

ВИДОСПЕЦИФИЧНОСТЬ БИОТОПИЧЕСКИХ ПРЕДПОЧТЕНИЙ КАК ФАКТОР МЕЖВИДОВОЙ ИЗОЛЯЦИИ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ (НА ПРИМЕРЕ Р. SPERMOPHILUS)

С. В. Титов, А. А. Кузьмин, С. С. Закс, О. В. Чернышова

Пензенский государственный университет,
Россия, 440026, г. Пенза, ул. Красная, 40
E-mail: svtitov@yandex.ru

SPECIES SPECIFICITY OF BIOTOPIC PREFERENCES AS A FACTOR IN INTERSPECIFIC ISOLATION IN MAMMALS (BY THE EXAMPLE OF GENUS SPERMOPHILUS)

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

Penza State University,
40 Krasnaya street, Penza, 440026, Russia
E-mail: svtitov@yandex.ru

Аннотация. Актуальность и цели. Биотопические предпочтения контактирующих видов являются первым уровнем факторов гибридизации. Они обеспечивают «первичный контакт» гетероспецифических особей. От степени «перемешивания» гетероспецификов зависят все последующие события: будет ли контакт кратковременным и случайным, или же сформируется смешанное поселение с особой пространственной структурой. Целью исследования было изучение видоспецифических биотопических предпочтений как одного из факторов межвидовой изоляции на примере одновидовых поселений в зонах симпатрии трех представителей рода *Spermophilus* (большого (*Spermophilus major*), желтого (*S. fulvus*) и крапчатого (*S. suslicus*) сусликов), обитающих в Поволжье. Материалы и методы. Анализ биотопических предпочтений сусликов проводили в десяти модельных поселениях. Были описаны геоботанические выделы с использованием метода случайных квадратов. Для геоботанического описания были разбиты учетные площадки (75×75 м), на которых провели картирование выделов. На них определяли параметры среды и число нор. Всего было учтено 705 отверстий, из них 536 были крапчатого суслика, 129 – большого, 40 – желтого. Предпочтение сусликами микробиотопов оценивали по плотности норových отверстий в расчете на выдел. Для выяснения влияния этих факторов на предпочтение сусликами отдельных участков биотопа вычислялся коэффициент (R^S) ранговой корреляции Спирмена. Кроме всего прочего, для этого, а также для выделения видовых биотопических ниш были проведены факторный и пошаговый дискриминантный анализы. Результаты. Анализ показателей биотопических предпочтений крапчатого, большого и желтого сусликов выявил достоверные различия. По результатам факторного анализа используемые для описания биотопов показатели достаточно хорошо передают наиболее важные свойства местообитаний для грызунов-норников открытых пространств и пригодны для характеристики биотопической приуроченности изучаемых видов сусликов в контактных поселениях. Полученные в ходе дискриминантного анализа экологические ниши изученных видов сусликов хорошо дифференцированы по биотопическим факторам, определяющим обилие кормовых ресурсов и безопасность (качество обзора). Выводы. Приведенные характеристики биотопических предпочтений трех гибридизирующих видов сусликов позволяют сделать общий вывод о видоспецифических особенностях ландшафтной приуроченности их поселений. Для крапчатого суслика характерна узкая по разнообразию злаков, но широкая по разнообразию разнотравья биотопическая ниша. Для желтого суслика, напротив – широкая по злакам, но узкая по степному разнотравью биотопическая ниша. У большого суслика выявлена широкая биотопическая ниша, характеризующаяся практически всем спектром изменений изученных биотопических показателей.

Ключевые слова: суслики, биотопические предпочтения, экологические факторы, межвидовая изоляция, Поволжье.

