), в правобережье бассейна Верхней (Нижегородская область), Средней (республика Татарстан, республика Чувашия) и Нижней Волги (Саратов, Астрахань). На левом берегу Волги присутствие сони-полчка зафиксировано только в Самарской области, известны также находки полчка в Башкирии. Северной границей ареала служит р. Ока, а южной – зона Большого Кавказского хребта [1–8].

Места обитания полчка на территории России напрямую связаны с расположением так называемых «черных» неморальных лесов. Соня-полчок, как специализированный древесный вид, сильно тяготеет к широколиственным лесам, так как основу их рациона составляют желуди, липовые орешки, плоды лещины и диких ягодников [1, 9–16]. Стоит отметить, что урожайность древесных пород в значительной степени влияет на особенности размножения полчка. Ключевым фактором, лимитирующим

размножение полчка и в центре, и на периферии ареала, является урожайность основных наживочных кормов. В неблагоприятные (неурожайные) годы ключевым элементом в механизме регуляции размножения полчка на периферии ареала является массовая резорбция эмбрионов [3].

В первой половине голоцена на всем протяжении реки Волги господствовали широколиственные леса. Они имели общее происхождение с таковыми в Восточной Европе, что доказывается многочисленными данными, полученными в ходе анализа ископаемых образцов высших сосудистых растений и результатами, полученными в ходе споропыльцевого анализа отложений голоцена [17]. В результате освоения человеком территории Правобережья Оки и Волги первоначальный облик существовавших на данной территории широколиственных лесов был безвозвратно изменен. Лиственные породы деревьев, такие как дуб и липа, намного чаще использовались в сельскохозяйственных нуждах, чем хвойные, и поэтому они в большей степени были подвержены рубкам. На сегодня от прежних неморальных лесов сохранились лишь небольшие фрагментированные участки среди агроландшафта. Эти фрагменты чаще всего имеют статус особо охраняемых природных территорий (ООПТ), так как они сохранили в себе типичную для липоводубовых лесов фауну со специализированными древесными видами [7].

Следствием уменьшения площади первичных широколиственных лесов на территории России стало сокращение ареала обитания сони-полчка. Редкие изолированные популяции этого вида занесены в Красные Книги 13 областей Российской Федерации, в том числе и в Красную Книгу Нижегородскую. На территории Нижегородской области полчок отмечается в нескольких местах – в южной части, и в районе Арзамаса, в сохранившихся первичных высоковозрастных дубравах [2].

Исследования взаимосвязи распространения полчка с различными характеристиками фрагментированных широколиственных лесов (степени изоляции, флористический состав и структурные показатели) проводились в Центральной Европе, в центральной области ареала. В частности, было показано, что для Италии существует тесная связь между присутствием сони и высокоствольными широколиственными лесами и, в меньшей степени, ротационными лесами. Наиболее благоприятными для полчка являются леса с высоким пологом и низкой плотностью стволов, в то время как конкретный видовой состав древесных пород не имеет принципиального значения [14]. Было показано, что для прогнозирования присутствия или отсутствия этого грызуна площадь фрагмента более важна, чем степень изоляции, поскольку наибольшая вероятность была связана с лесными участками площадью 40–50 га и более.

Однако стоит отметить, что на северной границе ареала подобные исследования не проводились. Нет сомнения в том, что условия существования сони-полчка в Центральной Европе достаточно сильно отличаются от таковых на северной границе ареала, в частности в Нижегородской области. Популяция сони-полчка, обитающая на периферии ареала, связана с рядом уникальных особенностей, которые напрямую влияют на ее существование. Стоит отметить, что численность популяции полчка на северной границе ареала мала и имеет тенденцию к снижению, о чем свидетельствует факт нахождения данного вида в Красной книге в категории «Д» [18]. Климат на северной границе ареала может быть менее благоприятным, что требует от представителей данного вида выработки дополнительных адаптационных механизмов. Неурожайность основных древесных пород, используемых полчками в качестве пищи, снижает скорость размножения. Ввиду высокой антропогенной нагрузки количество оптимальных местообитаний ограничено. Все это в значительной степени оказывает влияние на общую численность популяции. Таким образом, для лучшего понимания биологии и экологии полчка, а также для разработки мероприятий, направленных на сохранение данного вида, существует необходимость более детального изучения факторов, определяющих его распространение.

Целью данной работы является выявление факторов, влияющих на распространение сони-полчка на северной периферии ареала. В частности, рассмотрена взаимосвязь присутствия полчка со структурными характеристиками лесного фрагмента, его возрастом,

площадью и видовым составом трех ярусов растительности.

Материалы и методы

Для исследования были выбраны фрагменты широколиственных и хвойно-широколиственных лесов в Правобережье Нижегородской области, данные о которых были получены в результате анализа и сопоставления литературных источников о местах находок полчка на территории региона [18], информации о расположении старовозрастных хвойно-широколиственных и широколиственных лесов [19] и ООПТ Нижегородской области с участками липово-дубовых лесов [20].

В качестве потенциальных участков обитания полчка были определены следующие 25 лесных фрагментов из 11 районов Нижегородской области (табл. 1): Арзамасский район – 6 участков хвойно-широколиственного леса в Пустыньском государственном природном заказнике, дубрава рядом с д. Меньшиково, широколиственный лес рядом с д. Маревка, участки дубрав в государственном памятнике природы областного значения «Высокая гора», широколиственный лес рядом с с. Пешелань; Вадский район – дубрава рядом с с. Зеленые горы; Шатковский район – широколиственный лес рядом с с. Спасское; Лукояновский район – государственный памятник природы областного значения «Дубрава в 3 километрах к югу от села Покровка», государственный памятник природы областного значения «Дубрава Печинского лесничества», государственный памятник природы областного значения «Дубрава Мадаевского лесничества»; Починковский район – государственный памятник природы областного значения «Участок высоковозрастной дубравы Коммунарского лесничества у поселка Коммунар», участки хвойно-широколиственного леса рядом с с. Ужовка; Перевозский район – участки широколиственного леса у северо-западных отрогов государственного памятника природы регионального значения «Ичалковский бор», широколиственный лес «Черный пенек», широколиственный лес «Клин»; Бутурлинский район – участки широколиственного леса рядом с п. Откосное; Большемурашкинский район – участки широколиственного леса рядом с п. Большое Мурашкино; Княгининский район – широколиственный лес рядом с с. Шишкововердь; Спасский район – широколиственный лес рядом с с. Спасское; Сеченовский район – государственный памятник природы областного значения «Дубрава возле села Торговое Талызино».

Таблица 1

Характеристика лесов в точках сбора материала

Table 1

Characteristics of forests at material collection points

Район	Название места	Тип леса	Тип почв	Площадь, км ²	Возраст, лет	Наличие полчка (+/–)
1	2	3	4	5	6	7
1. Арзамасский	Участок хвойно-широколиственного леса в Пустыньском государственном природном заказнике рядом с с. Пустынь слева от дороги Пошатово-Пустынь после газовой просеки	Хвойно-широколиственный	Дерново-подзолистые	0,5	200–250	+
2. Арзамасский	Участок хвойно-широколиственного леса в Пустыньском государственном природном заказнике рядом с с. Пустынь справа от дороги Пошатово-Пустынь после газовой просеки	Хвойно-широколиственный	Дерново-подзолистые	0,3	200–250	+
3. Арзамасский	Участок хвойно-широколиственного леса в Пустыньском государственном природном заказнике рядом с с. Пустынь справа от дороги Пошатово-Пустынь до газовой просеки	Хвойно-широколиственный	Дерново-подзолистые	0,6	250–300	+
4. Арзамасский	Участок хвойно-широколиственного леса в Пустыньском государственном природном заказнике рядом с с. Пустынь слева от дороги Пошатово-Пустынь до газовой просеки	Хвойно-широколиственный	Дерново-подзолистые	0,5	250–300	+
5. Арзамасский	Участок хвойно-широколиственного леса в Пустыньском государственном природном заказнике рядом с с. Пустынь у старой пасеки	Хвойно-широколиственный	Дерново-подзолистые	0,4	200–250	+
6. Арзамасский	Участки хвойно-широколиственного леса в Пустыньском государственном природном заказнике рядом с радиоастрономической обсерваторией «Старая Пустынь»	Хвойно-широколиственный	Дерново-подзолистые	0,5	250–300	+
7. Арзамасский	Дубрава рядом с д. Меньшиково	Широколиственный	Дерново-подзолистые	1,2	100–150	–
8. Арзамасский	Широколиственный лес рядом с д. Маревка	Широколиственный	Дерново-подзолистые	1,4	100–150	–
9. Арзамасский	Государственный памятник природы областного значения «Высокая гора»	Широколиственный	Дерново-подзолистые	2,0	100–150	–
10. Арзамасский	Широколиственный лес рядом с с. Пешелань	Широколиственный	Дерново-подзолистые	1,7	100–150	–
11. Вадский	Дубрава рядом с с. Зеленые горы	Широколиственный	Серые лесные	2,1	150–200	–
12. Шатковский	Широколиственный лес рядом с с. Спасское	Хвойно-широколиственный	Дерново-подзолистые	0,5	100–150	–
13. Лукояновский	Государственный памятник природы областного значения «Дубрава в 3 километрах к югу от села Покровка»	Широколиственный	Дерново-подзолистые	3,8	200–250	+

Окончание табл. 1

End of Table 1

1	2	3	4	5	6	7
14. Лукояновский	Государственный памятник природы областного значения «Дубрава Печинского лесничества»	Широколиственный	Серые лесные	10,6	150–200	–
15. Лукояновский	Государственный памятник природы областного значения «Дубрава Мадаевского лесничества»	Широколиственный	Серые лесные	13,1	150–200	–
16. Починковский	Государственный памятник природы областного значения «Участок высоковозрастной дубравы Коммунарского лесничества у поселка Коммунар»	Широколиственный	Дерново-подзолистые	17,3	300 и более	+
17. Починковский	Участки хвойно-широколиственного леса рядом с с. Ужовка	Хвойно-широколиственный	Серые лесные	1,9	150–200	–
18. Перевозский	Участки широколиственного леса у северо-западных отрогов государственного памятника природы регионального значения «Ичалковский бор»	Хвойно-широколиственный	Серые лесные	0,6	200–250	+
19. Перевозский	Широколиственный лес «Черный пенек»	Широколиственный	Серые лесные	0,7	200–250	+
20. Перевозский	Широколиственный лес «Клин»	Широколиственный	Серые лесные	1,1	200–250	+
21. Бутурлинский	Участки широколиственного леса рядом с п. Откосное	Широколиственный	Серые лесные	0,8	200–250	+
22. Большемурашкинский	Участки широколиственного леса рядом с п. Большое Мурашкино	Широколиственный	Серые лесные	1,6	150–200	–
23. Княгининский	Широколиственный лес рядом с с. Шишковердь	Широколиственный	Серые лесные	1,3	150–200	–
24. Спасский	Широколиственный лес рядом с с. Спасское	Широколиственный	Серые лесные	0,9	150–200	–
25. Сеченовский	Государственный памятник природы областного значения «Дубрава возле села "Торговое Талызино"»	Широколиственный	Черноземы	0,7	150–200	–

Для всех участков был определен тип леса и тип почвы. Сомкнутость крон и проективное покрытие оценивались глазомерно и были выражены в долях единицы. Для определения возраста хвойных и широколиственных пород по методике О. В. Смирновой [17, 21] были измерены окружности ствола на уровне груди исследователя (примерно на высоте 1,3 м от земли), которые были пересчитаны в диаметры. Высота деревьев измерялась с помощью лазерного дальномера. Геоботаническое описание было проведено методом пробных площадей. На каждом участке закладывались 10 пробных площадей размером 10 × 10 м (100 м²), на которых были подсчитаны и определены все деревья и кустарники с подразделением на I и II ярусы. Внутри каждой пробной площади были также заложены 5 учетных площадок 2 × 2 м по углам и в центре («конвертом») для оценки проективного покрытия растений травянистого яруса [21–24].

Для выявления присутствия сони-полчка на исследуемом участке использовался метод искусственных гнездовий [6, 7, 10, 12, 25–29]. Гнездовые домики с внутренними размерами 130 × 130 × 280 мм и входным отверстием 50 мм размещались в произвольном порядке на стволах дубов и лип на высоте 2,5 м в местах с наибольшей сомкнутостью крон. В общей сложности были установлены 350 искусственных гнездовий.

В качестве потенциальных факторов, влияющих на распространение полчка, рассматривались тип леса, возраст древостоя, тип почвы, площадь фрагмента, сомкнутость крон, базальная площадь древесного яруса, представленности видов, а также видовая структура трех ярусов растительности. Древесный и кустарниковый ярусы рассматривались ввиду наличия топических и трофических связей с полчком, травянистый ярус – ввиду возможности

существования опосредованных связей. Мерой представленности в древесном ярусе являлась базальная площадь, в подлеске – число стволов, в травянистом ярусе – проективное покрытие.

Анализ взаимосвязи присутствия/отсутствия сонь с качественными показателями был проведен с применением критерия χ^2 , при этом статистическая значимость рассчитывалась на основе непараметрической перестановочной процедуры. Зависимость вероятности присутствия сонь от количественных предикторов анализировалась методом логистической регрессии, при этом применялся метод Фирта для подбора параметров (bias-reduced penalized-likelihood logistic regression) [30] ввиду полной сепарации данных для части предикторов. Взаимосвязь присутствия сонь со структурой ярусов растительности была проанализирована с применением перестановочного дисперсионного анализа PERMANOVA на основе расстояний Ренконена. Для визуализации результатов

анализа был также выполнен анализ главных компонент, на основе которого были построены ординационные диаграммы, на которых дифференцированы населенные и не населенные полчками фрагменты, а в ординационное пространство были также спроецированы векторы, соответствующие видам растений.

Результаты и обсуждение

Сони были обнаружены на 12 из 25 обследованных фрагментов леса (48 %), причем только на участках возрастом более 200 лет, на участках меньшего возраста сони не обнаружены ($\chi^2 = 25$, $p < 0,001$). Сони чаще встречаются на участках хвойно-широколиственных лесов (7 из 9, 78 %) по сравнению с широколиственными (5 из 16, 31 %; $\chi^2 = 5$, $p = 0,046$). Взаимосвязь присутствия сонь с типом почвы статистически не значима ($\chi^2 = 2,47$, $p = 0,317$).

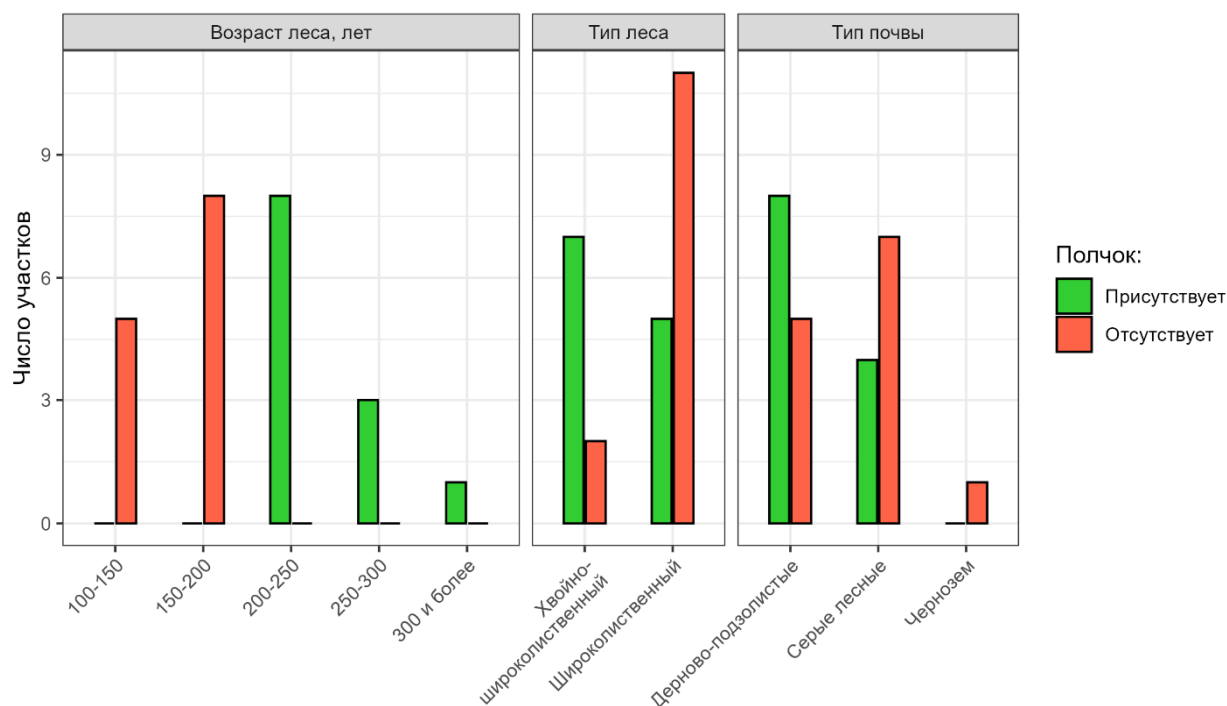


Рис. 1. Присутствие сонь на участках разного возраста, типа леса и типа почвы

Fig. 1. Presence of dormice in areas of different ages, forest types and soil types

Результаты анализа зависимости вероятности наличия сонь-полчка от количественных предикторов представлены в табл. 2 (для растений представлены только те виды, влияние которых статистически значимо). Площадь фрагмента леса не является значимым предиктором присутствия сонь, при этом сони встречаются чаще на участках с высокой сомкнутостью крон (именно по этому предиктору достигается полная сепарация, т.е. сони обнаружены только

на участках с сомкнутостью крон более 0,37) и высокой базальной площадью деревьев (рис. 2). В древесном ярусе положительная значимая взаимосвязь с присутствием сонь выявлена для дуба, липы и ели. В подлеске значимая положительная связь с присутствием сонь выявлена для лещины, отрицательная – для калины и черемухи. В травянистом ярусе значимая положительная связь с присутствием сонь выявлена для пяти видов (вероника лекарственная,

любка двулистная, марьянник дубравный, очиток едкий, прострел раскрытый), отрицательная – для шести видов (норичник шишковатый,

пролесник многолетний, сочевичник весенний, фиалка удивительная, ясменник душистый, яснотка крапчатая) (табл. 2).

Таблица 2

Результаты анализа взаимосвязи присутствия сони с количественными предикторами методом логистической регрессии

Table 2

Results of a logistic regression analysis of the relationship between dormouse presence and quantitative predictors

Предиктор	Регрессионный коэффициент B	Отношение правдоподобия L	Число степеней свободы df	p
Площадь	–0,03	0,132	1	0,684
Сомкнутость крон	57,64	27,082	1	<0,001
Базальная площадь деревьев	0,00059	15,369	1	<0,001
Виды древесного яруса				
Липа сердцевидная (<i>Tilia cordata</i>)	0,0015	20,405	1	<0,001
Ель европейская (<i>Picea abies</i>)	0,0005	4,974	1	0,025
Дуб черешчатый (<i>Quercus robur</i>)	0,00006	13,776	1	<0,001
Виды кустарникового яруса				
Лещина обыкновенная (<i>Corylus avellana</i>)	0,337	28,479	1	<0,001
Калина обыкновенная (<i>Viburnum opulus</i>)	–2,827	10,323	1	0,002
Черемуха обыкновенная (<i>Prunus padus</i>)	–0,432	5,084	1	0,024
Виды травяного яруса				
Вероника лекарственная (<i>Veronica officinalis</i>)	0,0262	4,817	1	0,0281
Любка двулистная (<i>Platanthera bifolia</i>)	0,024	4,259	1	0,039
Марьянник дубравный (<i>Melampyrum nemorosum</i>)	0,034	8,511	1	0,003
Норичник шишковатый (<i>Scrophularia nodosa</i>)	–0,025	3,911	1	0,047
Очиток едкий (<i>Sedum acre</i>)	0,037	5,434	1	0,019
Пролесник многолетний (<i>Mercurialis perennis</i>)	–0,026	6,106	1	0,013
Прострел раскрытый (<i>Pulsatilla patens</i>)	0,024	4,292	1	0,038
Сочевичник весенний (<i>Orobus vernus</i>)	–0,023	5,498	1	0,019
Фиалка удивительная (<i>Viola mirabilis</i>)	–0,031	7,646	1	0,005
Ясменник душистый (<i>Asperula odorata</i>)	–0,028	6,454	1	0,011
Яснотка крапчатая (<i>Lamium maculatum</i>)	–0,034	6,494	1	0,011

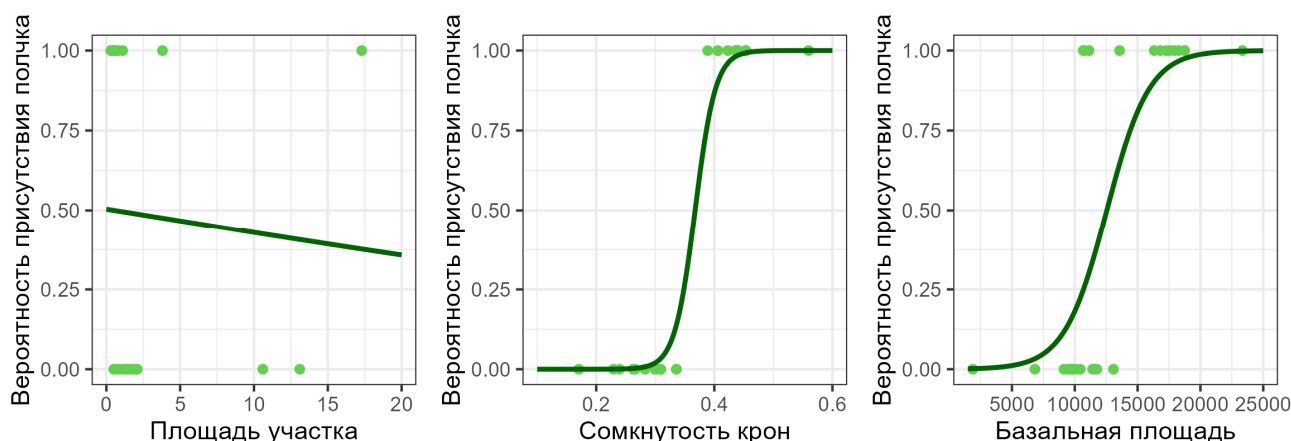


Рис. 2. Вероятность присутствия сони-полчка в зависимости от площади участка, сомкнутости крон и базальной площади деревьев. Точками отмечено присутствие/отсутствие сони, кривая отражает соответствующую модель логистической регрессии

Fig. 2. Probability of dormouse presence depending on site area, canopy density and tree basal area. Dots indicate dormouse presence/absence; the curve represents the corresponding logistic regression model

Результаты перестановочного дисперсионного анализа для выявления взаимосвязи растительности с наличием/отсутствием сони-полчка представлены в табл. 2. Видовая структура всех трех ярусов растительности является значимым

предиктором наличия сони-полчка, при этом наибольшим влиянием обладает структура подлеска ($R^2 = 0,554$). Ординационные диаграммы структуры трех ярусов растительности представлены на рис. 3.