Abstract. Background. Biotopical preferences of contact species are the first-level factors of hybridization. They provide the "primary contact" of heterospecifics individuals. All subsequent events depend on the degree of heterospecifics "mixing": whether the contact will be short-term and accidental or the mixed population with a par-

ticular spatial structure will form. The research was aimed at studying the species specificity of biotopic preferences as a factor in interspecific isolation by the example of single-species colonies consisting of three members of the genus *Spermophilus* (russet (*Spermophilus major*), yellow (*S. fulvus*) and spotted (*S. suslicus*) ground squirrels) inhabiting the Volga region in the areas of sympatry. *Materials and methods.* Analysis of biotopic preferences of ground squirrels was carried out in 10 model colonies. The geobotanical sites were described using the method of random squares. The discount areas (75×75 m) were laid out for geobotanical descriptions, where the mapping of contours was conducted. The parameters of the environment and the number of holes were defined there. In total 705 holes were recorded, 536 of which belonged to spotted ground squirrel, 129 – to russet ground squirrel, and 40 – to yellow ground squirrel. The preferences in microhabitats demonstrated by ground squirrels were evaluated according to the density of holes per the contour. The coefficient (R^S) of Spearman's rank correlation was calculated to determine the influence of these factors on the preferences of ground squirrels in the particular areas of the biotope. The factorial and stepwise discriminant analyses were carried out to define the influence of these factors on the preferences of ground squirrels in the particular areas of the biotope and to highlight the habitat niches of species. *Results.* The analysis of indicators in biotopic preferences of spotted, russet and yellow ground squirrels revealed valid differences. Based on the results of the factor analysis, the indicators used to describe biotopes render the most important properties of the habitat for rodents living in holes in open spaces and are suitable for characterizing the biotopic preferences of the studied ground squirrels in the contact colonies. The ecological niches of the studied ground squirrels obtained in the discriminant analysis are well differentiated by biotopic factors indicating the abundance of forage resources and protection (an overview). *Conclusion.* The characteristics of habitat preferences demonstrated by three hybridized species of ground squirrels allow drawing the general conclusion about species-specific features of the landscape preferences of their colonies. The narrow in the diversity of cereals, but broad in the diversity of herbs habitat niche is common to the spotted ground squirrel. On the contrary, the broad in the diversity of cereals, but narrow in the diversity of steppe herbs habitat niche is common to the yellow squirrel. The broad habitat niche, characterized by almost the entire spectrum of changes in the studied biotopic parameters, was revealed for the russet ground squirrel.

Key words: Ground Squirrels, biotopic preferences, environmental factors, interspecific isolation, Volga region.

Биотопическая сегрегация симпатрических видов животных возможна в случае соблюдения двух основных условий: во-первых, среда должна быть гетерогенной по отношению биотопических требований вида и, во-вторых, особи должны быть способными различать одно «местообитание» от другого [1]. Противоположные качества биотопа – гомогенность, а также отсутствие выраженной «разборчивости» в местообитаниях у особей хотя бы одного из контактирующих видов – должны способствовать агрегации видов и их скрещиванию. Поэтому при исследовании биотопических предпочтений видов в условиях симбиотопии в первую очередь необходимо выяснить, как структура местообитания (микрорландшафт, структура растительности, почвы) обеспечивает сегрегацию или, наоборот, агрегацию в пространстве близких видов. С позиций динамических аспектов биотопической приуроченности видов необходимо также учитывать, что характер связей вида с теми или иными местообитаниями часто зависит от демографических параметров популяции – численности и плотности [2, 3]. В этой связи речь уже идет об «оптимальных» и «субоптимальных» для вида местообитаниях. Последние осваиваются видами лишь в периоды пиков их численности, когда запас оптимальных участков обитания уже исчерпан [4]. Кроме того, определенное влияние

на характер биотопических предпочтений видов должна оказывать и наблюдающаяся сегодня масштабная антропогенная трансформация природных ландшафтов. Таким образом, биотопические предпочтения контактирующих видов являются первым уровнем факторов гибридации. Они обеспечивают «первичный контакт» гетероспецифических особей. От степени «перемешивания» гетероспецификов зависит все последующие события: будет ли контакт кратковременным и случайным, или сформируется смешанное поселение с особой пространственной структурой. Кроме этого, возможность «выравнивания» биотопических предпочтений имеет решающее значение в случаях контакта территориальных видов, к которым относятся все виды наземных беличьих.