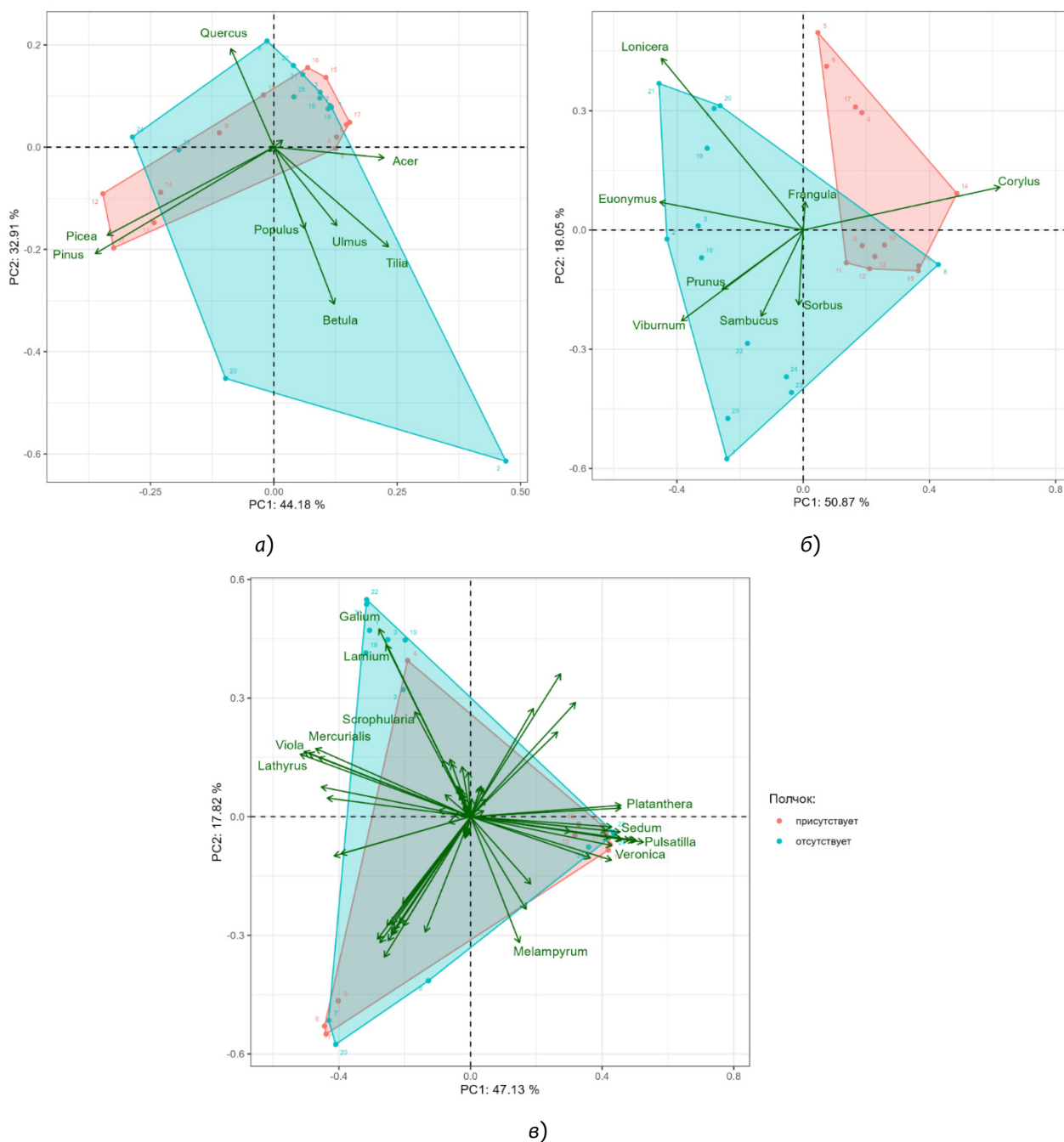


Рис. 3. Ординационные диаграммы структуры растительности древесного (а), кустарникового (б) и травянистого яруса (в). PC1, PC2 – первая и вторая главные компоненты. На осях представлены доли изменчивости видовой структуры, приходящиеся на соответствующие главные компоненты. Точки соответствуют фрагментам леса, стрелки – видам растений. Представлены только родовые названия, полные названия см. в табл. 2. Для травянистого яруса подписаны только виды, значимо связанные с присутствием полчка

Fig. 3. Ordination diagrams of vegetation structure for the arboreal (а), shrub (б), and herbaceous (в) layers. PC1 and PC2 are the first and second principal components. The axes represent the proportions of species structure variability accounted for by the corresponding principal components. Dots correspond to forest fragments, arrows to plant species. Only generic names are shown; for full names, see Table 2. For the herbaceous layer, only species significantly associated with the presence of dormice are given

На ординационной диаграмме древесного яруса (рис. 3,а) выпуклые оболочки для групп фрагментов с присутствием полчка и без такового в значительной степени пересекаются. Тем не менее ряд фрагментов, в которых полчок присутствует, смещены в верхнюю часть ординационного пространства. Наибольший вклад в изменчивость между фрагментами вносят виды, которым соответствуют векторы с наибольшей длиной. В данном случае это ель обыкновенная и сосна обыкновенная. Ординационная диаграмма кустарникового яруса (рис. 3,б) демонстрирует практически полное расхождение групп фрагментов с присутствием и отсутствием полчка. Группа фрагментов с присутствием полчка смещена в правую часть ординационного пространства. В эту же сторону направлен вектор, соответствующий лещине обыкновенной, которая и является ключевым индикатором. Анализ ординационной диаграммы травянистого яруса (рис. 3,в) выявляет практически полное перекрывание выпуклых оболочек для групп фрагментов с присутствием и отсутствием полчка.

Обсуждение

В результате проведенного анализа был выявлен ряд закономерностей в распространении сони-полчка в лесных фрагментах на северо-восточной границе ареала на территории Нижегородской области. Полчок был обнаружен только в реликтовых старовозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах, возраст которых составляет 200 лет и более, и не встречается в относительно молодых дубравах возрастом 150–200 лет (см. рис. 1). На присутствие сони-полчка в лесном массиве влияет не только возраст леса, но и еще ряд предикторов. В частности, полчки встречаются чаще в лесах смешанного типа с присутствием хвойных пород (см. рис. 1). Значимыми предикторами присутствия полчка являются плотность древостоя и сомкнутость крон (см. рис. 2). Это обусловлено тем, что данный дендрофильный вид с большой неохотой и только в случае крайне необходимости передвигается по земле на открытой местности, а преимущественно перемещается по кронам деревьев, избегая разреженных и молодых неморальных лесов [7, 9, 11, 14, 16, 31, 32].

Еще одним предиктором наличия сони в широколиственном старовозрастном лесу является структура ярусов лесного массива. Статистически значимым влиянием обладают все три яруса растительности (см. табл. 2). Наиболее выраженным влиянием обладает подлесок, в структуре

которого определяющим влиянием обладает присутствие и высокая относительная представленность лещины обыкновенной (см. рис. 3,б, табл. 2). Это можно объяснить тем, что в рационе полчка плоды лещины являются одним из основных видов корма, необходимых для активного нагуливания жира. Довольно часто полчки используют листья лещины для постройки временных или постоянных гнезд [1, 3]. Можно также отметить ассоциированность сони с наличием дуба и липы (табл. 2). Наряду с плодами лещины, желуди и липовые орешки входят в рацион сони-полчка, а урожайность данных пород деревьев напрямую влияет на размножение данного вида на периферии ареала [3]. Стоит упомянуть о том, что в качестве убежищ (временных или постоянных) полчок предпочитает использовать дупла в старых деревьях дуба и липы, а в кронах таких деревьев полчок устраивает свои наружные гнезда с применением листьев этих деревьев [33–35].

Полученные результаты соответствуют многочисленным работам других авторов, анализировавшим особенности распределения сони в других частях ареала [1, 9–11, 13–16, 33, 35, 36]. В частности, А. Э. Айрапетьянц (1983) отмечает, что в Молдавии участки, заселенные полчками, представляют собой высокоствольники с преобладанием дуба, бука, граба, ясеня и богатым подлеском из кизила, лещины, жимолости и боярышника. Из материалов И. М. Громова (1995) следует, что на большей части ареала вид особенно многочислен в дубово-буковых биотопах с примесью лещины и диких пород фруктовых деревьев. Это же подчеркивает П. А. Моррис (2003, 2010), говоря о том, что лиственные деревья, такие как дуб и бук, дают обильный урожай плодов, что обеспечивает нормальное существование сони.

В работах по изучению сони-полчка в Центральной Германии отмечается, что тип растительности лесов, где обитает зверек, представляет собой естественную смесь дуба, бука, липы, граба, клена и ясеня. Обязательно наличие хорошего подлеска с высоким разнообразием растительности, такой как лещина, бузина, боярышник, черника и ежевика [11, 13, 16, 36]. Исследования полчка, проведенные в Центральной Италии [14] и на острове Сицилия [15], свидетельствуют о том, что данный вид тяготеет к широколиственным и смешанным широколиственным дубравам, где преобладает дуб.

Полчок, вероятно, более других видов привязан в своем распространении к широколиственным и смешанно-широколиственным лесам, хотя в ряде районов он обнаруживает достаточную пластичность в выборе местообитаний.

Основное требование, предъявляемое зверьком к станции, заключается в разнообразии лиственных пород, наличии диких плодовых деревьев, ягодников, подчеркивает Айрапетянц (1983).

Это можно объяснить тем, что лиственные деревья, такие как дуб и липа, дают достаточную сомкнутость крон, необходимую для комфортного перемещения сонь, а также урожай желудей и липовых орешков, выступающих в качестве пищи, также благотворно влияет на существование полчка. Результаты проведенного нами статистического анализа подтверждают факт ассоциированности полчков с участками лесов, в которых присутствует обильный подлесок, состоящий из лещины, калины и черемухи. В. А. Вехник (2010) в рамках своей работы по изучению репродуктивной стратегии размножения сони-полчка исследовала образцы экскрементов и пришла к выводу, что основную массу проб составляли желуди и орехи, которые были основным кормом в течение всего активного сезона. Второстепенные виды кормов, такие как семена травянистых растений, мелкие членистоногие и плоды диких ягодников присутствовали в пробах только в виде небольших исключений, что говорит об их несущественной роли в питании.

В. А. Вехник (2010) также отмечает, что на периферии ареала распространения сони-полчка (на Жигулевской возвышенности) кормовая база довольно скудная. В оптимуме спектр кормов значительно шире. Исследования, проведенные в Германии [37], Испании [38], в Приднестровье [39] и на Кавказе [40–42] говорят о том, что в рацион сони входят яблоки, ежевика, бузина, листья пихты и сосны, грецкие орехи, каштаны, черешня, алыча, а также персики и груши. Вехник подчеркивает, что, вероятнее всего, меньшее разнообразие кормов ведет к уменьшению размеров тела полчков.

Сопоставляя полученные нами данные с похожим исследованием, проведенным в Италии [14], можно отметить как соответствие по ряду факторов, так и расхождения. И для сонь Центральной Италии, и для сонь Нижегородской области важным критерием существования является возраст леса и его «нетронутость». По данным итальянских ученых, сони встречались только в практически нетронутых лесах, в то время как в участках с активно ведущейся хозяйственной деятельностью и коротким циклом лесохозяйственного оборота (<18 лет) наличие сонь не зафиксировано. На территории Нижегородского региона полчок зафиксирован только в старовозрастных (<200 лет) первичных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах. Вероятнее всего, это связано с биологическими

особенностями дуба, в частности, его плодоношения. Для Центральной Италии было показано влияние площади лесного массива на присутствие в нем сони-полчка, в то время как в Нижегородской области площадь лесного участка значимым влиянием не обладает. Было показано, что благоприятными лесными участками для существования сонь в Центральной Италии являются участки с высокими деревьями и низкой плотностью стволов. В Нижегородской области в большинстве случаев сони предпочитают леса с большой плотностью деревьев. Итальянские ученые акцентируют внимание на том, что соня-полчок не реагирует на специфические сочетания деревьев, тогда как для полчка в Нижегородской области обязательным условием обитания является наличие дуба, липы и обильного подлеска из лещины. Нами была выявлена статистически значимая взаимосвязь травянистого яруса с наличием полчка, которая объясняется индикаторной значимостью этого яруса и его взаимосвязью с древесно-кустарниковой растительностью [43].

Заключение

Повсеместное сокращение площади широколиственных лесов зачастую приводит к сильной фрагментации, а в последствии и к потере местообитаний большинства специализированных видов, к которым, в частности, относится соня-полчок. Ареал данного вида, в том числе и на территории Нижегородской области, подвергается значительным изменениям в связи с антропогенной трансформацией его естественных условий обитания.

Первичные старовозрастные широколиственные леса обладают набором уникальных условий, необходимых для жизнедеятельности полчка. В частности, сложная структура и разнообразие микроместообитаний обеспечивают грызунам комфортное перемещение, естественные укрытия и благоприятные условия для строительства гнезд, а наличие обильно плодоносящих деревьев дуба, липы, кустов лещины и диких ягодников напрямую влияет на репродуктивную активность сонь.

Критически важным условием для выживания и устойчивого существования полчка в Нижегородской области является проведение природоохранных мероприятий, направленных на сохранение оставшихся фрагментов первичных старовозрастных широколиственных лесов, содержащих в себе набор специфических характеристик, играющих ключевую роль в поддержании стабильной популяции данного вида на северной границе ареала. Примером таких

мероприятий может служить выделение и изъятие из выборочных и сплошных рубок небольших участков леса, площадью 0,5–1,5 га, которые важны для поддержания биологического разнообразия, называемых «ключевыми местообитаниями» [44]. Данная практика достаточно широко применяется в бореальных лесах

Финляндии, Швеции и Норвегии, а также некоторых областях РФ [45]. Развитие сети ключевых местообитаний и разработка рекомендаций по их охране может быть крайне важным критерием для сохранения биоразнообразия фрагментированных неморальных лесов.

Список литературы

1. Айрапетьянц А. Э. Сони. Серия: Жизнь наших птиц и зверей. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. Вып. 5. 192 с.
2. Гептнер В. Г. Соня-полчок / под общ. ред. Б. М. Житкова. М. ; Л. : Внешпромиздат, 1932. 36 с.
3. Вехник В. А. Репродуктивная стратегия Сони-полчка (*Glis glis* L., 1766) на периферии ареала : дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2010. 145 с.
4. Вехник В. А. Соня-полчок (*Glis glis*, *Gliridae*, *Rodentia*) на периферии ареала: размеры тела и параметры жизненного цикла // Зоологический журнал. 2017. Т. 96, № 5. С. 569–580.
5. Вехник В. А. Сравнительный анализ биологии и экологии *Glis Glis* (*Gliridae*, *Rodentia*) в Жигулевском заповеднике (Россия) и за его пределами // *Nature Conservation Research*. Заповедная наука. 2020. Вып. 5 (1). С. 1–20.
6. Вехник В. А., Вехник В. П. Опыт исследований биологии полчка (*Glis glis*: *Gliridae*, *Rodentia*) с использованием искусственных гнездовий // *Nature Conservation Research*. Заповедная наука. 2018. Вып. 3 (3). С. 86–91.
7. Кривоногов Д. М., Щегольков А. В., Дмитриев А. И., Орлов В. Н. Фрагментация местообитаний двух видов сонь (*Gliridae*, *Rodentia*) и охрана биоразнообразия широколиственных лесов в Нижегородской области // Поволжский экологический журнал. 2019. № 2. С. 237–252.
8. Лисовский А. А., Стахеев В. В., Савельев А. П. [и др.]. Атлас распространения мелких млекопитающих европейской части России. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2025. 448 с.
9. Morris P. A. A review of research on British dormice (*Gliridae*) and the effect of increasing public and scientific awareness of these animals // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2003. Vol. 49 (Suppl. 1). P. 125–130.
10. Morris P. A., Morris M. J. A 13-year population study of the edible dormouse *Glis glis* in Britain // *Acta Theriologica*. 2010. № 55 (3). P. 279–288.
11. Worschech K. Dispersal movements of edible dormice *Glis glis* between small woods in a fragmented landscape in Thuringia (Germany) // *Peckiana*. 2012. Vol. 8. P. 173–179.
12. Juškaitis R. Abundance dynamics of Common dormouse (*Muscardinus avellanarius*), Fat dormouse (*Glis glis*) and Yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) derived from nestbox occupation // *Folia Theriologica Estonica*. 2000. Vol. 5. P. 42–50.
13. Schlund W., Scharfe F., Stauss M. J., Burkhardt J. F. Habitat fidelity and habitat utilization of an arboreal mammal (*Myoxus glis*) in two different forests // *Z. Säugetierkunde*. 1997. № 62. P. 158–171.
14. Capizzi D., Battistini M., Amori G. Effects of habitat fragmentation and forest management on the distribution of the edible dormouse *Glis glis* // *Acta Theriologica*. 2003. № 48 (3). P. 359–371.
15. Marteau M., Maurizio S. Habitat preferences of edible dormouse, *Glis glis italicus*: implications for the management of arboreal mammals in Mediterranean forests // *Folia Zool.* 2015. № 64 (2). P. 136–150.
16. Bieber C. Dispersal behaviour of the Edible Dormouse (*Myoxus glis* L.) in a fragmented landscape in Central Germany // *Hystrix-italian Journal of Mammalogy*. 1995. № 6 (1–2). P. 257–263.
17. Смирнова О. В., Чистякова А. А., Заугольнова Л. Б. [и др.]. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники : методические разработки для студентов биологических специальностей / под ред. О. В. Смирновой. Ч. I. М. : Изд-во «Прометей» МГПИ им. В. Л. Ленина, 1989. 102 с.
18. Красная книга Нижегородской области. Том 1. Животные. 2-е изд., перераб. и доп. Нижний Новгород : ДЕКОМ, 2014. 448 с.
19. Юрковская Т. К. Карта растительности // Национальный атлас почв Российской Федерации / гл. ред. чл.-корр. РАН С. А. Шоба. М. : Астрель, 2011. С. 46–47.
20. Бакка С. В., Киселева Н. Ю. Особо охраняемые природные территории Нижегородской области. Аннотированный перечень. Н. Новгород, 2008. 560 с.
21. Арташев О. Н., Башмаков Д. И., Безина О. В. [и др.]. Методы полевых экологических исследований : учеб. пособие / под ред. А. Б. Ручин [и др.]. Саранск : Изд-во Мордов. ун-та, 2014. 412 с.
22. Тиходеева М. Ю., Лебедева В. Х. Практическая геоботаника (анализ состава растительных сообществ) : учеб. пособие. СПб. : Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2015. 166 с.
23. Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология : учебник. СПб. : Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1997. 316 с.
24. Борисова М. А., Богачев В. В. Геоботаника : учеб. пособие. Ярославль : Яросл. гос. ун-т им. П. Г. Демидова, 2009. 160 с.
25. Лихачев Г. Н. Мышевидные грызуны и искусственные гнездовья для птиц // Зоол. журн. 1955. № 34 (2). С. 160–175

26. Krystufek B., Zavodnik M. Autumn population density of the edible dormouse (*Glis glis*) in the mixed montane forest of Central Slovenia over 33 years // *Acta Zool. Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2003. Vol. 49. P. 99–108.
27. Pilastro A., Marin G., Tavecchia G. Long living and reproduction skipping in the fat dormouse // *Ecology*. 2003. Vol. 84. P. 1784–1792.
28. Adamik P., Kral M. Climate- and resource-driven long-term changes in dormice populations negatively affect hole-nesting songbirds // *Journal of Zoology*. 2008. № 275. P. 209–215.
29. Lebl K., Bieber C., Adamik P. [et al.]. Survival rates in a small hibernator, the edible dormouse: a comparison across Europe // *Ecography Subject / ed. by Kai Norrdahl*. 2010. October. P. 1–10.
30. Firth D. Bias reduction of maximum likelihood estimates // *Biometrika*. 1993. № 80 (1). P. 27–38.
31. Büchner S. Dispersal of common dormice *Muscardinus avellanarius* in a habitat mosaic // *Acta Theriologica*. 2008. № 53. P. 259–262.
32. Negro M., Novara C., Bertolino S., Rolando A. Ski-pistes are ecological barriers to *Glis glis* and other forest small mammals // 8th Inter. Dormouse Conf. Abstract Book. Görlitz : DFG, 2011. P. 3–5.
33. Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб., 1995. 522 с.
34. Россолимо О. Л., Потапова Е. Г., Павлинов И. Я. [и др.]. Сони (Myoxidae) мировой фауны. М. : Изд-во Московского университета, 2001. 229 с.
35. Thompson H. V. The Edible Dormouse (*Glis glis* L.) in England, 1902–1951 // *Proc. Zool. Soc.* 1953. Vol. 122. P. 1017–1025.
36. Juškaitis R., Šiožinytė V. Habitat requirements of the common dormouse (*Muscardinus avellanarius*) and the fat dormouse (*Glis glis*) in mature mixed forest in Lithuania // *Ekológia (Bratislava)*. 2008. Vol. 27, № 2. P. 143–151.
37. Fietz J., Pflug M., Schlund W., Tataruch F. Influences of the feeding ecology on body mass and possible implications for reproduction in the edible dormouse (*Glis glis*) // *J. Comp. Physiol.* 2005. Vol. 175. P. 45–55.
38. Gigirey A., Rey J. M. Autumn diet of the fat dormouse in Galicia, Northwest Spain // *Acta Theriologica*. 1998. Vol. 43. P. 325–328.
39. Самарский А. С., Самарский С. Л. Некоторые вопросы экологии сони-полчка в условиях лесостепной Украины // *Экология*. 1980. № 1. С. 105.
40. Спангенберг Е. П. Соня-полчок // *Пушное дело*. 1929. № 10. С. 34–40.
41. Донауров С. С., Попов В. К., Хонякина З. П. Соня-полчок в районе Кавказского государственного заповедника // *Труды Кавказского государственного заповедника*. 1938. Вып. 1. С. 227–279.
42. Грекова В. Х. Особенности питания полчка в Северо-Западной части Кавказа // *Материалы IV научной конференции зоологов пед. институтов. Горький*, 1970. С. 83–84.
43. Аверкиев Д. С., Аверкиев В. Д. Определитель растений Горьковской области. Горький : Волго-Вятское книжн. изд-во, 1985. 320 с.
44. Hanski I. The shrinking world: Ecological consequences of habitat loss. Luhe : International Ecology Institute, 2005. 307 p.
45. Рай Е. А., Торхов С. В., Бурова Н. В. [и др.]. Ключевые биотопы лесных экосистем Архангельской области и рекомендации по их охране. Архангельск, 2008. 30 с.