Одним из удобных и эффективных способов установления характера биотопических предпочтений видов млекопитающих является изучение биотопической и ландшафтной приуроченности их постоянных и временных убежищ. В жизни сусликов нора занимает особое место. Являясь частью индивидуального пространства, она, с одной стороны, является эффективным средством персонализации участка обитания, а с другой – максимально приспособлена к жизни особи, будучи элементом трансформированного ландшафта. При этом степень обеспеченности отдельной особи экологическими

ресурсами в определенной степени зависит от места размещения нор. Так, при точном определении их топографии возможно оценить предпочтения определенных микростаций для жизни и кормовой деятельности [5, 6].

Достоверность такой оценки зависит от плотности, демографических и миграционных процессов в популяции. При высокой численности сусликов, относящихся к социальным видам, обычно наблюдается активное проявление норовой деятельности, вызывающей заметный годовой прирост количества нор на территории поселения. У одиночных видов при повышении численности срабатывают миграционные процессы, ведущие в большинстве случаев к заселению микростаций, не совсем подходящих для жизни (краевые участки, заливные луга и т.д.). На таких территориях вследствие эффекта расселения показатели численности особей могут достигать уровня, наблюдающегося в центре материнских поселений [7].

К числу факторов, влияющих на численность сусликов и количество их нор, относятся обеспеченность кормами, а именно злаками, и свойства грунта – рыхлость и толщина плодородного слоя почвы [8, 9]. Даже в случаях относительной однородности среды в пределах одного поселения, используя формальные статистические процедуры, удается выделить переменные, определяющие характер размещения нор [10, 11]. Поэтому биотопические предпочтения симпатрических видов можно легко оценить по факту наличия нор и их обилию в выявленных по флористическим и эдафическим показателям микростациях [12].

Целью исследования было изучение видоспецифических биотопических предпочтений как одного из факторов межвидовой изоляции на примере одновидовых поселений в зонах симпатрии трех представителей рода *Spermophilus* (большого (*Spermophilus major*), желтого (*S. fulvus*) и крапчатого (*S. suslicus*) сусликов), обитающих в Поволжье.

Материал и методы

Анализ биотопических предпочтений сусликов проводили в десяти модельных поселениях (зона симпатрии *S. major*–*S. suslicus* – «Куроедовские Выселки», «Николаевка», «Тимеряны», «Урено-Карлинское», «Клин», «Чириково», «Ключищи», «Заречное»; зона симпатрии *S. major*–*S. fulvus* – «Дьяковка 1», «Дьяковка 2»). В этих поселениях были описаны геоботанические выделы с использованием метода случайных квадратов [13, 14]. Для более точного гео-

ботанического описания условий биотопа были разбиты учетные площадки (75×75 м), на которых провели картирование выделов. Из 105 обнаруженных видов растений для анализа использовали фоновые виды или их группировки (луговые злаки, типчак, полынь, тысячелистник, бобовые и разнотравье) [15–20]. Площадки разбивались на учетные квадраты 10×10 м (общее число – 474). На них определяли параметры среды и число нор. Кроме этого, для характеристики биотопической приуроченности норových убежищ были использованы описания окружающих их стадий по упрощенной схеме (три пробы в радиусе 10 м).

При учете топографии нор была использована принятая в зоологической литературе классификация:

1) норы с вертикальными ходами, веснянки или зимовочные норы;

2) норы с пологими ходами, времянки, наклонные, кормовые или летние норы.