References

1. Ayrapet'yants A.E. *Soni. Seriya: Zhizn' nashikh ptits i zverey = Dormice. Series: The life of our birds and animals*. Leningrad: Izd-vo Leningr. un-ta, 1983;(5):192. (In Russ.)
2. Geptner V.G. *Sonya-polchok = Dormouse*. Moscow; Leningrad: Vneshpromizdat, 1932:36. (In Russ.)
3. Vekhnik V.A. Reproductive strategy of the dormouse (*Glis glis* L., 1766) on the outskirts of its range: PhD dissertation. Tol'yatti, 2010:145. (In Russ.)
4. Vekhnik V.A. Dormouse (*Glis glis*, Gliridae, Rodentia) on the outskirts of its range: body size and life cycle parameters. *Zoologicheskij zhurnal = Zoological journal*. 2017;96(5):569–580. (In Russ.)
5. Vekhnik V.A. Comparative analysis of biology and ecology of *Glis glis* (Gliridae, Rodentia) in the Zhiguli Nature Reserve (Russia) and beyond. *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka = Nature Conservation Research*. 2020;(5):1–20. (In Russ.)
6. Vekhnik V.A., Vekhnik V.P. Experience in studying the biology of dormice (*Glis glis*: Gliridae, Rodentia) using artificial nests. *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka = Nature Conservation Research*. 2018;(3):86–91. (In Russ.)
7. Krivonogov D.M., Shchegol'kov A.V., Dmitriyev A.I., Orlov V.N. Habitat fragmentation of two species of snow leopards (Gliridae, Rodentia) and protection of biodiversity of broadleaf forests in the Nizhny Novgorod region. *Povolzhskiy ekologicheskij zhurnal = Volga Region Ecological Journal*. 2019;(2):237–252. (In Russ.)
8. Lisovskiy A.A., Stakheyev V.V., Savelyev A.P. et al. *Atlas rasprostraneniya melkikh mlekopitayushchikh yevropeyskoy chasti Rossii = Atlas of the distribution of small mammals in the European part of Russia*. Moscow: Tovari-shchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2025:448. (In Russ.)
9. Morris P.A. A review of research on British dormice (Gliridae) and the effect of increasing public and scientific awareness of these animals. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2003;49 (Suppl. 1):125–130.

10. Morris P.A., Morris M.J. A 13-year population study of the edible dormouse *Glis glis* in Britain. *Acta Theriologica*. 2010;(55):279–288.
11. Worschech K. Dispersal movements of edible dormice *Glis glis* between small woods in a fragmented landscape in Thuringia (Germany). *Peckiana*. 2012;8:173–179.
12. Juškaitis R. Abundance dynamics of Common dormouse (*Muscardinus avellanarius*), Fat dormouse (*Glis glis*) and Yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) derived from nestbox occupation. *Folia Theriologica Estonica*. 2000;5:42–50.
13. Schlund W., Scharfe F., Stauss M.J., Burkhardt J.F. Habitat fidelity and habitat utilization of an arboreal mammal (*Myoxus glis*) in two different forests. *Z. Säugetierkunde*. 1997;(62):158–171.
14. Capizzi D., Battistini M., Amori G. Effects of habitat fragmentation and forest management on the distribution of the edible dormouse *Glis glis*. *Acta Theriologica*. 2003;(48):359–371.
15. Marteau M., Maurizio S. Habitat preferences of edible dormouse, *Glis glis italicus*: implications for the management of arboreal mammals in Mediterranean forests. *Folia Zool.* 2015;(64):136–150.
16. Bieber S. Dispersal behaviour of the Edible Dormouse (*Myoxus glis* L.) in a fragmented landscape in Central Germany. *Hystrix-italian Journal of Mammalogy*. 1995;(6):257–263.
17. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugol'nova L.B. et al. *Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyaniy lesnykh ras-teniy. Derevy'a i kustarniki: metodicheskiye razrabotki dlya studentov biologicheskikh spetsial'nostey = Diagnoses and age-related keys for forest plants. Trees and shrubs: teaching materials for students majoring in biology*. Moscow: Izd-vo «Prometey» MGPI im. V.L. Lenina, 1989:102. (In Russ.)
18. *Krasnaya kniga Nizhegorodskoy oblasti. Tom 1. Zhivotnyye. 2-e izd., pererab. i dop. = Red data book of the Nizhny Novgorod Region. Volume 1. Animals. 2nd edition, revised and expanded*. Nizhniy Novgorod: DEKOM, 2014:448. (In Russ.)
19. Yurkovskaya T.K. Vegetation map. *Natsional'nyy atlas pochv Rossiyskoy Federatsii = National soil atlas of the Russian Federation*. Moscow: Astrel', 2011:46–47. (In Russ.)
20. Bakka S.V., Kiseleva N.Yu. *Osobo okhranyayemye prirodnnye territorii Nizhegorodskoy oblasti. Annotirovanny perechen' = Specially protected natural areas of the Nizhny Novgorod Region. Annotated list*. Nizhniy Novgorod, 2008:560. (In Russ.)
21. Artashev O.N., Bashmakov D.I., Bezina O.V. et al. *Metody polevykh ekologicheskikh issledovaniy: ucheb. posobiye = Methods of field environmental research: a textbook*. Saransk: Izd-vo Mordov. un-ta, 2014:412. (In Russ.)
22. Tikhodeyeva M.Yu., Lebedeva V.Kh. *Prakticheskaya geobotanika (analiz sostava rastitel'nykh soobshchestv): ucheb. posobiye = Practical geobotany (Analysis of the composition of plant communities): Textbook*. Saint Petersburg: Izd-vo S.-Peterb. un-ta, 2015:166. (In Russ.)
23. Ipatov V.S., Kirikova L.A. *Fitotsenologiya: uchebnik = Phytocenology: textbook*. Saint Petersburg: Izd-vo S.-Peterburg. un-ta, 1997:316. (In Russ.)
24. Borisova M.A., Bogachev V.V. *Geobotanika: ucheb. posobiye = Geobotany: a textbook*. Yaroslavl: Yarosl. gos. un-t im. P.G. Demidova, 2009:160. (In Russ.)
25. Likhachev G.N. Mouse-like rodents and artificial nests for birds. *Zool. zhurn. = Zoological journal*. 1955;(34):160–175. (In Russ.)
26. Krystufek V., Zavodnik M. Autumn population density of the edible dormouse (*Glis glis*) in the mixed montane forest of Central Slovenia over 33 years. *Acta Zool. Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2003;49:99–108.
27. Pilastro A., Marin G., Tavecchia G. Long living and reproduction skipping in the fat dormouse. *Ecology*. 2003;84:1784–1792.
28. Adamik P., Kral M. Climate- and resource-driven long-term changes in dormice populations negatively affect hole-nesting songbirds. *Journal of Zoology*. 2008;(275):209–215.
29. Lebl K., Bieber C., Adamik P. et al. Survival rates in a small hibernator, the edible dormouse: a comparison across Europe. *Ecography Subject*. 2010;October:1–10.
30. Firth D. Bias reduction of maximum likelihood estimates. *Biometrika*. 1993;(80):27–38.
31. Büchner S. Dispersal of common dormice *Muscardinus avellanarius* in a habitat mosaic. *Acta Theriologica*. 2008;(53):259–262.
32. Negro M., Novara C., Bertolino S., Rolando A. Ski-pistes are ecological barriers to *Glis glis* and other forest small mammals. *8th Inter. Dormouse Conf. Abstract Book*. Görlitz: DFG, 2011:3–5.
33. Gromov I.M., Yerbayeva M.A. *Mlekopitayushchiye fauny Rossii i sopredel'nykh territoriy. Zaytseobraznyye i gryzuny = Mammals of the fauna of Russia and adjacent territories. Lagomorphs and rodents*. Saint Petersburg, 1995:522. (In Russ.)
34. Rossolimo O.L., Potapova E.G., Pavlinov I.Ya. et al. *Soni (Myoxidae) mirovoy fauny = Dormice (Myoxidae) of the world fauna*. Moscow: Izd-vo Moskovskogo universiteta, 2001:229. (In Russ.)
35. Thompson H.V. The Edible Dormouse (*Glis glis* L.) in England, 1902–1951. *Proc. Zool. Soc.* 1953;122:1017–1025.
36. Juškaitis R., Šiožinytė V. Habitat requirements of the common dormouse (*Muscardinus avellanarius*) and the fat dormouse (*Glis glis*) in mature mixed forest in Lithuania. *Ekologija (Bratislava)*. 2008;27(2):143–151.
37. Fietz J., Pflug M., Schlund W., Tataruch F. Influences of the feeding ecology on body mass and possible implications for reproduction in the edible dormouse (*Glis glis*). *J. Somp. Physiol.* 2005;175:45–55.
38. Gigirey A., Rey J.M. Autumn diet of the fat dormouse in Galicia, Northwest Spain. *Acta Theriologica*. 1998;43:325–328.

39. Samarskiy A.S., Samarskiy S.L. Some issues of the ecology of the dormouse in the forest-steppe conditions of Ukraine. *Ekologiya = Ecology*. 1980;(1):105. (In Russ.)
40. Spangenberg E.P. Dormouse. *Pushnoye delo = Fur business*. 1929;(10):34–40. (In Russ.)
41. Donaurov S.S., Popov V.K., Khonyakina Z.P. Dormouse in the area of the Caucasian State Nature Reserve. *Trudy Kavkazskogo gosudarstvennogo zapovednika = Proceedings of the Caucasian State Nature Reserve*. 1938;(1): 227–279. (In Russ.)
42. Grekova V.Kh. Dietary characteristics of the dormouse in the Northwestern Caucasus. *Materialy IV nauchnoy konferentsii zoologov ped. institutov = Proceedings of the IV scientific conference of zoologists of pedagogical institutes*. Gorkiy, 1970:83–84. (In Russ.)
43. Averkiyev D.S., Averkiyev V.D. *Opredelitel' rasteniy Gor'kovskoy oblasti = A guide to plants of the Gorky region*. Gorkiy: Volgo-Vyatskoye knizhn. izd-vo, 1985:320. (In Russ.)
44. Hanski I. *The shrinking world: Ecological consequences of habitat loss*. Luhe: International Ecology Institute, 2005:307.
45. Ray E.A., Torkhov S.V., Burova N.V. et al. *Klyuchevyye biotopy lesnykh ekosistem Arkhangel'skoy oblasti i rekomendatsii po ikh okhrane = Key biotopes of forest ecosystems in the Arkhangelsk region and recommendations for their protection*. Arkhangelsk, 2008:30. (In Russ.)



УДК 59.084 DOI 10.21685/2500-0578-2025-3-4

ВЛИЯНИЕ ДИАМЕТРА МЕЗОКОСМА НА РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ С ДОЖДЕВЫМИ ЧЕРВЯМИ НА ПРИМЕРЕ *APORRECTODEA CALIGINOSA*

Р. Р. Романчук¹, В. Н. Руденко², Е. В. Голованова³

^{1,3} Научно-исследовательская лаборатория систематики и экологии беспозвоночных, ФГБОУ ВО «ОмГПУ», Омск, Россия

^{2,3} Омский государственный университет им. Ф. М. Достоевского, Омск, Россия

¹ r.romanchuk@omgpu.ru

Аннотация. Исследование влияния диаметра мезокосмов на популяционные показатели дождевых червей *Aporrectodea caliginosa* и свойства почв необходимо для стандартизации методов почвенно-экологических экспериментов. Цель работы – определение оптимального диаметра мезокосмов, обеспечивающего достоверные результаты при минимальных затратах. Эксперимент проводился в мезокосмах диаметром 10, 15 и 25 см, заполненных аллювиальными дерновыми почвами. Исследовали морфометрические показатели червей (длина, толщина, масса), популяционные параметры (выживаемость, продуктивность, биомасса), а также свойства почв (pH, содержание органического вещества). Статистический анализ выполняли с использованием ANOVA и теста Тьюки. Влияние диаметра мезокосма значимо только для морфометрических показателей, но не для популяционных. Кислотность и содержание органического вещества зависели от присутствия червей и горизонта почвы, но не от диаметра мезокосмов. В экспериментах с дождевыми червями необходимо учитывать диаметр мезокосма при исследованиях морфометрии особей.

Ключевые слова: пашенный червь, дерновые почвы, популяционные показатели, pH, органическое вещество почв, планирование эксперимента

Финансирование: финансирование работы осуществлялось в рамках гранта РФ №25-14-20073.

Для цитирования: Романчук Р. Р., Руденко В. Н., Голованова Е. В. Влияние диаметра мезокосма на результаты исследований с дождевыми червями на примере *Aporrectodea caliginosa* // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025. Vol. 10 (3). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-3-4>

THE EFFECT OF THE MESOCOSM DIAMETER ON THE RESULTS OF STUDIES WITH EARTHWORMS USING THE EXAMPLE OF *APORRECTODEA CALIGINOSA*

R.R. Romanchuk¹, V.N. Rudenko², E.V. Golovanova³

^{1,3} Research Laboratory of Systematics and Ecology of Invertebrates, Omsk State Pedagogical University, Omsk, Russia

^{2,3} Dostoevsky Omsk State University, Omsk, Russia

¹ r.romanchuk@omgpu.ru

Abstract. The study of the effect of mesocosm diameter on the population parameters of *Aporrectodea caliginosa* earthworms and soil properties is necessary for standardization of soil-ecological experiment methods. The aim of the work is to determine the optimal mesocosm diameter that provides reliable results at minimal cost. The experiment was conducted in mesocosms with a diameter of 10, 15 and 25 cm filled with alluvial sod soils. The morphometric parameters of worms (length, thickness, weight), population parameters (survival, productivity, biomass), and soil properties (pH, organic matter content) were studied. Statistical analysis was performed using ANOVA and Tukey's test. The effect of mesocosm diameter is significant only for morphometric parameters, but not for population ones. Acidity and organic matter content were dependent on the presence of earthworms and the soil horizon, but not on the mesocosm diameter. In experiments with earthworms, it is necessary to take into account the mesocosm diameter when studying the morphometry of individuals.

Keywords: arable worm, fluvisols, population indicators, pH, soil organic matter, experiment planning

Financing: the financing of the work was carried out within the framework of the Russian Science Foundation grant No. 25-14-20073.

For citation: Romanchuk R.R., Rudenko V.N., Golovanova E.V. The effect of the mesocosm diameter on the results of studies with earthworms using the example of *Aporrectodea caliginosa*. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025;10(3). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-3-4>

Введение

Проблема использования мезокосмов была поднята еще в 1984 г. Eugene P. Odum. Он акцентировал внимание на использовании мезокосмов в противовес спорам о правильности лабораторных или полевых экологических экспериментов [1]. Позднее была описана технология конструкции металлического мезокосма для изучения почвенных организмов, которая обеспечивала невозможность миграции особей наружу и извне [2]. Сейчас с помощью мезокосмов есть возможность не только изучать мезофауну, но и управлять ее сообществами и отбирать пробы, не нарушая ход эксперимента [3].

В экспериментах с дождевыми червями также стали использовать мезокосмы [4, 5]. До настоящего времени такой способ продолжают выбирать ученые по всему миру, предпочитая, однако трубы разных размеров. Как правило диаметр таких мезокосмов 15–30 см, а глубина варьируется от 40 до 100 см [6–10].

Глубина обитания дождевых червей зависит от экологических особенностей каждого конкретного вида [11], в то время как площадь их распределения мало изучена и, как правило, ограничена плотностью популяции. Так, по данным Gilbert J. Miito et al. [12], в одном кубометре почвы может обитать до 10 тысяч особей, в зависимости от региона и вида.

Поскольку глубина мезокосма четко ограничена слоем почвы, перед исследователями встает вопрос о минимальном диаметре мезокосма, который бы позволил получать валидные результаты. При этом будет возможным сократить материальные и физические затраты на подготовку и снятие экспериментов, тем самым повысив продуктивность рабочей группы. С другой стороны, ответ на этот вопрос дает возможность избежать ошибок при планировании и проведении эксперимента.

Aporrectodea caliginosa (Savigny, 1826) – один из самых распространенных видов в мире [13]. В азиатской части РФ до конца XX в. встречался преимущественно на окультуренных почвах вблизи населенных пунктов [14]. В настоящее время распространен на территории Западной Сибири также в естественных местообитаниях [15, 16]. *A. caliginosa* проявляет высокую экологическую пластичность и адаптируемость в агроэкосистемах, особенно к сельскохозяйственным практикам, таким как обработка почвы. Кроме того, вид способен выживать в почвах с низким содержанием органического вещества и влаги. *A. caliginosa* играет несколько ключевых экологических ролей, например, участвует в цикле питательных веществ, увеличивая поток азота и снижая соотношение C/N, а также

повышает доступность питательных веществ для растений и микроорганизмов [17].

Целью эксперимента является определение влияния диаметра мезокосмов для исследования дождевых червей.

Задачи исследования: проанализировать размеры и массу, сравнить популяционные показатели (вертикальное распределение, биомассу, выживаемость, продуктивность), определить воздействие на почву дождевых червей одного вида в мезокосмах с разным диаметром.

Материалы и методы

Эксперимент проводился на территории агростанции ОмГПУ [18] в период с 26 июня по 20 сентября 2024 г. Среднесуточная температура варьировалась от +10 °C (в сентябре) до +23 °C (в июле), количество дней с осадками – 19. Особенностью этого года стал продолжительный период с высоким уровнем грунтовых вод.

Отбор особей для эксперимента проводился на территории агростанции за неделю до начала эксперимента.

Для эксперимента были подготовлены мезокосмы глубиной 25 см с диаметрами 10, 15 и 25 см. Мезокосмы изготовлены из пластиковых труб без антибактериальной и противогрибковой обработки, заклеенных с двух сторон мельничным газом (№ 76) для предотвращения миграции дождевых червей. Использовали аллювиальные дерновые почвы [19] с надпойменной террасы в зеленомошном сосняке с. Чернолучье Омского района (55°18'17"N 73°03'19"E). Почвы закладывали в мезокосмы по горизонтам: дерн (A₁) мощностью 5 см, серый песок (B) – 10 см, светлый песок (C₁) – 10 см, в соответствии с их естественным расположением. Предварительно почву просеяли через сита с диаметром отверстия 0,4 см с целью дефаунизации. В качестве подстилки использовали мох *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt, выполняющий роль подстилки (горизонт O, мощностью 1 см) в том же лесу. Оптимальную влажность поддерживали путем добавления дистиллированной воды.

Схема эксперимента представлена на рис. 1. Мезокосмы помещали в пробуренные скважины, глубиной 25 см. Количество особей в мезокосме зависело от диаметра: 4, 6 и 12 особей по возрастанию соответственно (509, 339 и 224 особи/м²). Для эксперимента подбирали половозрелых особей с типичной массой (1,1 ± ± 0,3 г) и размерами. Массу червей измеряли на лабораторных весах, размеры подбирали визуально так, чтобы особи были схожи по длине (69 ± 26 мм) и толщине (4 ± 1 мм).

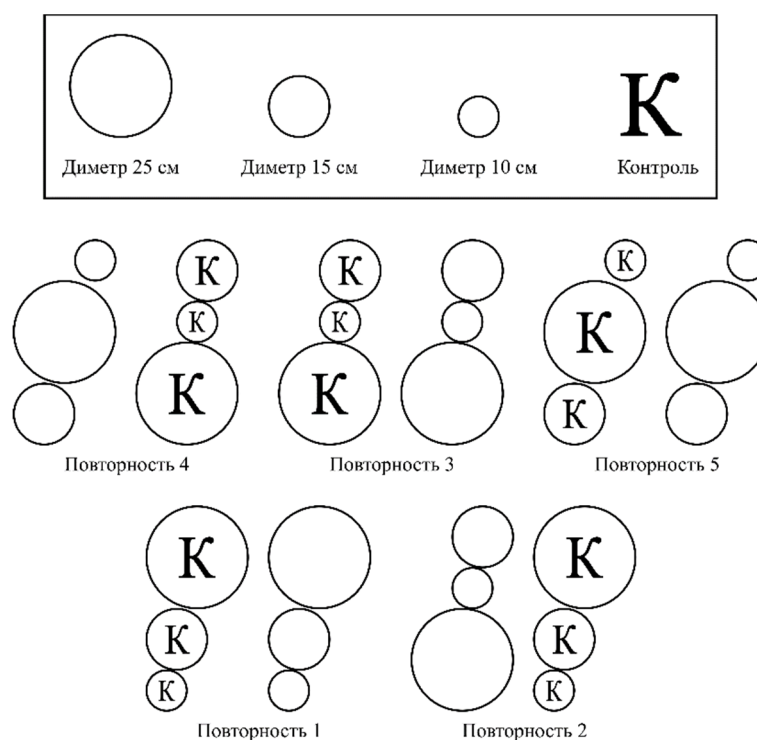


Рис. 1. Схема расположения мезокосмов

Fig. 1. The layout of the mesocosms

В качестве объекта исследования рассматривали влияние диаметра мезокосмов на показатели дождевых червей и характеристики почв, как среды их обитания. Для популяций определялась средняя масса и размеры особей, общая биомасса, выживаемость и продуктивность (отношение суммы коконов и неполовозрелых особей к числу половозрелых) популяций на мезокосм. В почвах измерялись pH водной вытяжки и содержание органического вещества (SOM) в каждом горизонте.

По завершении полевого эксперимента особи дождевых червей из каждого горизонта были отобраны и зафиксированы в спирте (97 %) без предварительной очистки кишечника, а также послойно из каждого мезокосма были отобраны пробы почв в тканевые мешочки.

В лабораторных условиях измеряли длину, толщину и массу дождевых червей, определили возрастные состояния по наличию пояска. Ширину измеряли с помощью электронного штангенциркуля в наиболее толстой части перед пояском. На лабораторном pH-метре «АНИОН 4100» определили pH водной вытяжки проб в соответствии с ГОСТ 26423-85 [20]. На фотометре «ЭКСПЕРТ-003» измерили содержание органического вещества (SOM, %) в соответствии с ГОСТ 26213-91 [21].

Нормальность распределения определяли по критериям Колмогорова – Смирнова и Шапиро – Уилка при уровне значимости $p = 0,05$. Зависимость показателей особей и популяций

и химических показателей почв от диаметра мезокосмов и горизонта почв была выявлена с помощью дисперсионного анализа (ANOVA), при наличии значимой зависимости применяли тест Тьюки для попарного сравнения. Для анализа корреляции между химическими показателями и биомассой и выживаемостью видов применяли тест ранговой корреляции Спирмена, так как анализируемые ряды суммируемых по каждому мезокосму данных значимо отличались от нормального распределения ($p < 0,05$). Статистическую обработку данных проводили в программе STATISTICA (2013).

Результаты и их обсуждение

Индивидуальные показатели червей

Результаты однофакторного дисперсионного анализа показали, что диаметр мезокосма оказывает статистически значимое влияние на длину ($p = 0,029$), толщину ($p = 0,016$) и массу ($p < 0,01$) особей, а также на их возрастное состояние ($p = 0,021$) (табл. 1). Тест Тьюки выявил значимые различия между диаметрами 15 и 25 см для длины ($p = 0,023$), толщины ($p = 0,016$), массы ($p = 0,006$) и возрастного состояния ($p = 0,027$), что отражено на рис. 2. Это позволяет предположить, что пространственные ограничения мезокосма могут влиять на рост и развитие червей, возможно, за счет изменения доступности ресурсов или плотности популяции.

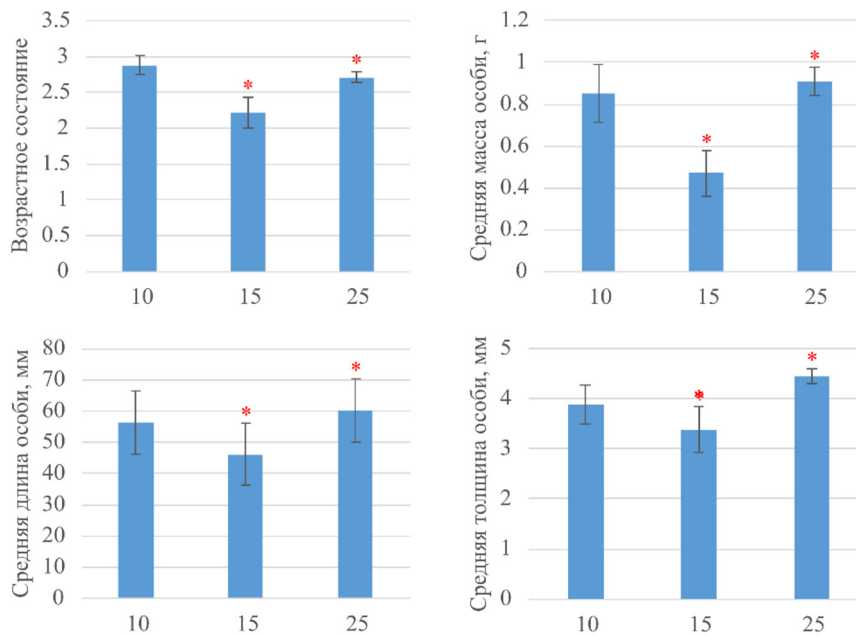


Рис. 2. Размеры и масса особей в зависимости от диаметра мезокосма (см): по оси абсцисс обозначен диаметр мезокосма, * – между столбцами существует значимое отличие по тесту Тьюки ($p < 0,05$); усами обозначена стандартная ошибка

Fig. 2. The size and weight of individuals depending on the diameter of the mesocosm (cm): the abscissa axis indicates the diameter of the mesocosm, * – there is a significant difference between the columns according to the Tukey's test ($p < 0.05$); the whiskers indicate the standard error

Горизонт почвы также оказал значимое влияние на морфометрические параметры: длину ($p = 0,03$), толщину ($p < 0,01$) и массу ($p < 0,01$), но не на возрастное состояние дождевого червя. В течение эксперимента большинство особей концентрировались в горизонте C_1 , а в горизонте В

преобладали половозрелые особи (табл. 1). Тест Тьюки выявил значимые различия горизонтов В и C_1 по сравнению с A_1 в отношении длины и толщины ($p < 0,001$), а также между В и A_1 по массе ($p = 0,02$), что отражено на рис. 3.

Таблица 1

Индивидуальные показатели дождевых червей по окончании эксперимента с разделением по горизонтам почвы

Table 1

Individual indices of earthworms at the end of the experiment with separation by soil horizons

Диаметр мезокосма, см	Горизонт почвы	Процент особей	Возрастное состояние ¹ Среднее $\pm$ Ст.ош.	Масса, г Среднее $\pm$ Ст.ош.	Длина, мм Среднее $\pm$ Ст.ош.	Толщина, мм Среднее $\pm$ Ст.ош.
10	О	0	—	—	—	—
10	A_1	0	—	—	—	—
10	В	12,5	3 ± 0	$0,6 \pm 0$	42 ± 0	4 ± 0
10	C_1	87,5	$2,8 \pm 0,1$	$0,9 \pm 0,16$	58 ± 7	$3,9 \pm 0,6$
15	О	5,6	2 ± 0	$0,02 \pm 0$	14 ± 0	$1,5 \pm 0$
15	A_1	0	—	—	—	—
15	В	1,1	$2,5 \pm 0,5$	$0,5 \pm 0,4$	27 ± 16	$3,5 \pm 2,5$
15	C_1	83,3	$2,2 \pm 0,2$	$0,5 \pm 0,1$	53 ± 6	$3,6 \pm 0,4$
25	О	4,8	3 ± 0	$1,3 \pm 0,4$	61 ± 7	$4,7 \pm 0,4$
25	A_1	4,8	2 ± 0	$0,027 \pm 0,003$	$16,2 \pm 0,6$	1 ± 0
25	В	33,9	$2,8 \pm 0,1$	$1,0 \pm 0,1$	62 ± 3	$4,6 \pm 0,2$
25	C_1	56,5	$2,7 \pm 0,1$	$0,88 \pm 0,08$	63 ± 1	$4,7 \pm 0,1$
Все группы			$2,63 \pm 0,08$	$0,81 \pm 0,06$	57 ± 2	$4,2 \pm 0,1$

Примечание: ¹ Для анализа возрастные состояния были приведены к цифровым обозначениям, где 1 – коконы, 2 – неполовозрелые особи, 3 – половозрелые особи.

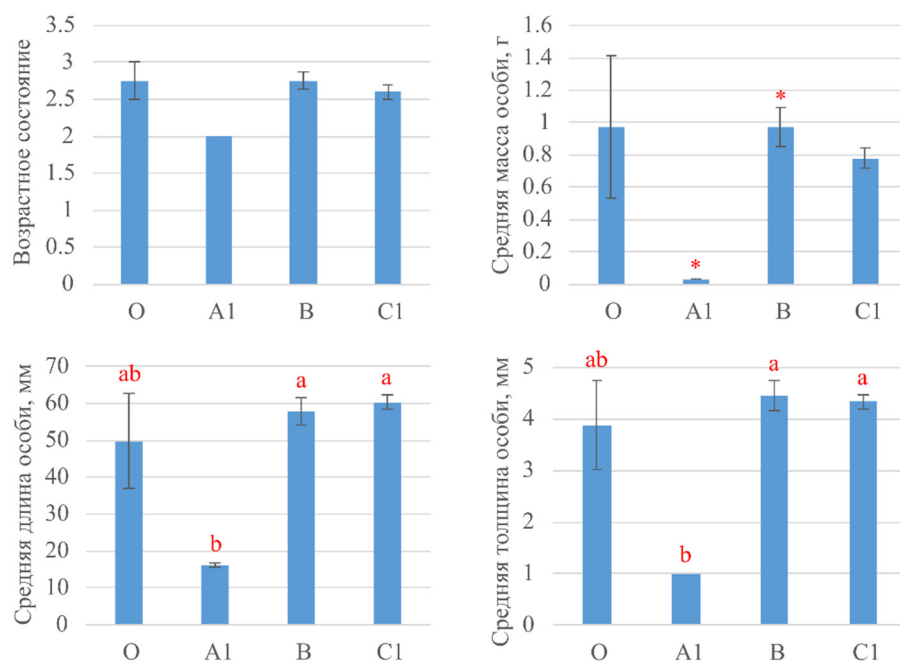


Рис. 3. Показатели особей в зависимости от почвенного горизонта: по оси абсцисс обозначены горизонты почвы; * – между столбцами существует значимое отличие по тесту Тьюки ($p < 0,05$); разными строчными буквами (a, b) над столбцами обозначены значимо отличающиеся группы; усами обозначена стандартная ошибка

Fig. 3. Individual indicators depending on the soil horizon: the abscissa axis indicates the soil horizons; * – there is a significant difference between the columns according to the Tukey's test ($p < 0.05$); different lowercase letters (a, b) above the columns indicate significantly different groups; whiskers indicate the standard error

Полученные результаты согласуются с исследованиями сезонной динамики распределения дождевых червей в почвенном профиле, указанными в литературных источниках. Например, в Англии черви с экстремальным повышением температуры мигрировали в более глубокие слои [22]. Аналогичные тенденции отмечены в Швеции и Австралии, где черви в теплый период уходят на глубину более 20 см [22]. Так может проявляться стратегия выживания особей в жаркий и засушливый периоды, более выраженная у активных половозрелых особей, чем у ювенильных.

Двухфакторный анализ подтвердил совместное влияние диаметра мезокосма и горизонта почвы на массу ($p = 0,004$), длину ($p < 0,001$) и толщину ($p < 0,001$) червей. Тест Тьюки выявил различия в возрастном состоянии в горизонте O при диаметрах 15 и 25 см ($p = 0,02$), а также в длине особей в горизонте B в тех же диаметрах ($p = 0,02$). Распределение дождевых червей по горизонтам в мезокосмах разного диаметра отражено в табл. 1.

Для половозрелых особей влияние горизонта почвы и диаметра мезокосма на размеры и массу оказалось незначимым, что может указывать на их меньшую чувствительность к условиям среды по сравнению с молодыми особями.

Исследование Е. В. Головановой и др. (2023) показало, что в мезокосмах диаметром 32 см черви распределяются преимущественно в слое 0–5 см, но встречаются и глубже (до 25 см) [10]. Наши данные подтверждают, что пространственные ограничения мезокосма влияют на распределение червей, однако в нашем эксперименте большее количество особей сосредоточилось в горизонте C1, что может быть связано с особенностями экспериментальных условий.

В работе по исследованию популяционных показателей *A. caliginosa* в системе почвенных ризотронов с сосновыми (горизонты Ap, Bh, Bs, C) и лиственными (горизонты A, B, C) породами (глубина 170 см) продемонстрировано, что вид при разных типах растительности меняет распределение по сезонам: зимой и весной особи проникают глубже (до 70 см в хвойных и до 40 см в лиственных почвах), тогда как летом и осенью концентрируются в верхних 30 см [23]. Это согласуется с предположением о том, что вертикальное распределение червей может быть стратегией выживания.

Более ранние исследования в южной Финляндии показали, что основная часть популяции располагается в верхних 8 см почвы, но особи встречаются до глубины в 30 см, тогда как ювенильные чаще встречаются на глубине до 15 см,

а наиболее массивные – 15–20 см [24]. В нашем эксперименте также отмечено, что половозрелые особи преобладали в среднем слое (горизонт В).

Популяционные показатели

По результатам эксперимента рассчитали изменение популяционных показателей дождевых червей при разных диаметрах мезокосмов (табл. 2). Дисперсионный анализ не выявил статистически значимого влияния диаметра мезокосма на изменение средней массы особей, сохранение биомассы, выживаемость и продуктивность популяции, что может быть связано с высокой вариабельностью данных.

На уровне тенденций наибольшая сохранность биомассы отмечена в мезокосмах

диаметром 25 см, тогда как в мезокосмах 10 и 15 см этот показатель был ниже. Аналогичная тенденция наблюдалась для средней массы половозрелых особей: в мезокосмах на 10 и 15 см биомасса популяции снизилась, тогда как при диаметре 25 см зафиксирован прирост массы. Выживаемость популяции также переменчива в зависимости от диаметра мезокосма: максимальные значения зарегистрированы при диаметре 25 см, тогда как в мезокосмах 15 и 10 см выживаемость составила около половины популяции. Для половозрелых особей различия между мезокосмами 10 и 15 см были менее выражены, в то время как при диаметре 25 см выживаемость оставалась высокой. Продуктивность популяции была максимальной в мезокосмах 15 см, умеренной при 25 см и минимальной при 10 см.

Таблица 2

Популяционные показатели по окончании эксперимента

Table 2

The population indicators at the end of the experiment

Диаметр мезокосма, см	Процент от исходной биомассы Среднее $\pm$ Ст.ош.	Процент от исходной массы половозрелых Среднее $\pm$ Ст.ош.	Выживаемость популяции, % Среднее $\pm$ Ст.ош.	Выживаемость половозрелых, % Среднее $\pm$ Ст.ош.	Продуктивность, % Среднее $\pm$ Ст.ош.
10	28 $\pm$ 15	46 $\pm$ 20	40 $\pm$ 17	35 $\pm$ 19	5 $\pm$ 0
15	28 $\pm$ 12	58 $\pm$ 24	60 $\pm$ 18	30 $\pm$ 13	30 $\pm$ 8
25	98 $\pm$ 33	110 $\pm$ 13	103 $\pm$ 36	85 $\pm$ 32	18 $\pm$ 8
Все группы	51 $\pm$ 15	71 $\pm$ 13	68 $\pm$ 15	50 $\pm$ 14	18 $\pm$ 5

В различных исследованиях ученых, несмотря на диаметр мезокосмосмов, сохранялась высокая выживаемость дождевых червей, и, как правило, это сопровождалось низкой исходной плотностью. Например, исследование P. Garamszegi et al. (2025) показало, что в микрокосмах диаметром 7 см при плотности посадки 122 особи/м² *A. caliginosa* демонстрировали 100 % выживаемости и увеличение биомассы [25]. В работе N. S. Eriksen-Hamel (2006) с мезокосмами диаметром 11 см также зафиксирована выживаемость 100 $\pm$ 20 % [26], а J. P. McDaniel et al. (2013) при диаметре 13 см (плотность 118 особей/м²), получил увеличение средней массы особей на 17,7 %, но снижение их количества на 10 % [27]. P. M. Fraser et al. (2003) в эксперименте с разной подкормкой наблюдал увеличение количества особей на 40–140 % при снижении биомассы на 40–50 % в мезокосмах 19 см (плотность 600 особей/м²) [28]. У J. Frazão et al. в мезокосмах с диаметром 19 см произошло снижение популяционных показателей в среднем на 20 % [29]. M. Rätty (2004) в имитации зимнего периода наблюдал снижение биомассы на 51 % и количества особей на 42 % при диаметре

мезокосма 32 см (плотности популяции 125 особей/м²) [30]. В работе Е. В. Головановой и др. (2023) при использовании в мезокосмов диаметром 32 см при исходной плотности 83 особей/м² выживаемость *A. caliginosa* составила 80 %, при этом к концу эксперимента ювенильных особей было в два раза больше, а коконов три раза меньше, чем изначально половозрелых особей [10]. В то же время К.-R. Laossi et al. (2011) зафиксировал выживаемость 20 % в мезокосмах диаметром 50 см (плотность 105 особей/м²) в долгосрочном (полтора года) эксперименте по влиянию червей на одноклеточные растения [8]. D. M. Costello (2008) использовал мезокосмы диаметром 37 см, и получил увеличение биомассы на 4,6 г/м² и увеличения доли *A. caliginosa* в трехвидовом сообществе на 10 % за 36 дней [31].

В России большую работу по изучению дождевых червей в мезокосмах провел А. В. Уваров (2017, 2021). В этом исследовании показано, что выживаемость и продуктивность дождевых червей в мезокосмах диаметром 20 см были выше при меньшей плотности популяции: 120 особей/м² против 600 особей/м², и в ряду 30–90 особей/м² [32, 33].

Можно предположить, что большее влияние на динамику популяции оказывают плотность дождевых червей при закладывании эксперимента, кормовая база и другие факторы, но не диаметр мезокосма.

Химические показатели почв

Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена органического вещества почв с популяционными показателями были значимы только при рассмотрении по отдельности выборок из мезокосмов с различным диаметром. Корреляция «процент от исходной массы для всех возрастных

состояний» и SOM составила $-0,90 \pm 0,01$, «процент от исходной массы половозрелых» и SOM – $-0,97 \pm 0,004$ при диаметре 10 см. Между pH почв и «процент от исходной массы половозрелых» – $-0,975 \pm 0,004$, pH и «выживаемость» – $-0,949 \pm 0,008$ при диаметре 15 см.

Кислотность почв в мезокосмах разного диаметра близка по значениям и составляет $6,30 \pm 0,05$. Содержание органического вещества в почвах также было близко при разном диаметре, в среднем $5,2 \pm 0,3$ %. Значения pH и органики почв в разных диаметрах мезокосмов по горизонтам в контроле и под воздействием дождевых червей представлены в табл. 3.

Таблица 3

pH и органическое вещество почв по окончании эксперимента

Table 3

pH and soil organic matter at the end of the experiment

Диаметр, см	Горизонт почвы	pH (Среднее $\pm$ Ст.ош.)		SOM, % (Среднее $\pm$ Ст.ош.)	
		А.с.	контроль	А.с.	контроль
10	A ₁	$5,98 \pm 0,07$	$5,93 \pm 0,17$	$7,1 \pm 2,1$	$7,9 \pm 1,2$
10	B	$6,04 \pm 0,05$	$6,15 \pm 0,04$	$5,0 \pm 0,4$	$5,6 \pm 0,5$
10	C ₁	$6,59 \pm 0,09$	$6,98 \pm 0,04$	$3,0 \pm 0,1$	$2,8 \pm 0,1$
15	A ₁	$5,93 \pm 0,14$	$5,81 \pm 0,06$	$4,6 \pm 0,8$	$7,4 \pm 1,2$
15	B	$6,06 \pm 0,06$	$6,44 \pm 0,18$	$5,7 \pm 0,3$	$4,4 \pm 1,3$
15	C ₁	$6,73 \pm 0,09$	$7,09 \pm 0,04$	$3,5 \pm 0,2$	$3,2 \pm 0,2$
25	A ₁	$5,99 \pm 0,04$	$5,95 \pm 0,07$	$6,0 \pm 1,1$	$10,8 \pm 1,1$
25	B	$5,92 \pm 0,02$	$6,06 \pm 0,16$	$5,3 \pm 0,4$	$5,9 \pm 1,0$
25	C ₁	$6,70 \pm 0,07$	$6,97 \pm 0,08$	$3,5 \pm 0,1$	$3,1 \pm 0,3$
10–25	A ₁	$5,97 \pm 0,05$	$5,90 \pm 0,05$	$5,8 \pm 0,7^{***}$	$8,8 \pm 0,8^{***}$
	B	$6,01 \pm 0,03^*$	$6,22 \pm 0,09^*$	$5,3 \pm 0,7$	$5,3 \pm 0,6$
	C ₁	$6,67 \pm 0,05^{***}$	$7,01 \pm 0,03^{***}$	$3,3 \pm 0,1$	$3,0 \pm 0,1$
Все группы		$6,22 \pm 0,06^{***}$	$6,38 \pm 0,08^{***}$	$4,8 \pm 0,3^*$	$5,6 \pm 0,8^*$

pH

Трехфакторный дисперсионный анализ показал, что значимо влияет на pH наличие дождевых червей ($p < 0,01$), горизонт отбора пробы ($p = 0$) и совместное влияние факторов: наличие особей и горизонт ($p < 0,01$). Значимого влияния диаметра мезокосмов на pH не отмечено. Результаты теста Тьюки отражены в табл. 3.

Полученные результаты согласуются с исследованиями других авторов, но и демонстрируют некоторые особенности.