Принадлежность нор видам сусликов определили по диаметрам их отверстий. Всего было учтено 705 отверстий, из них 536 были крапчатого суслика, 129 – большого, 40 – желтого. Предпочтение сусликами микробиотопов оценивали по плотности норových отверстий в расчете на выдел. Тип распределения отверстий нор определяли статистически [21, 22].

В описаниях квадратов учитывали следующие параметры:

1) проективное покрытие (%) растительности – РС;

2) толщина дерна (см) почвы – ТТ;

3) обилие (экз./1 м²):

а) мезофитных злаков – GRM;

б) ксерофитных злаков – типчака (*Festuca valeciaca* L.) – FV;

в) полыни (*Artemisia campestris* L., *Art. dracunculoides* L.) – ART;

г) тысячелистника (*Achillea nobilis* L.) – АСН;

д) бобовых (*Papilionaceae*) – PAP;

е) других видов разнотравья – HGR.

Выявление видоспецифических показателей биотопической приуроченности и процедура классификации растительных комплексов проводились по разработанной нами ранее методике [12].

Целью дальнейшего анализа было выявление особенностей распределения нор сусликов в границах поселений в зависимости от различных факторов среды и особенностей местообитания. Характер связи между отдельными факторами среды оценивали по результатам корреляционного анализа (*R*). Для выяснения степени влияния этих факторов на предпочте-

ние сусликами отдельных участков биотопа вычислялся коэффициент (R^S) ранговой корреляции Спирмена. При этом корреляционные ряды отражали изменения количества нор в учетных квадратах и градиента биотопических факторов в них. Для выяснения степени влияния этих факторов на предпочтение сусликами отдельных участков биотопа, выделения видовых биотопических ниш были проведены факторный и пошаговый дискриминантный анализы (Statistica 10.0 for Windows).

Результаты и обсуждение

Биотопические предпочтения видов сусликов, изучаемых в работе, вследствие широты их ареалов довольно разнообразны. Поэтому мы приводим характеристику биотопов, предпочитаемых видами, для каждого по отдельности.

Крапчатый суслик (S. suslicus). Биотопическими факторами, лимитирующими его распространение, являются обеспеченность кормовыми ресурсами и эдафические условия местообитания [12, 23]. Высота травостоя решающего значения для этого вида не имеет (в отличие от других видов сусликов).

Описания растительности на геоботанических площадках в четырех поселениях крапчатого суслика («Куроедовские Выселки», «Николаевка», «Тимерсяны» и «Урено-Карлинское») показали, что поселения этого вида приурочены к участкам со средними значениями числа микростабиальных переходов (lim: 2,23–5,82; $M = 4,36$) и средней мозаичностью растительности (lim: 1,23–1,63; $M = 1,44$). *S. suslicus* тяготеет к злаково-бобово-тысячелистниковым ассоциациям ($R_{GRM/PAP} = 0,51$; $R_{GRM/ACH} = 0,45$; $p < 0,001$). Толщина дерна и проективное покрытие растительности в них определяется обилием типчака ($R_{TT/FV} = 0,17$; $p < 0,05$) и тысячелистника ($R_{PC/ACH} = 0,41$; $p < 0,001$). Подавляющее большинство нор грызуна (86 % из 536 обследованных) было обнаружено на злаковниках (Grg), представленных злаково-тысячелистниково-разнотравными (52,6 %) и злаково-разнотравно-тысячелистниковыми (10,8 %) ассоциациями (рис. 1,б). Плотность нор на таких участках высока (5,95 нор/100 м²). Типчаково-разнотравно-полынные (3,1 %) и полынные ассоциации, бедные привычными кормами, крапчатым сусликом используются редко (7,4 % от общего числа нор). Здесь он предпочитает устраивать только вертикальные норы. Можно предположить, что такие участки более приемлемы для зимовки. К тому же эти ассоциации являются нетипичными для травя-

нистой растительности биотопов, в которых встречается крапчатый суслик.