В работе S. Garbuz et al. (2019) в шестимесячном эксперименте по взаимодействию *A. caliginosa* с биоуглем при использовании мезокосмов диаметром 15 см по 4 червя в каждом (226 особей/м²), измерения проводились в слоях 0–5 и 5–10 см. В верхнем слое в андозоле (вулканических почвах) pH почв в варианте с червями не отличался от pH в контроле (5,6), а в камбизоле (бурых лесных) отличался значимо (5,7 и 5,4 соответственно), в нижнем слое – значимо отличались значения в обоих типах почв (5,8–5,7,

6,0–5,5 соответственно) [34]. Это подтверждает наши данные о зависимости pH от горизонта почв и присутствия червей при диаметре мезокосма 15 см.

У K. Y. Chan (2004) при изучении увеличения продуктивности пастбищ на альфисолях (осолоделая почва) с использованием мезокосмов диаметром 30 см при низкой и высокой плотности *A. caliginosa* (в каждом мезокосме было 15 и 30 дождевых червей, соответственно 212 и 424 особей/м²) в течение вегетационного сезона установил, что в разных слоях pH зависит от присутствия червей, но не от плотности исходной популяции [36]. В нашем исследовании pH зависел и от горизонта, и от наличия дождевых червей.

Содержание органического вещества

Многофакторный анализ показал, что наличие особей в мезокосмах значимо влияет на органическое вещество почв ($p = 0,03$). Существует значимое влияние на органику горизонта

отбора пробы ($p = 0$) и совместное влияние наличия особей и горизонта ($p < 0,01$). Результаты теста Тьюки отражены в виде указания уровня значимости попарных различий между контролем и вариантом с *A. caliginosa* в табл. 3. Значимого влияния диаметра мезокосмов на SOM не отмечено.

В работе S. Garbuz et al. (2019) в верхнем слое андозолов (вулканических почв) в мезокосмах диаметром 15 см содержание органического углерода почв (SOC) в варианте с *A. caliginosa* (6,5 %) значимо отличалось от SOC в контроле (6,9 %), в камбизоле (бурых лесных) отличалось не значимо (3,26 и 3,35 % соответственно), а в нижнем слое значимо отличались значения SOM в обоих типах почв (6,5 и 6,9 %, 2,9 и 3,3 % соответственно) [34]. Это подтверждает наши результаты по взаимодействию факторов: горизонт и наличие червей.

Исследование Y. Qiu et al. (2025) с использованием феррисолей и *Pheretima guillelmi* (Michaelson, 1895) продемонстрировало сложную зависимость влияния червей на SOC от плотности популяции: при высокой плотности (64 особи/м²) SOC почти не изменилось, тогда как при средней плотности (32 особи/м²) увеличивалось на 31 %, а в контроле упало на 35 % [35]. В нашем эксперименте, проводившемся при больших плотностях популяции, подобной четкой зависимости выявлено не было, что может указывать на существование пороговой плотности популяции для проявления эффекта на содержание органики в почвах.

В исследовании влияния вида на поток CO₂ M. Šimek (2010) использовались трубы ПВХ диаметром 10 см в глинистом суглинке камбизоле, в каждой по 10 особей вида (100 особей/м²)

измерения проводили в слоях 0–2, 9–11 и 18–20 см, из которых только в верхнем было значимое отличие содержания органического углерода в контроле от варианта с червями (2,25 к 2,21 %) [37], что подтверждает наши результаты о значимом уменьшении органического вещества почв в верхнем слое.

Можно предположить, что большее влияние на изменение химии почв оказывает не размер мезокосма и изначальная плотность популяции, а жизнедеятельность самих организмов, тип почв и глубина обитания.

Заклучение

Проведенное исследование показало, что диаметр мезокосмов значимо влияет на размеры и массу дождевых червей, но не на популяционные показатели *A. caliginosa*. Кислотность (pH) и содержание органического вещества (SOM) значимо зависели от присутствия червей и горизонта почв, но не от диаметра мезокосмов.

Полученные результаты имеют важное значение для планирования экспериментов с почвенной мезофауной. Использование мезокосмов диаметром 25 см позволит получать более репрезентативные данные о влиянии факторов на морфометрические показатели, а для исследования популяционных показателей и химии почв можно проводить исследования в мезокосмах различного диаметра, отталкиваясь от исходного количества дождевых червей, типа почв и трудозатрат.

Результаты работы также подчеркивают необходимость учета вертикального разделения почвы при изучении воздействия дождевых червей на слои и горизонты.

Список литературы

1. Odum E. P. The Mesocosm // BioScience. 1984. Vol. 34, № 9. P. 558–562.
2. Bruckner A., Wright J., Kampichler C. [et al.]. A method of preparing mesocosms for assessing complex biotic processes in soils // Biol Fertl Soils. 1995. Vol. 19, № 2–3. P. 257–262.
3. Gibson K. S., Johnson N. C., Neher D. A., Antoninka A. J. A field mesocosm method for manipulation of soil mesofauna communities and repeated measurement of their ecological functions over months to years // Pedobiologia. 2025. Vol. 108. P. 151019.
4. Svendsen C., Weeks J. M. Low-Cost Field Mesocosm for Ecotoxicological Studies on Earthworms // Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology. 1997. Vol. 117, № 1. P. 31–40.
5. Hale C. M., Frelich L. E., Reich P. B., Pastor J. Exotic earthworm effects on hardwood forest floor, nutrient availability and native plants: a mesocosm study // Oecologia. 2008. Vol. 155, № 3. P. 509–518.
6. Ashwood F., Butt K. R., Doick K. J., Vanguelova E. I. Interactive effects of composted green waste and earthworm activity on tree growth and reclaimed soil quality: A mesocosm experiment // Applied Soil Ecology. 2017. Vol. 119. P. 226–233.
7. Ganault P., Nahmani J., Capowiez Y. [et al.]. Earthworms and plants can decrease soil greenhouse gas emissions by modulating soil moisture fluctuations and soil macroporosity in a mesocosm experiment // PLOS ONE. 2024. Vol. 19, № 2. P. e0289859.
8. Laossi K.-R., Noguera D. C., Decaens T., Barot S. The effects of earthworms on the demography of annual plant assemblages in a long-term mesocosm experiment // Pedobiologia. 2011. Vol. 54, № 2. P. 127–132.
9. Villenave C., Rabary B., Kichenin E. [et al.]. Earthworms and Plant Residues Modify Nematodes in Tropical Cropping Soils (Madagascar): A Mesocosm Experiment // Applied and Environmental Soil Science. 2010. Vol. 2010. P. 1–7.

10. Golovanova E. V., Kniazev S. Yu., Karaban K. [et al.]. First Short-Term Study of the Relationship between Native and Invasive Earthworms in the Zone of Soil Freezing in Western Siberia – Experiments in Mesocosms // Diversity. 2023. Vol. 15, № 2. P. 248.
11. Novak A. Biotopical distribution of earthworms of Lumbricidae family in Alma-Ata region // Vestnik of Ulyanovsk SAA. 2015. Vol. 32, № 4. P. 78–83.
12. Miito G. J., Alege F., Harrison J., Ndegwa P. Influence of earthworm population density on the performance of vermifiltration for treating liquid dairy manure /// J of Env Quality. 2024. Vol. 53, № 6. P. 1176–1187.
13. *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826) in GBIF Secretariat (2023). GBIF Backbone Taxonomy. URL: <https://www.gbif.org/species/2307759>
14. Всеволодова-Перель Т. С. Дождевые черви фауны России: Кадастр и определитель / отв. ред. Н. М. Чернова ; Рос. акад. наук, Ин-т лесоведения. М. : Наука, 1997. 98 с.
15. Голованова Е. В., Князев С. Ю., Бабий К. А., Цвирко Е. И. Распространение чужеродного вида дождевых червей *Aporrectodea caliginosa* в естественных местообитаниях Омской области // Познание и деятельность: от прошлого к настоящему : материалы II Всерос. междисциплинар. науч. конф. Омск, 2020. С. 299–302.
16. Golovanova E. V., Romanchuk R. R., Shcherbakov V. E. [et al.]. Distribution and Abundance of European Earthworm Species in Irtysh Forests // Russ J Ecol. 2024. Vol. 55, № 6. P. 548–561.
17. Bart S., Amossé J., Lowe C. N. [et al.]. *Aporrectodea caliginosa*, a relevant earthworm species for a posteriori pesticide risk assessment: current knowledge and recommendations for culture and experimental design // Environ Sci Pollut Res. 2018. Vol. 25, № 34. P. 33867–33881.
18. Golovanova E. V., Unru D. P., Babiy K. A. [et al.]. Can Earthworm Invasions from Rudny Altai (Kazakhstan) in the South of Western Siberia Change the Amount of Humus in Meadow Chernozem (Calcic Chernozem) Soils? // Biogenic – Abiogenic Interactions in Natural and Anthropogenic Systems 2022 / ed. by O. V. Frank-Kamenetskaya [et al.]. Cham : Springer International Publishing, 2023. P. 395–409.
19. Аветов Н. А., Александровский А. Л., Алябина И. О. [и др.]. Национальный атлас почв Российской Федерации. М. : Астрель, 2011. 632 с.
20. ГОСТ 26423-85. Почвы. Методы определения удельной электрической проводимости, pH и плотного остатка водной вытяжки. URL: <https://gostassistant.ru/doc/69595fb0-0f28-49b4-aeae-23efbc396a50>
21. ГОСТ 26213-91. Почвы. Методы определения органического вещества. URL: <https://gostassistant.ru/doc/2ac430cc-ab72-48d4-bdbc-8204a03b4ef0>
22. Edwards C. A., Arancon N. Q. Biology and Ecology of Earthworms. New York : Springer US, 2022.
23. Potvin L. R., Lilleskov E. A. Introduced earthworm species exhibited unique patterns of seasonal activity and vertical distribution, and *Lumbricus terrestris* burrows remained usable for at least 7 years in hardwood and pine stands // Biology and Fertility of Soils. 2017. Vol. 53, № 2. P. 187–198.
24. Pitkänen J., Nuutinen V. Distribution and abundance of burrows formed by *Lumbricus terrestris* L. and *Aporrectodea caliginosa* Sav. in the soil profile // Soil Biology and Biochemistry. 1997. № 3–4 (29). С. 463–467.
25. Garamszegi P., Calogiuri T., Hagens M. [et al.]. A density-based method to objectively quantify earthworm activity // Applied Soil Ecology. 2025. Vol. 206. P. 105771.
26. Eriksen-Hamel N. S., Whalen J. K. Growth rates of *Aporrectodea caliginosa* (Oligochaeta: Lumbricidae) as influenced by soil temperature and moisture in disturbed and undisturbed soil columns // Pedobiologia. 2006. Vol. 50, № 3. P. 207–215.
27. McDaniel J. P., Stromberger M. E., Barbarick K. A., Cranshaw W. Survival of *Aporrectodea caliginosa* and its effects on nutrient availability in biosolids amended soil // Applied Soil Ecology. 2013. Vol. 71. P. 1–6.
28. Fraser P. M., Beare M. H., Butler R. C. [et al.]. Interactions between earthworms (*Aporrectodea caliginosa*), plants and crop residues for restoring properties of a degraded arable soil // Pedobiologia. 2003. Vol. 47, № 5–6. P. 870–876.
29. Frazão J., De Goede R. G. M., Capowiez Y., Pulleman M. M. Soil structure formation and organic matter distribution as affected by earthworm species interactions and crop residue placement // Geoderma. 2019. Vol. 338. P. 453–463.
30. Rätty M. Growth of *Lumbricus terrestris* and *Aporrectodea caliginosa* in an acid forest soil, and their effects on enchytraeid populations and soil properties // Pedobiologia. 2004. Vol. 48, № 4. P. 321–328.
31. Costello D. M., Lamberti G. A. Non-native earthworms in riparian soils increase nitrogen flux into adjacent aquatic ecosystems // Oecologia. 2008. Vol. 158, № 3. P. 499–510.
32. Uvarov A. V. Density-dependent responses in some common lumbricid species // Pedobiologia. 2017. Vol. 61. P. 1–8.
33. Uvarov A. V. The Overwinter Survival of three Earthworm Species in Mono- and Multispecific Assemblages // Biology Bulletin. 2021. Vol. 48, № 6. P. 821–828.
34. Garbuz S., Camps-Arbestain M., Mackay A. [et al.]. The interactions between biochar and earthworms, and their influence on soil properties and clover growth: A 6-month mesocosm experiment // Applied Soil Ecology. 2019. P. 103402.
35. Qiu Y., Tang R., Liu Y. [et al.]. Field experiment reveals varied earthworm densities boost soil organic carbon more than they increase carbon dioxide emissions // Geoderma. 2025. Vol. 456. P. 117251.
36. Chan K. Y., Baker G. H., Conyers M. K. [et al.]. Complementary ability of three European earthworms (*Lumbricidae*) to bury lime and increase pasture production in acidic soils of south-eastern Australia // Applied Soil Ecology. 2004. Vol. 26, № 3. P. 257–271.
37. Šimek M., Pižl V. Soil CO₂ flux affected by *Aporrectodea caliginosa* earthworms // Open Life Sciences. 2010. Vol. 5, № 3. P. 364–370.

References

1. Odum E.P. The Mesocosm. *BioScience*. 1984;34(9):558–562.
2. Bruckner A., Wright J., Kampichler C. et al. A method of preparing mesocosms for assessing complex biotic processes in soils. *Biol Fertil Soils*. 1995;19(2–3):257–262.
3. Gibson K.S., Johnson N.C., Neher D.A., Antoninka A.J. A field mesocosm method for manipulation of soil mesofauna communities and repeated measurement of their ecological functions over months to years. *Pedobiologia*. 2025;108:151019.
4. Svendsen C., Weeks J.M. Low-Cost Field Mesocosm for Ecotoxicological Studies on Earthworms. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology*. 1997;117(1):31–40.
5. Hale C.M., Frelich L.E., Reich P.B., Pastor J. Exotic earthworm effects on hardwood forest floor, nutrient availability and native plants: a mesocosm study. *Oecologia*. 2008;155(3):509–518.
6. Ashwood F., Butt K.R., Doick K.J., Vanguelova E.I. Interactive effects of composted green waste and earthworm activity on tree growth and reclaimed soil quality: A mesocosm experiment. *Applied Soil Ecology*. 2017;119:226–233.
7. Ganault P., Nahmani J., Capowiez Y. et al. Earthworms and plants can decrease soil greenhouse gas emissions by modulating soil moisture fluctuations and soil macroporosity in a mesocosm experiment. *PLOS ONE*. 2024;19(2):e0289859.
8. Laossi K.-R., Noguera D.C., Decaens T., Barot S. The effects of earthworms on the demography of annual plant assemblages in a long-term mesocosm experiment. *Pedobiologia*. 2011;54(2):127–132.
9. Villenave C., Rabary B., Kichenin E. et al. Earthworms and Plant Residues Modify Nematodes in Tropical Cropping Soils (Madagascar): A Mesocosm Experiment. *Applied and Environmental Soil Science*. 2010;2010:1–7.
10. Golovanova E.V., Kniazhev S.Yu., Karaban K. et al. First Short-Term Study of the Relationship between Native and Invasive Earthworms in the Zone of Soil Freezing in Western Siberia – Experiments in Mesocosms. *Diversity*. 2023;15(2):248.
11. Novak A. Biotopical distribution of earthworms of Lumbricidae family in Alma-Ata region. *Vestnik of Ulyanovsk SAA*. 2015;32(4):78–83.
12. Miito G.J., Alege F., Harrison J., Ndegwa P. Influence of earthworm population density on the performance of vermifiltration for treating liquid dairy manure. *J of Env Quality*. 2024;53(6):1176–1187.
13. *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826) in GBIF Secretariat (2023). *GBIF Backbone Taxonomy*. Available at: <https://www.gbif.org/species/2307759>
14. Vsevolodova-Perel' T.S. *Dozhdevyye chervi fauny Rossii: Kadastr i opredelitel' = Earthworms of the Russian fauna: Cadastre and identification guide*. Moscow: Nauka, 1997:98. (In Russ.)
15. Golovanova E.V., Knyazev S.Yu., Babiy K.A., Tsvirko E.I. Spread of the alien species of earthworms *Aporrectodea salygina* in natural habitats of the Omsk region. *Poznaniye i deyatel'nost': ot proshlogo k nastoyashchemu: materialy II Vseros. mezhdistsipl. nauch. konf. = Cognition and activity: from past to present: proceedings of the All-Russian interdisciplinary scientific conference*. Omsk, 2020:299–302. (In Russ.)
16. Golovanova E.V., Romanchuk R.R., Shcherbakov V.E. et al. Distribution and Abundance of European Earthworm Species in Irtysh Forests. *Russ J Ecol*. 2024;55(6):548–561.
17. Bart S., Amossé J., Lowe C.N. et al. *Aporrectodea caliginosa*, a relevant earthworm species for a posteriori pesticide risk assessment: current knowledge and recommendations for culture and experimental design. *Environ Sci Pollut Res*. 2018;25(34):33867–33881.
18. Golovanova E.V., Unru D.P., Babiy K.A. et al. Can Earthworm Invasions from Rudny Altai (Kazakhstan) in the South of Western Siberia Change the Amount of Humus in Meadow Chernozem (Calcic Chernozem) Soils? *Bio-genic – Abiogenic Interactions in Natural and Anthropogenic Systems 2022*. Cham: Springer International Publishing, 2023:395–409.
19. Avetov N.A., Aleksandrovskiy A.L., Alyabina I.O. et al. *Natsional'nyy atlas pochv Rossiyskoy Federatsii = National Soil Atlas of the Russian Federation*. Moscow: Astrel', 2011:632. (In Russ.)
20. GOST 26423-85. *Pochvy. Metody opredeleniya udel'noy elektricheskoy provodimosti, rN i plotnogo ostatka vodnoy vytyazhki = Soils. Methods for determining specific electrical conductivity, pH, and solid residue of aqueous extracts*. (In Russ.). Available at: <https://gostassistant.ru/doc/69595fb0-0f28-49b4-aeae-23efbc396a50>
21. GOST 26213-91. *Pochvy. Metody opredeleniya organicheskogo veshchestva = Soils. Methods for determining organic matter*. (In Russ.). Available at: <https://gostassistant.ru/doc/2ac430cc-ab72-48d4-bdbc-8204a03b4ef0>
22. Edwards C.A., Arancon N.Q. *Biology and Ecology of Earthworms*. New York: Springer US, 2022.
23. Potvin L.R., Lilleskov E.A. Introduced earthworm species exhibited unique patterns of seasonal activity and vertical distribution, and *Lumbricus terrestris* burrows remained usable for at least 7 years in hardwood and pine stands. *Biology and Fertility of Soils*. 2017;53(2):187–198.
24. Pitkänen J., Nuutinen V. Distribution and abundance of burrows formed by *Lumbricus terrestris* L. and *Aporrectodea caliginosa* Sav. in the soil profile. *Soil Biology and Biochemistry*. 1997;(3–4):463–467.
25. Garamszegi P., Calogiuri T., Hagens M. et al. A density-based method to objectively quantify earthworm activity. *Applied Soil Ecology*. 2025;206:105771.
26. Eriksen-Hamel N.S., Whalen J.K. Growth rates of *Aporrectodea caliginosa* (Oligochaeta: Lumbricidae) as influenced by soil temperature and moisture in disturbed and undisturbed soil columns. *Pedobiologia*. 2006;50(3):207–215.

27. McDaniel J.P., Stromberger M.E., Barbarick K.A., Cranshaw W. Survival of *Aporrectodea caliginosa* and its effects on nutrient availability in biosolids amended soil. *Applied Soil Ecology*. 2013;71:1–6.
28. Fraser P.M., Beare M.H., Butler R.C. et al. Interactions between earthworms (*Aporrectodea caliginosa*), plants and crop residues for restoring properties of a degraded arable soil. *Pedobiologia*. 2003;47(5–6):870–876.
29. Frazão J., De Goede R.G.M., Capowiez Y., Pulleman M.M. Soil structure formation and organic matter distribution as affected by earthworm species interactions and crop residue placement. *Geoderma*. 2019;338:453–463.
30. Rätty M. Growth of *Lumbricus terrestris* and *Aporrectodea caliginosa* in an acid forest soil, and their effects on enchytraeid populations and soil properties. *Pedobiologia*. 2004;48(4):321–328.
31. Costello D.M., Lamberti G.A. Non-native earthworms in riparian soils increase nitrogen flux into adjacent aquatic ecosystems. *Oecologia*. 2008;158(3):499–510.
32. Uvarov A.V. Density-dependent responses in some common lumbricid species. *Pedobiologia*. 2017;61:1–8.
33. Uvarov A.V. The Overwinter Survival of three Earthworm Species in Mono- and Multispecific Assemblages. *Biology Bulletin*. 2021;48(6):821–828.
34. Garbuz S., Camps-Arbestain M., Mackay A. et al. The interactions between biochar and earthworms, and their influence on soil properties and clover growth: A 6-month mesocosm experiment. *Applied Soil Ecology*. 2019:103402.
35. Qiu Y., Tang R., Liu Y. et al. Field experiment reveals varied earthworm densities boost soil organic carbon more than they increase carbon dioxide emissions. *Geoderma*. 2025;456:117251.
36. Chan K.Y., Baker G.H., Conyers M.K. et al. Complementary ability of three European earthworms (Lumbricidae) to bury lime and increase pasture production in acidic soils of south-eastern Australia. *Applied Soil Ecology*. 2004;26(3):257–271.
37. Šimek M., Pižl V. Soil CO₂ flux affected by *Aporrectodea caliginosa* earthworms. *Open Life Sciences*. 2010;5(3):364–370.

УДК 594.3

DOI 10.21685/2500-0578-2025-3-5

БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МОЛЛЮСКОВ В БАСЕЙНЕ РЕКИ СУРЫ НИЖЕ ГОРОДА ПЕНЗЫ

Т. Г. Стойко¹, Е. А. Лобачев², Е. В. Комарова³, А. А. Комаров⁴^{1, 3, 4} Пензенский государственный университет, Пенза, Россия² Мордовский государственный заповедник им. П. Г. Смидовича, Пушта, Республика Мордовия, Россия¹ tgstojko@mail.ru

Аннотация. Для разработки научно обоснованных подходов к устойчивому управлению водными ресурсами необходимо изучение структурных компонентов водных сообществ, в том числе моллюсков. Цель работы – исследование малакофауны бассейна р. Суры ниже г. Пензы с анализом пространственного распределения видов в зависимости от типа водоема. Пробы моллюсков отбирали в разнотипных водоемах: русле Суры (11 станций), притоках (4) и старицах (7). Сбор проводили вручную с грунта, растительности и с помощью водного сачка с фиксацией географических координат. Выявлено 38 видов из 10 семейств. Наибольшее разнообразие отмечено в семействах: Lymnaeidae – 8, Planorbidae – 8, Sphaeriidae – 6 и Unionidae – 5. Установлены предпочтения видов к конкретным биотопам: рекам, притокам или старицам. Вблизи населенных пунктов отмечен инвазионный вид *Ph. acuta*. Обнаружены как эврибионтные виды, так и стенобионтные (*S. saridalensis*, *Pl. planorbis* – стоячие водоемы; *R. auricularia* – участки с замедленным течением). Наличие инвазионного вида *Ph. acuta* свидетельствует об антропогенном влиянии на экосистему реки.

Ключевые слова: моллюски, Сура, притоки, старичные водоемы, Пенза

Финансирование: исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-14-00026-П.

Для цитирования: Стойко Т. Г., Лобачев Е. А., Комарова Е. В., Комаров А. А. Биотопическое распределение моллюсков в бассейне реки Суры ниже города Пензы // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025. Vol. 10 (3). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-3-5>

BIOTOPIC DISTRIBUTION OF MOLLUSKS IN THE SURA RIVER BASIN BELOW THE CITY OF PENZA

T.G. Stojko¹, E.A. Lobachev², E.V. Komarova³, A.A. Komarov⁴^{1, 3, 4} Penza State University, Penza, Russia² P.G. Smidovich Mordovia State Nature Reserve, Pushta, Republic of Mordovia, Russia¹ tgstojko@mail.ru

Abstract. For the development of scientifically sound approaches to the sustainable management of water resources, it is necessary to study the structural components of aquatic communities, including mollusks. The aim of this work is to study the malacofauna of the Sura River basin downstream of the city of Penza, with an analysis of the spatial distribution of species depending on the type of water body. Samples of mollusks were collected in various types of water bodies: the channel of the Sura River (11 stations), its tributaries (4), and oxbow lakes (7). The collection was carried out manually from the substrate, vegetation, and using a hydrobiological net, with the geographical coordinates recorded. A total of 38 species from 10 families were identified. The greatest diversity was noted in the families: Lymnaeidae – 8, Planorbidae – 8, Sphaeriidae – 6, and Unionidae – 5. Species preferences for specific biotopes were established: rivers, tributaries, or oxbow lakes. The invasive species *Ph. acuta* was recorded near populated areas. Both eurybiontic and stenotopic species were discovered (e.g., *S. saridalensis* and *Pl. planorbis* – stagnant water bodies; *R. auricularia* – areas with slow water flow). The presence of the invasive species *Ph. acuta* indicates anthropogenic influence on the river ecosystem.

Keywords: mollusks, Sura River, tributaries, oxbow lake, Penza

Financing: this research was funded by Russian Science Foundation, grant number 22-14-00026-П.

For citation: Stojko T.G., Lobachev E.A., Komarova E.V., Komarov A.A. Biotopic distribution of mollusks in the Sura river basin below the city of Penza. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025;10(3). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-3-5>

Введение

Река Сура, являющаяся крупнейшим правым притоком Волги, играет ключевую роль в формировании водных экосистем Пензенской области. Ее уникальная озерно-речная система включает три общие категории режимов речного стока: постоянный (с течением на протяжении всего года), прерывистый (пересыхающие в засушливые сезоны) и эфемерный (кратковременное течение только после дождей или таяния снега). Разветвленная сеть пойменных водоемов, стариц и притоков поддерживает высокий уровень биологического разнообразия и служит важнейшим резервуаром рыбных ресурсов региона [1]. Гидрологическая изменчивость в таких системах часто бывает экстремальной и оказывает сильное влияние на бентосные сообщества [2, 3]. Установлено, что с увеличением стабильности водоема происходит снижение биологической временной гетерогенности и увеличение пространственной [4, 5]. Подобные озерно-речные системы представляют особый интерес для экологических исследований, поскольку выступают модельными объектами для изучения механизмов саморегуляции этих экосистем, играют ключевую роль в поддержании биоразнообразия и одновременно крайне уязвимы к экстремальным изменениям [6].

Хотя исследованию речных экосистем посвящено много работ, до конца не ясно, сохраняется ли единая система экологических детерминант для различных типов водных экосистем. Получение ответа на этот вопрос имеет принципиальное значение для разработки научно обоснованных подходов к устойчивому управлению водными ресурсами. В этой связи необходимо изучение структурных компонентов водных сообществ, в том числе моллюсков – одной из наиболее значимых групп бентосных организмов.

Брюхоногие (Gastropoda) и двустворчатые (Bivalvia) моллюски доминируют в донных сообществах континентальных водоемов по численности и биомассе, выполняя важные экологические функции [7]. Однако, несмотря на их существенную роль в пресноводных экосистемах, малакофауна бассейна р. Суры остается изученной фрагментарно, особенно в сравнении с другими регионами Среднего Поволжья. При этом разнообразие природных условий и типов водоемов в Сурском бассейне создает уникальные возможности для исследования закономерностей пространственного распределения моллюсков.

Цель настоящего исследования – изучить малакофауну бассейна р. Суры ниже г. Пензы в Пензенской области, уделив особое внимание анализу пространственного распределения видов в зависимости от типа водоема.

Материалы и методы

Пробы моллюсков отбирали по течению р. Суры ниже г. Пензы у следующих населенных пунктов: с. Ухтинка (1), с. Бессоновка (2), с. Грабово (4), с. Вазерки (5), п. Лунино (7), с. Луговое (14) (рис. 1). Несколько станций расположено в притоках первого порядка, реках Шукша (8), Кутля (11), Ломовка (12), Пелетьма (13). Материал собран также в старичных водоемах: на левом берегу р. Суры у с. Грабово (3); в пруду Синорово (6) и старицах р. Суры (9) вблизи п. Шукша, с. Сандерки (10) и с. Луговое (15) (табл. 1). В работе проанализированы пробы, скопившиеся в 2024–2025 гг., а также из более ранних сборов: р. Сура (2001–2002 гг., 2021 г.) у п. Бессоновка; р. Сура у с. Грабово; р. Сура и старичные озера у с. Луговое (2001) [8]; р. Шукша у п. Лунино (2015).

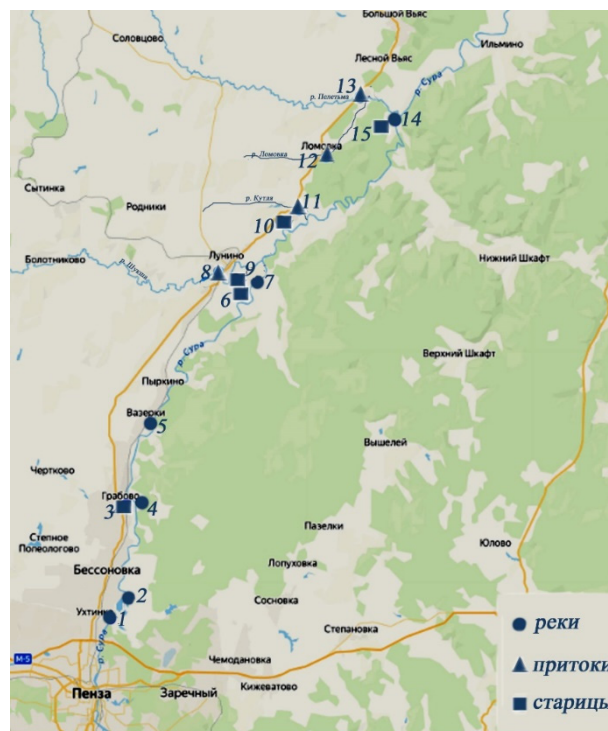


Рис. 1. Станции взятия проб моллюсков в пойме р. Суры: р. Сура (1, 2, 4, 5, 7, 14), притоки первого порядка (8, 11, 12, 13), старицы (3, 9, 10, 15), пруд Синорово (6)

Fig. 1. Location of shellfish sampling stations in the Sura River floodplain. Numbers correspond to: Sura River (1, 2, 4, 5, 7, 14), first-order tributaries (8, 11, 12, 13), oxbow lakes (3, 9, 10, 15), and Sinorovo Pond (6)

Таблица 1

Места сборов материала в 2001–2025 гг. (номера станций, как на рис. 1)

Table 1

2001–2025 sampling locations (station numbers see Fig. 1)

Станции	Регион и пункт отбора пробы	Биотоп	Координаты
1	Бессоновский р-н, п. Ухтинка	р. Сура	53.2702°N, 45.0434°E
2	Бессоновский р-н, 2 км SE п. Бессоновка	р. Сура	53.2819°N, 45.0652°E
2	Бессоновский р-н, п. Бессоновка	р. Сура	53.2884°N, 45.0656°E
2	Бессоновский р-н, п. Бессоновка	р. Сура, карьер	53.2890°N, 45.0704°E
2	Бессоновский р-н, п. Бессоновка	р. Сура	53.2899°N, 45.0666°E
2	Бессоновский р-н, п. Бессоновка	р. Сура	53.3351°N, 45.0738°E 53.3246°N, 45.0755°E
3	Бессоновский р-н, 3 км E от п. Грабово	старица	53.3731°N, 45.1112°E
4	Бессоновский р-н, п. Грабово	р. Сура	53.3765°N, 45.0755°E
5	Бессоновский р-н, с. Вазерки	р. Сура	53.4573°N, 45.1206°E
6	Лунинский р-н, с. Синорово	пр. Синорово	53.5542°N, 45.2092°E
7	Лунинский р-н, п. Лунино	р. Сура	53.5703°N, 45.2645°E
8	Лунинский р-н, п. Лунино	р. Шукша	53.5760°N, 45.1976°E
9	Лунинский р-н, п. Шукша	старица	53.5546°N, 45.2408°E
10	Лунинский р-н, с. Сандерки	старица	53.6167°N, 45.2835°E
10	Лунинский р-н, с. Сандерки	старица	53.6227°N, 45.2977°E
10	Лунинский р-н, с. Сандерки	старица	53.6237°N, 45.2993°E
11	Лунинский р-н, 1 км SE с. Старая Кутля	р. Сура, карьер	53.6316°N, 45.3495°E
11	Лунинский р-н, с. Старая Кутля	р. Кутля	53.6437°N, 45.3349°E
12	Лунинский р-н, с. Ломовка	р. Ломовка	53.6965°N, 45.3780°E
13	Лунинский р-н, с. Казачья Пелетьма	р. Пелетьма	53.7437°N, 45.4282°E
14	Лунинский р-н, п. Луговой	р. Сура	53.7249°N, 45.4979°E
15	Лунинский р-н, п. Луговой	оз. Долгое и Черное	53.7321°N, 45.4711°E

Сбор моллюсков проводили вручную с грунта (на мелководьях), с поверхности водных и околоводных растений и камней, а также с применением водного сачка [9]. В каждой точке сбора одновременно отбиралось по 2–3 пробы, объединяемых в одну. Во время взятия проб по GPS-навигатору учитывали географическое положение. Фото сделаны с помощью мобильного телефона «Нопог Х8а».

Камеральную обработку проб выполняли в лаборатории кафедры зоологии и экологии Пензенского государственного университета. Определение видовой принадлежности моллюсков проводили по признакам раковины и особенностям строения мягкого тела с использованием книг [10–17]. Таксономические названия видов приведены в согласии с базой данных [18, 19]. В названиях видов семейства Unionidae учтены материалы В. В. Богатова [17]. При определении крупных двустворчатых моллюсков измеряли степень выпуклости раковины В/Н, где В – выпуклость раковины, Н – высота раковины.

Линейные размеры мелких моллюсков измеряли под биноклем МПС-1, окулярной линейкой с точностью до 0,1 мм, а улиток, размеры которых превышали 10 мм, с использованием штангенциркуля. При установлении видов прудовиков препарировали дистальные отделы

копулятивного аппарата и учитывали соотношение длин препуциума и мешка пениса. Моллюсков, зараженных трематодами, выявляли в результате вскрытия улиток.

Для характеристики сообществ моллюсков использовали такие показатели, как число видов, их встречаемость (отношение числа проб, где вид был обнаружен, к общему числу проб). Сходство сообществ зоопланктона по видовому составу оценивали с использованием кластерного анализа методом среднего присоединения на основе матриц индекса сходства Раупа – Крика. Расчет значений проводили с помощью программы MS Excel 2010, а кластерный анализ в программе PAST 2.15 [20].

Результаты и обсуждение

Всего в ходе исследования на 22 станциях обнаружено и определено 38 видов моллюсков из 10 семейств (табл. 2). В списке богаче представлены следующие семейства: Lymnaeidae – 8, Planorbidae – 8, Sphaeriidae – 6 и Unionidae – 5. Количество видов варьировало в зависимости от типа водоема: максимальное значение отмечено для р. Суры (30), в ее притоках первого порядка и старицах найдено 24 и 21 соответственно.

Таблица 2

Видовой состав моллюсков в пойме р. Суры ниже г. Пензы

Table 2

Mollusk species composition in the Sura River floodplain downstream of Penza city

Таксон	Р. Сура	Притоки	Старичные озера, пруд
Семейство Succiniidae			
1. <i>Oxyloma elegans</i> (Risso, 1826)	+	+	+
Семейство Bithynidae			
2. <i>Bythinia tentaculata</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+
3. <i>Opisthorchophorus troscheli</i> (Paasch, 1842)	+	+	+
Семейство Viviparidae			
4. <i>Viviparus viviparus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	–
5. <i>Cyclostoma contectum</i> Millet, 1813 = <i>Contectiana contecta</i> (Millet, 1813)	–	–	+
Семейство Valvatidae			
6. <i>Valvata piscinalis</i> O. F. Müller, 1774	+	+	–
7. <i>Valvata depressa</i> C. Pfeiffer, 1821	–	+	–
8. <i>Valvata cristata</i> O. F. Müller, 1774	–	+	–
Семейство Physidae			
9. <i>Physa fontinalis</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	+
10. <i>Physella acuta</i> (Draparnaud, 1805)	+	–	–
Семейство Acroloxidae			
11. <i>Acroloxus lacustris</i> (Linnaeus, 1758)	–	+	–
Семейство Lymnaeidae			
12. <i>Lymnaea stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+
13. <i>Galba truncatula</i> (O. F. Müller, 1774)	–	+	–
14. <i>Stagnicola saridaleensis</i> Mozley, 1934	–	–	+
15. <i>Stagnicola palustris</i> (O. F. Müller, 1774)	+	–	+
16. <i>Stagnicola corvus</i> (Gmelin, 1791)	+	–	–
17. <i>Ampullaceana balthica</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	+
18. <i>Ampullaceana ampla</i> (Hartmann, 1841)	+	+	+
19. <i>Radix auricularia</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+
Семейство Planorbidae			
20. <i>Planorbarius corneus</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	+
21. <i>Planorbis planorbis</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	+
22. <i>Gyraulus albus</i> (O. F. Müller, 1774)	+	–	–
23. <i>Gyraulus acronicus</i> (Férussac, 1807)	+	+	–
24. <i>Segmentina nitida</i> (O. F. Müller, 1774)	–	+	–
25. <i>Anisus vortex</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	+
26. <i>Anisus leucostoma</i> (Millet, 1813)	–	–	+
27. <i>Bathyomphalus contortus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+
Семейство Unionidae			
28. <i>Unio pictorum pictorum</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	–
29. <i>Unio tumidus conus</i> (Spengler, 1793)	+	+	–
30. <i>Pseudanodonta complanata</i> (Rossmässler, 1835)	+	+	–
31. <i>Anodonta cygnea</i> (Gmelin, 1791)	+	–	–
32. <i>Anodonta anatina anatina</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	–
Семейство Sphaeriidae			
33. <i>Sphaerium rivicola</i> (Lamarck, 1818)	+	+	+
34. <i>Sphaerium corneum</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+
35. <i>Sphaerium nucleus</i> (Studer, 1820) [= (<i>Amesoda scaldiana</i> (Normand, 1844), <i>Amesoda draparnaldi</i> Clessin, 1873)]	+	+	+
36. <i>Musculium lacustre</i> (O. F. Müller, 1774)	+	–	+
37. <i>Pisidium amnicum</i> (O. F. Müller, 1774)	+	+	+
38. <i>Neopisidium trigonum</i> (Locard, 1893)	+	+	–
Число видов	30	24	21

Ядро малакофауны составили 11 видов, встречающихся во всех типах водоемов: *O. elegans*, *B. tentaculata*, *O. troscheli*, *L. stagnalis*, *A. ampla*, *R. auricularia*, *B. contortus*, *S. rivicola*, *S. corneum*, *S. nucleus*, *P. amnicum*. Однако лишь три вида из них (*B. tentaculata*, *L. stagnalis* и *R. auricularia*) имели частоту встречаемости выше 50 %. Вид *P. planorbis* также отличался высокой встречаемостью, но отсутствовал в притоках первого порядка. О своеобразных условиях в некоторых притоках можно судить по нахождению в них видов, не отмеченных в других пунктах, например, в р. Шукше – *V. viviparus*, *C. depressa*, *V. cristata*, *A. lacustris*, *G. truncatula*, *S. nitida*.

В старичном озере Сандерки (10) отловлено в три раза больше видов моллюсков по сравнению с другими водоемами того же типа (3, 6, 9, 15). Возможно, такой результат связан с тем, что акватория Сандерок больше и в этой старице

пробы взяты на 4 станциях, а на других – на 2. Во всех старичных водоемах обнаружены катушка *P. planorbis* и прудовик *S. saridalensis*. При этом второй вид не отмечен в р. Сура и притоках. На территории Европейской России *S. saridalensis* впервые обнаружен в старичных водоемах в поймах р. Сура и Хопер [21, 22]. Прудовик *S. saridalensis* многочисленнее в старичном водоеме у с. Шукша. Среди особей этого вида обнаружен крупный экземпляр высотой 31 мм и с числом оборотов 7,0 (рис. 2). В литературных источниках имеется информация о влиянии паразитических трематод на морфологию, скорость и характер роста моллюсков [23, 24]. Инвазия влияет на абсолютные размеры хозяина, вызывая нередко гигантизм, когда зараженные особи характеризуются необычно крупными размерами [25, 26]. Объяснения гигантизма разные и пока все они предположительные [27].



Рис. 2. *Stagnicola saridalensis*:

А – гигантская раковина улитки, зараженной личинками трематод;
Б – нормальная раковина улитки; В – дистальные половые органы; Г – церкарий (личинка трематоды);
Д – редии или спороцисты трематод, обнаруженные в мантийной полости, печени и других органах

Fig. 2. *Stagnicola saridalensis*:

A – Giant shell of a trematode-infected snail; Б – Normal snail shell; B – Distal reproductive organs; Г – Cercaria (trematode larva); Д – Rediae or sporocysts of trematodes found in the mantle cavity, liver, and other organs

Особенности экологии и распределение обнаруженных моллюсков в исследованных водных объектах представлены в нижеприведенном списке.

Семейство Succiniidae

Oxyloma elegans (Risso, 1826)

Экология. Живет на заиленном грунте и среди прибрежной растительности у воды. Практически везде – редкий вид, однако численность известных популяций достаточно высока. ВР 9–20 мм, ШР 6–9 мм [28]. Прибрежница расселяется водой во время половодий и летних разливов, заселяя новые биотопы долин рек, ручьев и берега озер. При частых заплесках волн от моторных лодок, они жить не могут. Вид обнаружен в р. Суре (4), притоках Кутли (11), Пельтмы (13) и старице Сандерки (10).

Семейство Bithyniidae

Bithynia tentaculata (Linnaeus, 1758)

Тип ареала. Европейско-Сибирский.

Экология. Населяет проточные и непересыхающие стоячие водоемы, лиманы [29]. Предпочитает смешанные грунты, в основном песчаные разной степени заиления. ВР 6,0–14,8 мм, ШР 5,0–8,5 мм [16]. *B. tentaculata* может быть встречена совместно с *O. troschelii*. Битиния щупальцевая обнаружена в р. Суре (1, 2), р. Шукше (8), р. Ломовке (12), старицах у п. Грабово (3), Сандерки (10), у п. Луговой (15).

Opisthorchophorus troschelii (Paasch, 1842)

Тип ареала. Европейско-Западносибирский.

Экология. Населяет сильно заросшие озера, слабопроточные речные и временные (иногда пересыхающие и промерзающие) водоемы. ВР 6,2–13,6 мм, ШР 4,5–8,8 мм [16]. Предпочитают песчано-илистые грунты. Вид обнаружен в р. Суре (2), р. Шукше (8), пруду Синорово (6), старицах Сандерки (10), у п. Луговой (15).

Семейство Viviparidae

Cyclostoma contectum Millet, 1813 [= *Viviparus (Contectiana) contecta* (Millet, 1813)]

Тип ареала. Европейский.

Экология. Моллюски обитают в сильно заросших мелководных заводях при практически полном отсутствии течения, а также в озерах. Держатся преимущественно на грунте и в зарослях растений. ВР до 45 мм, ШР до 35 мм [16]. Живородка, или Лужанка болотная, обнаружена в р. Суре у с. Бессоновка (2), старице Сандерки (10) и старичных озерах р. Суры у п. Луговой (15).

Viviparus viviparus (Linnaeus, 1758)

Тип ареала. Европейский.

Экология. Моллюски обитают в реках, озерах и водохранилищах; образуют плотные

поселения. ВР до 35 мм, ШР до 25 мм [16]. Предпочитают песчаные слабо заиленные грунты, либо галечниковые с примесью глины и песка. Живородка речная обнаружена в р. Шукше (8).

Семейство Valvatidae

Valvata piscinalis O. F. Müller, 1774

Тип ареала. Европейско-Сибирский.

Экология. Моллюски обитают в реках и озерах. ВР до 4,5 мм, ШР до 5,0 мм [16]. Вид обитает как в небольших стоячих водоемах, так и в крупных реках и водохранилищах. Поселяется на разных грунтах, предпочитает песчаные, различной степени заиления. Затворка обыкновенная обнаружена в р. Суре (2, 5) и р. Шукше (8).

Valvata depressa C. Pfeiffer, 1821.

Тип ареала. Европейско-Сибирский.

Обитает в реках, озерах, крупных прудах и водохранилищах. ВР 2,8–4,5 мм, ШР до 4,0–5,5 мм [16]. Вид обнаружен в р. Шукше (8).

Замечания. Использование таксономического названия *V. depressa* неоднозначно [19]. Название *V. depressa* используется для видов, конхиологически близких к *V. piscinalis*. Однако раковина *V. depressa* имеет глубокую, широкую и округлую форму пупка, а пупок *V. piscinalis* достаточно узок [12, 16].

Valvata cristata O. F. Müller, 1774

Тип ареала. Европейско-Сибирский.

Вид обитает на песчаных грунтах мелководий рек и водохранилищ, а также в мелких заросших водоемах. ВР до 1,2 мм, ШР до 3 мм [16]. Затворка плоская обнаружена в р. Шукше (8).

Семейство Physidae

Physa fontinalis (Linnaeus, 1758)

Тип ареала. Европейско-Сибирский.

Экология. Моллюски обитают преимущественно в небольших стоячих водоемах. ВР до 12 мм, ШР до 5 мм [16]. Вид обитает в озере среди зарослей водной растительности на мягких грунтах. Пузырчатая физа обнаружена в р. Суре (2, 14) и в старице Сандерки (10).

Physella acuta (Draparnaud, 1805)

Тип ареала. Инвазивный вид из Северной Америки.

Экология. Вид описан из водоемов Франции, имеет очень широкий ареал. Обитает преимущественно в стоячих водоемах. Широкий ареал обусловлен, по-видимому, высоким инвазионным потенциалом и участием человека в его расселении. ВР до 14 мм, ШР до 8 мм [16]. Физа заостренная многочисленна, обнаружена в прибрежной части р. Суры на рдесте и рогозе у с. Бессоновка (2), Вазерки (5) и п. Лунино (7) (рис. 3).



Рис. 3. *Physella acuta* (Draparnaud, 1805) из р. Суры у с. Бессоновка, с. Вазерки, п. Лунино

Fig. 3. *Physella acuta* (Draparnaud, 1805) from the Sura River near the villages of Bessonovka, Vazerkí, and the settlement of Lunino

Замечание. Этот вид имеет Североамериканское происхождение [30]. На территории России моллюск впервые обнаружен в 1934 г. в черте г. Москвы [9]. Он также обитает в низовьях Волги [2005]. Единичные находки *Ph. acuta* в начале 1990-х гг. указаны для трех небольших озер (Долгое, Глубокое, Тростное), расположенных в пойме р. Суры (приток Волги, Республика Мордовия) [32]. Несколько экземпляров было обнаружено в Куйбышевском водохранилище в 1998 г. [33]. Современный ареал *Ph. acuta* в Старом Свете – это результат взаимодействия естественных и антропогенных факторов. Из последних наиболее значимыми были постройка каналов и аквариумистика [30].

Семство Acroloxidae

Acroloxus lacustris (Linnaeus, 1758)

Тип ареала. Европейско-Сибирский.

Экология. Моллюски обитают в стоячих и слабопроточных водоемах среди растительности и на камнях. ДР до 9 мм, ВР до 2 мм, ШР до 3,5 мм [16]. Чашечка озерная обнаружена в р. Шукше (8).

Семейство Lymnaeidae

Lymnaea stagnalis (Linnaeus, 1758)

Тип ареала. Голарктический.

Экология. Вид наиболее обычен в непроточных или слабо проточных водоемах, богатых водной растительностью, как пересыхающих, так и постоянных. В поймах рек и крупных глубоких озерах редок. Обычно держится

в прибрежье среди гидрофитов. ВР до 60 мм, ШР до 45 мм [16].

Вид может встречаться совместно с *A. balthica*. Большой прудовик обнаружен в р. Суры (1, 2, 14), в р. Кутле (11), пруду Синорово (6), старицах р. Шукши (9) и Сандерки (10). В мае у п. Ухтинка обнаружен прудовик *L. stagnalis* с синкапсулой на раковине живого моллюска (рис. 4, А).

Согласно данным Н. Д. Круглова [13], «Синкапсулы *L. stagnalis* достаточно крупные (длина – $20,7 \pm 1,9$ мм, ширина $4,22 \pm 0,12$). Яйцевые капсулы в синкапсуле лежат в 3 и более рядов. Откладываются на подводные части растений, прикреплены прочно».

Galba truncatula (O. F. Müller, 1774)

Тип ареала. Космополитный.

Экология. Амфибионтный вид. Встречается в прибрежной зоне озер, в реках (в зоне заплеска), а также в различных мелких непостоянных водоемах (лужах, мочажинах, на сырых лугах в заполненных водой отпечатках копыт скота). ВР до 12 мм, ШР до 5,5 мм [16]. Малый прудовик обнаружен в р. Шукше (8).

Stagnicola saridalensis (Mozley, 1934)

Тип ареала. Центральнопалеарктический.

Экология. Вид населяет широкий спектр водоемов, чаще всего встречается во временных пойменных водоемах, а также во внепойменных озерах, как постоянных, так и временных. В проточных местообитаниях сравнительно редок. В крупных озерах, реках и водохранилищах моллюски этого вида встречаются почти исключительно на заиленных мелководных прибрежьях.

В заливах крупных горных озер особи этого вида держатся на погруженных в воду валунах. Высота раковины голотипа – 22,4 мм, при 7,75 оборотах. Однако С. И. Андреева отмечает, что раковины

с таким большим числом оборотов ими не были встречены [14]. Вид обнаружен в старицах у п. Грабово (3), р. Шукша (9), Сандерки (10), пруду Синорово (6).



Рис. 4. Моллюски семейства Lymnaeidae. Из р. Суры у п. Ухтинка *Lymnaea stagnalis*: А – синкапсула на раковине живой особи и *Radix auricularia*: Б – раковина; В – передняя часть мягкого тела с крапинками (один из таксономических признаков); Г – паразитирующая пиявка *Helobdella stagnalis*; из водоема Сандерки *Ampullaceana balthica*: Д – раковина; Е – дистальный отдел полового аппарата

Fig. 4. Lymnaeidae mollusks. From the Sura River near the Uchtinka settlement: *Lymnaea stagnalis*: А – syncapsule on the shell of a live specimen; and *Radix auricularia*: Б – shell; В – anterior part of the soft body with speckles (one of the taxonomic features); Г – parasitic leech *Helobdella stagnalis*; from the Sandorka water body: *Ampullaceana balthica*: Д – shell; Е – distal part of the reproductive apparatus

Stagnicola palustris (O. F. Müller, 1774)

Тип ареала. Европейско-Западносибирский.

Экология. Моллюски обитают преимущественно в небольших временных водоемах, часто в той или иной степени заболоченных, также в старичных водоемах. ВР до 28 мм, ШР до 14 мм [16]. Прудовик болотный обнаружен в р. Сура (2, 4, 14), старицах Сандерки (10), в пойме р. Суры у п. Луговой (15).

Stagnicola corvus (Gmelin, 1791)

Тип ареала. Европейский.

Экология. Моллюски обитают во временных стоячих водоемах, а также в малых реках на участках с замедленным течением. ВР до 35 мм,

ШР до 15 мм [16]. Ряд отечественных малакологов признавал существование еще двух близких по морфологии и экологическим особенностям к *S. corvus* видов. Европейские специалисты рассматривают эти виды в составе *S. corvus*. Вид обнаружен в р. Сура (2) и старице Сандерки (10).

Ampullaceana balthica (Linnaeus, 1758)

Тип ареала. Транспалеарктический.

Экология. Моллюски населяют водоемы различного типа. Наиболее часто встречаются в постоянных непроточных водоемах. ВР до 28 мм, ШР до 22 мм. [16]. Предпочитает песчаные грунты различной степени заиления. Вид может встречаться совместно с *L. stagnalis*. Вид

обнаружен в р. Суре (2), в старицах у с. Грабово (3) и Сандерки (10) (рис. 4,Б,В).

Amphipallaseana ampla (Hartmann, 1841)

Тип ареала. Европейско-Сибирский.

Экология. Моллюски обитают в постоянных водоемах со стоячей или слабо проточной водой. ВР до 30 мм, ШР до 28 мм [16]. Вид обнаружен у с. Бессоновка (2), и притоках р. Шукши (8) и р. Пелетьмы (13).

Radix auricularia (Linnaeus, 1758)

Тип ареала. Голарктический.

Экология. Обитает в озерах, прудах, старицах, реже ручьях и протоках; на растительности или у дна. ВР до 34 мм, ШР до 30 мм [16]. Прудовик ушковый обнаружен в р. Суре (1, 2, 4, 7), р. Кутле (11), р. Ломовке (1), старице Сандерки (10). У п. Ухтинка в раковинке прудовика *R. auricularia* оказалась пиявка *Helobdella stagnalis* с молодью. Возможно, такая оккупация моллюсков, заключенных в ловушку funnel traps с 28 мая по 3 июня, для пиявок оказалась успешнее, чем в других пробах (рис. 4,Г,Д,Е).

Семейство Planorbidae

Planorbarius corneus (Linnaeus, 1758)

Тип ареала. Европейско-Западносибирский.

Экология. Моллюски обитают в крупных стоячих и проточных водоемах на растительности. ВР до 14 мм, ШР до 35 мм [16]. Роговая катушка обнаружена в р. Суре (2), пруду Синорова (6), старицах р. Шукши (9), Сандерки (10), в оз. Долгое у п. Луговой (15).

Planorbis planorbis (Linnaeus, 1758)

Тип ареала. Транспалеарктический.

Экология. Моллюски обитают преимущественно в проточных постоянных и временных водоемах. ВР до 4 мм, ШР до 20 мм [16]. Вид может быть встречен совместно с *P. umbilicatus*. Катушка окаймленная обнаружена в р. Суре (2, 3, 14), в пруду (6), старицах р. Шукши (9), Сандерки (10), оз. Долгое (15).

Gyraulus albus (O. F. Müller, 1774)

Тип ареала. Европейско-Западносибирский.

Экология. Моллюски обитают в постоянных водоемах. ВР до 1,4 мм, ШР до 5 мм [16]. В изученном регионе моллюски встречаются в реках, прудах и озерах, поселяются преимущественно на песчаных или гравийно-песчаных грунтах разной степени заиления. Катушка белая обнаружена в р. Суре (2, 5) и р. Шукше (8).

Gyraulus acronicus (Férussac, 1807)

Тип ареала. Европейско-Сибирский.

Экология. Моллюски обитают в постоянных водоемах. ВР до 2,2 мм, ШР до 7 мм [16]. Вид обнаружен в р. Суре (2, 7), р. Шукше (8).

Segmentina nitida (O. F. Müller, 1774)

Тип ареала. Европейский.

Экология. Моллюски обитают в постоянных водоемах (затоны рек, старицы, запруды). ВР до 2,1 мм, ШР до 5,1 мм [16]. Катушка блестящая обнаружена в р. Шукше (8).

Anisus vortex (Linnaeus, 1758)

Тип ареала. Европейско-Сибирский.

Экология. Моллюски обитают в постоянных водоемах (озерах, реках и их старицах) и некоторых временных водоемах, имеющих связь с постоянными (небольшие болота или придорожные канавы). ВР до 1,3 мм, ШР до 10,2 мм [16]. В изученном регионе вид обитает в озерах, старицах, прудах среди зарослей макрофитов. Катушка завернутая обнаружена в р. Суре (2) и старицах Сандерки (10), оз. Долгое (15).

Anisus leucostoma (Millet, 1813)

Тип ареала. Европейско-Сибирский.

Экология. Обитают в небольших временных прудах и водно-болотных угодьях [19]. ВР до 1,5 мм, ШР до 9 мм [16]. Катушка белоротая обнаружена в старичном водоеме у р. Шукши (9), а также небольшом старичном оз. Черное (15).

Bathytrophalus contortus (Linnaeus, 1758)

Тип ареала. Европейско-Сибирский.

Экология. Моллюски обитают в постоянных проточных и стоячих водоемах. ВР до 2 мм, ШР до 6 мм [16]. Катушка скрученная обнаружена в р. Суре (2, 14), р. Шукше (8), старицах Сандерки (10), оз. Долгое (15).

Семейство Unionidae

Unio pictorum pictorum (Linnaeus, 1758)

Тип ареала. Европа, кроме севера и северо-востока. Юго-восточная Сибирь, возможно до Алтая. Интродуцирован под Читой [17].

Экология. Умеренно выпуклая раковина В/Н = 0,66. В реках и озерах [15]. Перловица обыкновенная обнаружена в р. Суре (2, 3, 14), р. Шукше (8).

Unio tumidus conus (Spengler, 1793)

Тип ареала. Европейский, кроме крайнего северо-востока [17].

Экология. Наиболее выпуклая раковина. Отношение В/Н = 0,76. В озерах и реках [15]. Перловица вздутая обнаружена в р. Суре (2, 4, 7), р. Шукше (8).

Pseudanodonta complanata (Rossmässler, 1835)

Тип ареала. Европейский.

Экология. В России обитает в бассейнах Волги, Северной Двины, Черного и Балтийского морей; в реках на участках с выраженным течением и в затоках на песчано-илистом или заиленном грунте, проникают в пресные и солоноватые воды внутренних морей. Примакушечная область раковины, как и сама раковина, плоская. Отношение В/Н составляет 0,35–0,45 [15]. Беззубка узкая обнаружена в р. Суре (2, 4, 14), р. Шукше (8) (рис. 5,А,Б).

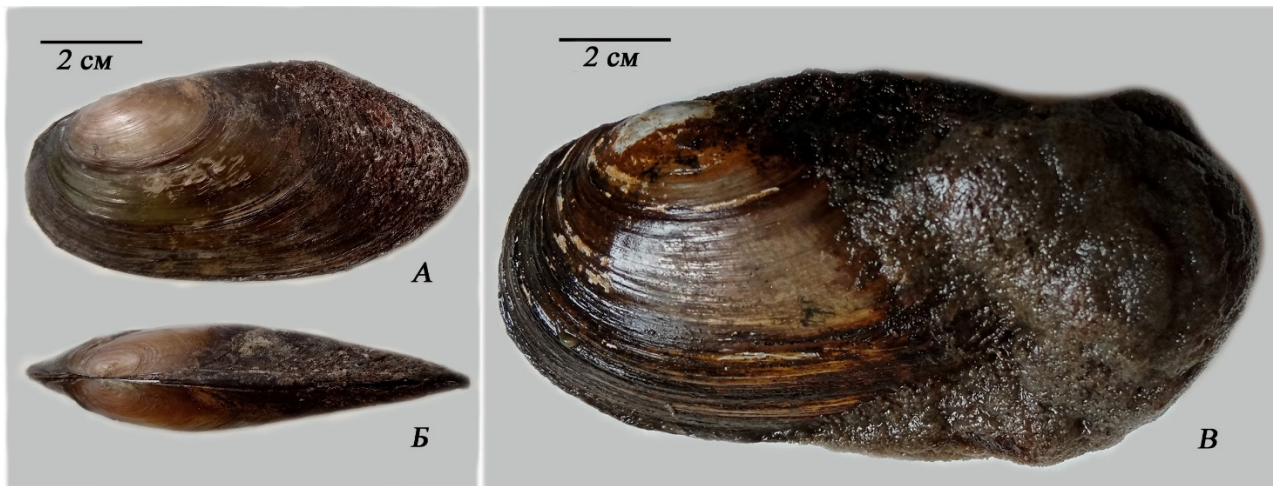


Рис. 5. Моллюски семейства Unionidae. *Pseudanodonta complanata*:
А – вид сбоку; Б – вид сверху из р. Шукши; *Anodonta cygnea*:
В – с поселившейся на раковине мшанкой из р. Суры у п. Бессоновка

Fig. 5. Mollusks of the family Unionidae. *Pseudanodonta complanata*:
А – lateral view; Б – dorsal view from the Shuksha River; *Anodonta cygnea*:
В – with a bryozoan colony settled on the shell, from the Sura River near the Bessonovka settlement

Anodonta cygnea (Gmelin, 1791)

Тип ареала. Европа, кроме севера и северо-востока [17].

Экология. Раковина выпуклая. Отношение В/Н составляет 0,7. Моллюски обитают в реках, озерах и прудах на илисто-песчаном или илистом грунте [15]. Беззубка лебединая обнаружена в р. Сура (2, 7). В Бессоновке (2) отловлен крупный экземпляр, на раковине которого поселились мшанки (рис. 5, В).

Anodonta anatina (Linnaeus, 1758)

Тип ареала. Европейско-Сибирский [17].

Экология. Раковина умеренно выпуклая В/Н = 0,56. Вид широко распространен в реках и озерах [15]. Беззубка утиная обнаружена в р. Шукше (8).

Семейство Sphaeriidae

Cyclas rivicola Leach in Lamarck, 1818 [= *Sphaerium rivicola* (Leach in Lamarck, 1818)]

Тип ареала. Европейско-Западносибирский.

Экология. Реофил. Обитает в реках и недавно отделившихся от русла пойменных водоемах. Встречается как на песчаных, так и на илистых грунтах, на глубинах до 2,5–3 м. Длина створок до 23 мм, высота до 18 мм, выпуклость до 14 мм [15]. Вид может встречаться совместно с *S. corneum*. Шаровка речная обнаружена в р. Сура (2, 4, 5, 14), р. Шукше (8), р. Ломовке (12).

Sphaerium corneum (Linnaeus, 1758)

Тип ареала. Европейско-Сибирский.

Экология. Типичным местообитанием вида являются медленно текущие реки, пойменные водоемы и крупные озера [15]. Вид *S. corneum* зарегистрирован в малых и крупных реках

на участках со слабо выраженным или сильным течением, в прудах и озерах, в пойменных водоемах и водохранилищах. Вид предпочитает смешанные грунты (песчано-галечниковые, песчано-гравийные, галечниково-глинистые, песчано-глинистые и мягкие песчаные грунты с различной степенью заиления и примесью растительного детрита). Вид может встречаться совместно с *S. rivicola* и *S. scaldianum*. Шаровка роговая обнаружена в р. Сура (2, 14), р. Пелетьме (10), старице Сандерки (10).

Sphaerium nucleus (Studer, 1820), [= *Amesoda scaldianum* (Normand, 1844), *Amesoda draparnaldi* Clessin, 1873]

Тип ареала. Палеарктика [10].

Экология. Согласно Я. И. Старобогатову (1977) [11], оба вида *Amesoda* обитают в реках со слабым течением, в прибрежных участках озер и проточных прудах на грунте среди растительности, реже – в речных старицах. А. В. Корнюшин (1996) [10] также считает их обитателями рек и прирусловых пойменных водоемов, на заиленных песках и илах. Нами моллюски собраны в р. Сура у с. Бессоновка (2), в притоках Шукши (8), Кутли (11), Ломовки (12) и старичном водоеме Сандерки (10).

Замечания к таксономии. Отловленные нами моллюски, с тонкостенной, довольно плоской раковиной и мало выступающими макушками (рис. 6) подходят по описанию к виду *Amesoda draparnaldi* (Clessin, 1873) [11, 12]. Однако, как утверждает А. В. Корнюшин [10], таксономический статус этого вида неясен. В то же время, он отмечает, что в бассейне р. Пим имеются экземпляры, сходные во всех отношениях

с *Amesoda scaldianum*, но отличающиеся уплотненной раковиной, которые также могут быть идентифицированы как *A. draparnaldi*. В «Аннотированном списке...» [19] вид записан как

Sphaerium (Cyrenastrum) draparnaldi Clessin in Westerlund, 1873, а в MolluscaBase eds. (2025) [18] – *Sphaerium nucleus* (Studer, 1820).

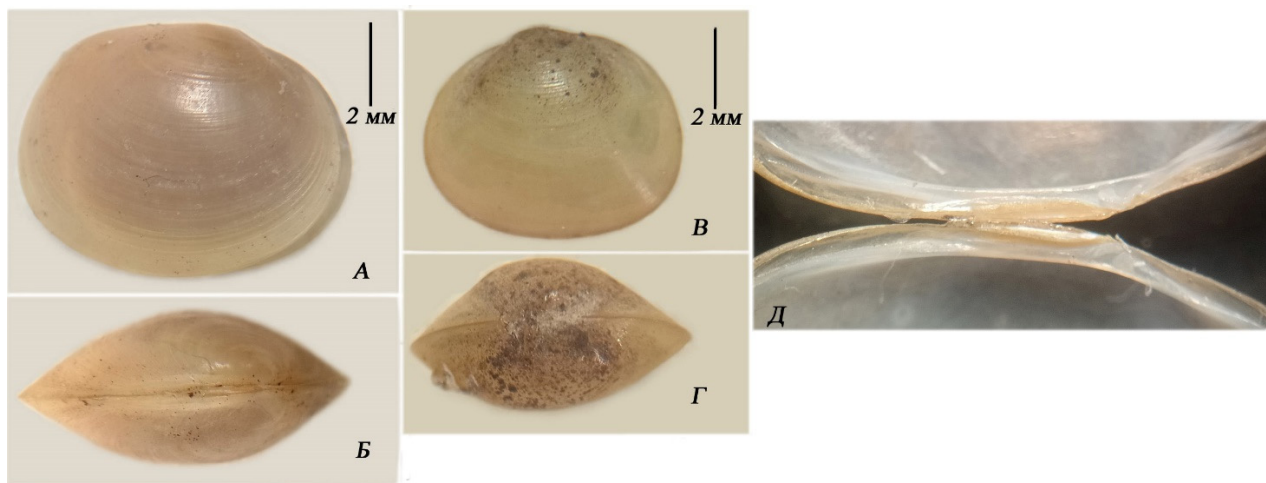


Рис. 6. *Sphaerium nucleus* (Studer, 1820) [= *Amesoda scaldianum* (Normand, 1844), *Amesoda draparnaldi* Clessin, 1873] из рек Шукша – А (вид сбоку); Б – вид сверху) и Кутля – В (вид сбоку); Г – вид сверху); замок – Д

Fig. 6. *Sphaerium nucleus* (Studer, 1820) [= *Amesoda scaldianum* (Normand, 1844), *Amesoda draparnaldi* Clessin, 1873] from the Shuksha River – A (lateral view); Б (dorsal view), and the Kutlya River – В (lateral view); Г (dorsal view); hinge – Д

Sphaerium lacustre (O. F. Müller, 1774) [= *Musculium lacustre* (O. F. Müller, 1774)]

Тип ареала. Голарктический.

Экология. Населяет различные типы водоемов – от небольших луж и каналов до крупных рек и озер [15, 34]. В изученном регионе вид приурочен к мелководным зонам пойменных водоемов, заросшим участкам рек. Встречается, как правило, среди макрофитов на заиленном песчаном субстрате. Шаровка болотная обнаружена в р. Суры (2, 5, 14), пруду Синорово (6).

Pisidium amnicum (O. F. Müller, 1774) [= *Pisidium inflatum* (Megerle von Mühlfeld in Porro, 1838)].

Тип ареала. Палеарктический.

Экология. Реофил. Приурочен в основном к рекам и прирусловым пойменным водоемам. В озерах встречается на песчаных грунтах открытых участков, часто в зоне прибоя [15]. В бассейне Камы обитает на смешанных грунтах: песчано-илистых, песчано-гравийных с разной степенью заиления и наличием растительного детрита [35]. Горошинка речная встречена в р. Суры (2), р. Шукше (8), р. Пелетьме (13).

Замечания к таксономии. Отечественные зоологи продолжают считать *Pisidium inflatum* самостоятельным видом [36].

Neopisidium trigonum (Locard, 1893)

Тип ареала. Европейско-Западносибирский.

Экология. Реофильные моллюски населяют реки, где держатся в русловой части, а также

озера, как в прибрежных биотопах, так и на значительных глубинах. Обитают на песчаных или слегка заиленных грунтах [15]. Вид обнаружен в р. Суры (5) и р. Шукше (8).

Анализ сходства видового состава исследуемых водных объектов подчиняется некоторым закономерностям (рис. 7). Два сообщества моллюсков притоков: Шукша (8) и Пелетьма (13) – отличаются между собой и от остальных. В р. Шукше более богатый видовой состав (22), чем в Пелетьме (5). В этих сообществах два общих вида *A. ampla* и *P. amnicum*. Первый вид живет в реках со слабым течением, а второй – реофил, но встречается и в пойменных водоемах.

В отдельный кластер с высокой степенью сходства объединились сообщества старичных водоемов (3, 9, 10, 15) и пруда (6). Их ядро составили виды *Pl. planorbis* и *S. saridalensis*, характерные для разнотипных постоянных и временных водоемов. Наибольшую группу образовали сообщества основного русла р. Суры и ее притоков (11, 12). Ключевыми видами, формирующими сходство малакофауны участков реки у Бессоновки (2), Грабово (4) и Лугового (14), являются типичные речные обитатели: *U. pictorum*, *P. complanata*, *S. rivicola* и *S. palustris*. Малакофауна прочих участков реки и притоков (р. Кутля, р. Ломовка) характеризуется бедным видовым составом. Их объединяет присутствие эвритопного вида *R. auricularia*, обитающего в различных типах водоемов на растительности и донных субстратах.

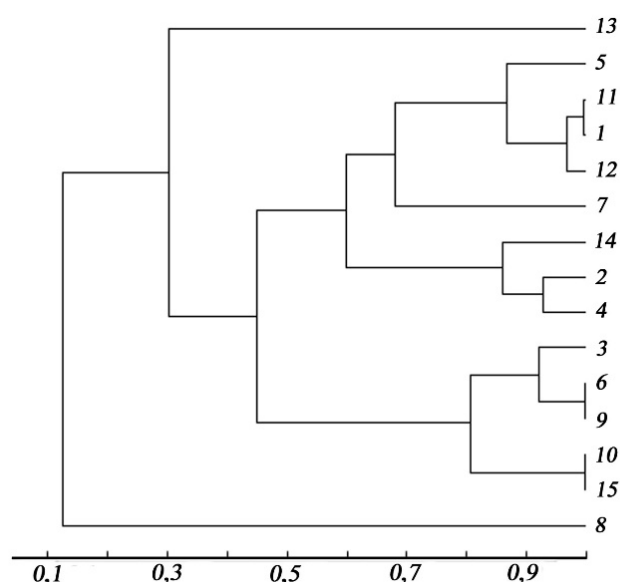


Рис. 7. Сходство видового состава сообществ моллюсков исследуемых водных объектов (индекс Раупа – Крика)

Fig. 7. Similarity of the mollusk community species composition among the studied water bodies (Raup – Crick index)

Заключение

Проведенное исследование малакофауны бассейна р. Суры позволило выявить 38 видов моллюсков из 10 семейств. Установлено, что видовое богатство и структура сообществ закономерно изменяются вдоль гидрологической сети: максимальное разнообразие характерно для основного русла реки, тогда как в изолированных старицах формируются уникальные комплексы с доминированием специализированных видов (таких как *S. saridalensis*). Кластерный анализ подтвердил разделение сообществ на три основных группы: речные, старичные и специфические

сообщества малых притоков. Найденные закономерности определяются как абиотическими факторами (гидрологический режим, степень связанности водоемов), так и биотическими взаимодействиями, включая возможное паразитарное воздействие на морфологию хозяев. Важным результатом является обнаружение в р. Суре вблизи населенных пунктов инвазионного вида *Ph. acuta*, что свидетельствует об антропогенной трансформации экосистемы. Полученные данные вносят вклад в понимание экологии пресноводных моллюсков в условиях пойменных ландшафтов Европейской России.

Список литературы

1. Душин А. И. Рыбы реки Суры. Саранск : Изд-во Мордов. ун-та, 1978. 94 с.
2. Leigh C., Detry T. Drying as a primary hydrological determinant of biodiversity in river systems: A broad-scale analysis // *Ecography*. 2017. № 40 (4). P. 487–499.
3. Theodoropoulos C., Vourka A., Stamou A. [et al.]. Response of freshwater macroinvertebrates to rainfall-induced high flows: A hydroecological approach // *Ecological Indicators*. 2018. № 93. P. 230–241.
4. Bêche L. A., McElravy E. P., Resh V. H. Long-term seasonal variation in the biological traits of benthic-macroinvertebrates in two Mediterranean-climate streams in California, U.S.A // *Freshwater Biology*. 2006. № 51 (1). P. 56–75.
5. Bonada N., Rieradevall M., Prat N., Resh V. H. Macroinvertebrate community structure and biological traits related to flow permanence in a Mediterranean river network // *Hydrobiologia*. 2007. № 589 (1). P. 91–106.
6. van Vliet M. T. H., Franssen W. H. P., Yearsley J. R. [et al.]. Global River discharge and water temperature under climate change // *Global Environmental Change*. 2013. № 23 (2). P. 450–464.
7. Bespalaya Y., Przhiboro A., Aksenova O. [et al.]. Preliminary study of the benthic fauna in lakes of the Novaya Zemlya Archipelago and Vaigach Island (the Russian Arctic) // *Polar Biology*. 2021. № 44 (1). P. 539–557.
8. Стойко Т. Г. Моллюски // Международный инновационный проект «Ноополис Луговой». Т. 1: Проблемы экологической реабилитации природной среды русской деревни / автор и рук. проекта П. Х Зайдфудим. М. : Научная книга, 2002. С. 76–80.
9. Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1952. 346 с.

10. Корнюшин А. В. Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea Палеарктики. Фауна, систематика, филогения. Киев : АН Украины, 1996. 175 с.
11. Старобогатов Я. И. Класс двустворчатые и брюхоногие моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос). Л. : Гидрометеиздат, 1977. С. 123–174.
12. Старобогатов Я. И., Прозорова Л. А., Богатов В. В., Саенко Е. М. Моллюски. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб. : Наука, 2004. Т. 6. С. 6–491.
13. Круглов Н. Д. Моллюски семейства прудовиков Европы и Северной Азии. Смоленск : Изд-во СГПУ, 2005. 507 с.
14. Андреева С. И., Андреев Н. И., Винарский М. В. Определитель пресноводных брюхоногих моллюсков (Mollusca: Gastropoda) Западной Сибири Ч. 1. Gastropoda: Pulmonata. Омск, 2010. Вып. 1. Семейства Acroloxidae и Lymnaeidae. 200 с.
15. Богатов В. В., Кияшко П. В. Класс двустворчатые моллюски – Bivalvia Linnaeus, 1758 // Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос / под ред. В. Р. Алексеева и С. Я. Цалолихина. М. ; СПб. : Товарищество научных изданий КМК, 2016. С. 285–334.
16. Кияшко П. В., Солдатенко Е. В., Винарский М. В. Класс Брюхоногие моллюски. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос. М. ; СПб. : Товарищество научных изданий КМК, 2016. С. 335–438.
17. Богатов В. В. Крупные двустворчатые моллюски пресных вод России (Иллюстрированный атлас). Владивосток : Дальнаука, 2022. 288 с.
18. Mollusca Base. 2025. URL: <https://www.molluscabase.org> (дата обращения: 03.04.2025). doi: 10.14284/448
19. Винарский М. В., Кантор Ю. И. Аналитический каталог пресноводных и солоноватоводных моллюсков России и сопредельных стран. М. : ИПЭЭ РАН, 2016. 544 с.
20. Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologica electronica. 2001. Vol. 4, iss. 1. Art. 4. 9 p.
21. Стойко Т. Г., Сенкевич В. А., Кадомцева А. С. Новые данные о распространении прудовика *Lymnaea (Stagnicola) saridalensis* Mozley, 1934 г. // Ruthenica. 2018. № 28 (1). С. 27–31.
22. Комарова Е. В., Стойко Т. Г., Комаров А. А. Моллюски озера Горелое в пойме р. Старая Сура (г. Пенза) // Моллюски: биология, экология, эволюция и формирование малакофаун : материалы докладов II Междунар. науч. конф. Архангельск : КИРА, 2024. С. 78–82.
23. Wilson R. A., Denison J. The parasitic castration and gigantism of *Lymnaea truncatula* infected with the larval stages of *Fasciola hepatica* // Zeitschrift für Parasitenkunde. 1980. № 61. P. 109–119.
24. Żbikowska E., Żbikowski J. Differences in shell shape of naturally infected *Lymnaea stagnalis* (L.) individuals as the effect of the activity of digenetic trematode larvae // Journal of Parasitology. 2005. № 91 (5). P. 1046–1051.
25. Gorbushin A. M. Field evidence of trematode-induced gigantism in *Hydrobia* spp. (Gastropoda: Prodobranchia) // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1997. № 77. P. 785–800.
26. Miura O., Chiba S. Effects of trematode double infection on the shell size and distribution of snail hosts // Parasitology International. 2007. № 56. P. 19–22.
27. Винарский М. В. Изменчивость пресноводных легочных моллюсков (таксономический аспект). Омск : Изд-во ОмГПУ, 2013. 268 с.
28. Шиков Е. В. Улитки и слизни. Руководство для натуралиста. Тверь, 2023. 332 с.
29. Анистратенко В. В., Стадниченко А. П. Фауна Украины. Кн. 2. Литторинообразные, Риссоидобразные. Киев : Наукова думка, 1994. Т. 29, вып. 1. 175 с.
30. Винарский М. В. Большое путешествие маленькой улитки // Природа. 2018. № 2. С. 10–19.
31. Кантор Ю. И., Сысоев А. В. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2005. 627 с.
32. Каменев А. Г., Тимралеев З. А., Вельмьякина А. Н. Зооперифитон малых озер левобережного Присурья. Фитофильные беспозвоночные. Саранск : Изд-во Мордов. ун-та, 2005. 108 с.
33. Яковлева А. В., Яковлев В. А., Мезикова Д. В. Первые обнаружения североамериканского брюхоногого моллюска в Куйбышевском водохранилище // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 3. С. 92–95.
34. Mouthon J. Life cycle of *Musculium lacustre* (Bivalvia: Sphaeriidae) in the Saône river at Lyon (France): a curious life strategy // Ann. Limnol. Int. J. Lim. 2004. № 40 (4). P. 279–284.
35. Овчанкова Н. Б. Пресноводные моллюски бассейна Верхней и Средней Камы : дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2021. 391 с.
36. Андреева С. И., Андреев Н. И., Бабушкин Е. С. Материалы к фауне пресноводных двустворчатых моллюсков водоемов и водотоков восточного склона Полярного и Приполярного Урала // Ruthenica. 2020. Вып. 30, № 3. С. 135–147.

References

1. Dushin A.I. *Ryby reki Sury = Fishes of the Sura River*. Saransk: Izd-vo Mordov. un-ta, 1978:94. (In Russ.)
2. Leigh C., Datry T. Drying as a primary hydrological determinant of biodiversity in river systems: A broad-scale analysis. *Ecography*. 2017;(40):487–499.

3. Theodoropoulos C., Vourka A., Stamou A. et al. Response of freshwater macroinvertebrates to rainfall-induced high flows: A hydroecological approach. *Ecological Indicators*. 2018;(93):230–241.
4. Bêche L.A., McElravy E.P., Resh V.H. Long-term seasonal variation in the biological traits of benthic-macroinvertebrates in two Mediterranean-climate streams in California, U.S.A. *Freshwater Biology*. 2006;(51):56–75.
5. Bonada N., Rieradevall M., Prat N., Resh V.H. Macroinvertebrate community structure and biological traits related to flow permanence in a Mediterranean river network. *Hydrobiologia*. 2007;(589):91–106.
6. van Vliet M.T.H., Franssen W.H.P., Yearsley J.R. et al. Global River discharge and water temperature under climate change. *Global Environmental Change*. 2013;(23):450–464.
7. Bespalaya Y., Przhiboro A., Aksenova O. et al. Preliminary study of the benthic fauna in lakes of the Novaya Zemlya Archipelago and Vaigach Island (the Russian Arctic). *Polar Biology*. 2021;(44):539–557.
8. Stoyko T.G. Mollusks. *Mezhdunarodnyy innovatsionnyy proyekt «Noopolis Lugovoy»*. T. 1: *Problemy ekologicheskoy reabilitatsii prirodnoy sredy russkoy derevni = International innovation project "Noopolis Lugovoy". Vol. 1: Problems of ecological rehabilitation of the natural environment of the Russian village*. Moscow: Nauchnaya kniga, 2002: 76–80. (In Russ.)
9. Zhadin V.I. *Mollyuski presnykh i solonovatykh vod SSSR = Mollusks of fresh and brackish waters of the USSR*. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1952:346. (In Russ.)
10. Kornushin A.B. *Dvustvorchatyye mollyuski nadsemeystva Pisidioidea Palearktiki. Fauna, sistematika, filogeniya = Bivalves of the superfamily Pisidioidea of the Palearctic. Fauna, systematics, phylogeny*. Kiev: AN Ukrainy, 1996:175. (In Russ.)
11. Starobogatov Ya.I. Class Bivalves and Gastropoda. *Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Yevropeyskoy chasti SSSR (plankton i bentos) = A guide to freshwater invertebrates of the European part of the USSR (plankton and benthos)*. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1977:123–174. (In Russ.)
12. Starobogatov Ya.I., Prozorova L.A., Bogatov V.V., Sayenko E.M. *Mollyuski. Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territoriy = Mollusks. A guide to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories*. Saint Petersburg: Nauka, 2004;6:6–491. (In Russ.)
13. Kruglov N.D. *Mollyuski semeystva prudovikov Yevropy i Severnoy Azii = Mollusks of the pond snail family of Europe and Northern Asia*. Smolensk: Izd-vo SGPU, 2005:507. (In Russ.)
14. Andreyeva S.I., Andreyev N.I., Vinarskiy M.V. *Opredelitel' presnovodnykh bryukhonogikh mollyuskov (Mollusca: Gastropoda) Zapadnoy Sibiri CH. 1. Gastropoda: Pulmonata = A guide to freshwater gastropods (Mollusca: Gastropoda) of Western Siberia. Part 1. Gastropoda: Pulmonata*. Omsk, 2010;(1):200. (In Russ.)
15. Bogatov V.V., Kiyashko P.V. Class Bivalves – Bivalvia Linnaeus, 1758. *Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Yevropeyskoy Rossii. T. 2. Zoobentos = Guide to zooplankton and zoobenthos of fresh waters of European Russia. Vol. 2. Zoobenthos*. Moscow; Saint Petersburg: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2016:285–334. (In Russ.)
16. Kiyashko P.V., Soldatenko E.V., Vinarskiy M.V. *Klass Bryukhonogiye mollyuski. Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Yevropeyskoy Rossii. T. 2. Zoobentos = Class Gastropods. Guide to zooplankton and zoobenthos of fresh waters of European Russia. Vol. 2. Zoobenthos*. Moscow; Saint Petersburg: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2016:335–438. (In Russ.)
17. Bogatov V.V. *Krupnyye dvustvorchatyye mollyuski presnykh vod Rossii (Illyustrirovannyi atlas) = Large bivalve mollusks of fresh waters of Russia (Illustrated Atlas)*. Vladivostok: Dal'nauka, 2022:288. (In Russ.)
18. *Mollusca Base*. 2025. Available at: <https://www.molluscabase.org> (accessed 03.04.2025). doi: 10.14284/448
19. Vinarskiy M.V., Kantor Yu.I. *Analiticheskiy katalog presnovodnykh i solonovodnykh mollyuskov Rossii i sopredel'nykh stran = Analytical catalog of freshwater and brackish-water mollusks of Russia and neighboring countries*. Moscow: IPEE RAN, 2016:544. (In Russ.)
20. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologica electronica*. 2001;4(1):9.
21. Stoyko T.G., Senkevich V.A., Kadomtseva A.S. New data on the distribution of the pond snail *Lymnaea* (*Stagnicola*) *saridalensis* Mozley, 1934. *Ruthenica*. 2018;(28):27–31. (In Russ.)
22. Komarova E.V., Stoyko T.G., Komarov A.A. Mollusks of Lake Goreloye in the floodplain of the Staraya Sura River (Penza). *Mollyuski: biologiya, ekologiya, evolyutsiya i formirovaniye malakofaun : materialy dokladov II Mezhdunar. nauch. konf. = Mollusks: biology, ecology, evolution and formation of malacofauna: materials of reports and International scientific conference*. Arkhangel'sk: KIRA, 2024:78–82. (In Russ.)
23. Wilson R.A., Denison J. The parasitic castration and gigantism of *Lymnaea truncatula* infected with the larval stages of *Fasciola hepatica*. *Zeitschrift für Parasitenkunde*. 1980;(61):109–119.
24. Żbikowska E., Żbikowski J. Differences in shell shape of naturally infected *Lymnaea stagnalis* (L.) individuals as the effect of the activity of digenetic trematode larvae. *Journal of Parasitology*. 2005;(91):1046–1051.
25. Gorbushin A.M. Field evidence of trematode-induced gigantism in *Hydrobia* spp. (Gastropoda: Prodobranchia). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1997;(77):785–800.
26. Miura O., Chiba S. Effects of trematode double infection on the shell size and distribution of snail hosts. *Parasitology International*. 2007;(56):19–22.
27. Vinarskiy M.V. *Izmenchivost' presnovodnykh legochnykh mollyuskov (taksonomicheskiy aspekt) = Variability of freshwater pulmonate mollusks (taxonomic aspect)*. Omsk: Izd-vo OmGPU, 2013:268. (In Russ.)

28. Shikov E.V. *Ulitki i slizni. Rukovodstvo dlya naturalista = Snails and slugs: a naturalist's guide*. Tver, 2023:332. (In Russ.)
29. Anistratenko V.V., Stadnichenko A.P. *Fauna Ukrainy. Kn. 2. Littorinoobraznyye, Rissoiobraznyye = Fauna of Ukraine. Book 2. Littoriniformes, Riceiformes*. Kiyev: Naukova dumka, 1994;29(1):175. (In Russ.)
30. Vinarskiy M.V. The big journey of a little snail. *Priroda = Nature*. 2018;(2):10–19. (In Russ.)
31. Kantor Yu.I., Sysoyev A.V. *Katalog mollyuskov Rossii i sopredel'nykh stran = Catalogue of mollusks of Russia and adjacent countries*. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2005:627. (In Russ.)
32. Kamenev A.G., Timraleev Z.A., Vel'myaykina A.N. *Zooperifiton malykh ozer levoberezhnogo Prisureya. Fitofil'nyye bespozvonochnyye = Zooperiphyton of small lakes of the left-bank Sura region. Phytophilic invertebrates*. Saransk: Izd-vo Mordov. un-ta, 2005:108. (In Russ.)
33. Yakovleva A.V., Yakovlev V.A., Mezikova D.V. The first discovery of a North American gastropod in the Kuibyshev Reservoir. *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy = Russian journal of biological invasions*. 2010;(3): 92–95. (In Russ.)
34. Mouthon J. Life cycle of *Musculium lacustre* (Bivalvia: Sphaeriidae) in the Saône river at Lyon (France): a curious life strategy. *Ann. Limnol. Int. J. Lim.* 2004;(40):279–284.
35. Ovchankova N.B. Freshwater mollusks of the Upper and Middle Kama basin: PhD dissertation. Perm, 2021. 391 s. (In Russ.)
36. Andreyeva C.I., Andreyev N.I., Babushkin E.S. Materials on the fauna of freshwater bivalve mollusks of reservoirs and watercourses of the eastern slope of the Polar and Subpolar Urals. *Ruthenica*. 2020;30(3):135–147. (In Russ.)