Крапчатый суслик избегает участков с толщиной дерна 6–7 и 9–10 см (14,5 % вертикальных и 22,0 % наклонных нор). Чаще им используется пространство поселения со средними значениями градиента условий среды по этому фактору (7–9 см) – 85,5 % и 78,0 %, соответственно. На участках поселения, где толщина дерна составляла 6–7 см, отмечается высокая плотность нор – от 7,91 до 4,40 н/100 м². На других территориях обнаружено только 1,98 нор/100 м² (рис. 1,б).

На распределение нор крапчатого суслика определенное влияние оказывает проективное покрытие растительности (рис. 1,а). Так, максимальное количество нор и их плотность (5,00–7,42 нор/100 м²) было отмечено для участков с покрытием 15–75 %. При покрытии более 75 % этот показатель снижается до 3,77 нор/100 м².

Максимальная корреляционная связь между количеством нор в учетных квадратах и градиентами факторов среды была выявлена по обилию злаков ($R^S = 0,48$) и толщине дерна ($R^S = 0,55$) для вертикальных нор, и обилию бобовых ($R^S = 0,37$) и разнотравья ($R^S = 0,45$) для временных нор. Из факторов, препятствующих строительству вертикальных нор, наиболее существенными оказались проективное покрытие растительности ($R^S = -0,42$) и обилие типчака ($R^S = -0,46$). При увеличении обилия полыни в растительных комплексах наблюдается уменьшение количества наклонных нор ($R^S = -0,38$).

Большой суслик (S. major). Для этого вида характерно тяготение к мезофильным, несильно задерненным, увлажненным и песчаным биотопам со злаково-разнотравной растительностью, поэтому во многих местностях его называют «луговым» сусликом. Часто выбор местообитания больше зависит от эдафических условий, чем от характера растительности, поэтому большой суслик нередко встречается на участках степей, богатых и ксерофитными растительными элементами – типчаком и полынью [12, 24, 25].

Описания растительности на геоботанических площадках в трех поселениях большого суслика («Чириково», «Ключищи», «Заречное») показали, что его поселения приурочены к участкам с высокими значениями числа микростабиальных переходов (lim: 5,09–9,82; $M = 7,46$) и высокой степенью мозаичности растительности (lim: 1,36–1,83; $M = 1,60$). Большой суслик тяготеет к злаково-типчаково-разнотравно-тысячелистниковым ассоциациям ($R_{GRM/FV} = 1,00$; $R_{HGR/ACH} = 0,93$; $p < 0,001$). Степень задернения

и проективное покрытие определяется злаками, образующими дерновину ($R_{TT/GRM} = 0,99$; $p < 0,001$) – в частности, типчаком ($R_{PC/FV} = 0,77$; $p < 0,001$). Для таких биотопов характерна отрицательная связь обилия злаков и полыни ($R_{GRM/ART} = -0,79$; $p < 0,001$) (см. рис. 1, а,б). Подавляющее число нор большого суслика приходилось на злаковники – 70,7 %, остальная часть (29,3 %) – на участки с полынными растительными комплексами (см. рис. 1,в). Из злаковых ассоциаций им наиболее предпочитаемы типчаково-разнотравные (56,9 %) и типчаково-разнотравно-тысячелистниковые (3,5 %). Ассоциации, образованные мезофитными злаками,

используются этим видом избирательно: 6,9 % нор были встречены на их разнотравно-полынных комплексах. Остальная часть нор была приурочена к участкам с злаково-тысячелистниково-разнотравными ассоциациями. Таким образом, большой суслик отдает предпочтение злаковым фитокомплексам, включающим в себя ксерофитные компоненты. Участки с полынью используются большим сусликом только при значениях ее обилия не ниже 50 % (полынно-злаково-типчаковые комплексы). На таких участках плотность нор изменялась в пределах от 0,51 до 0,74 нор/100 м² (см. рис. 1,в).

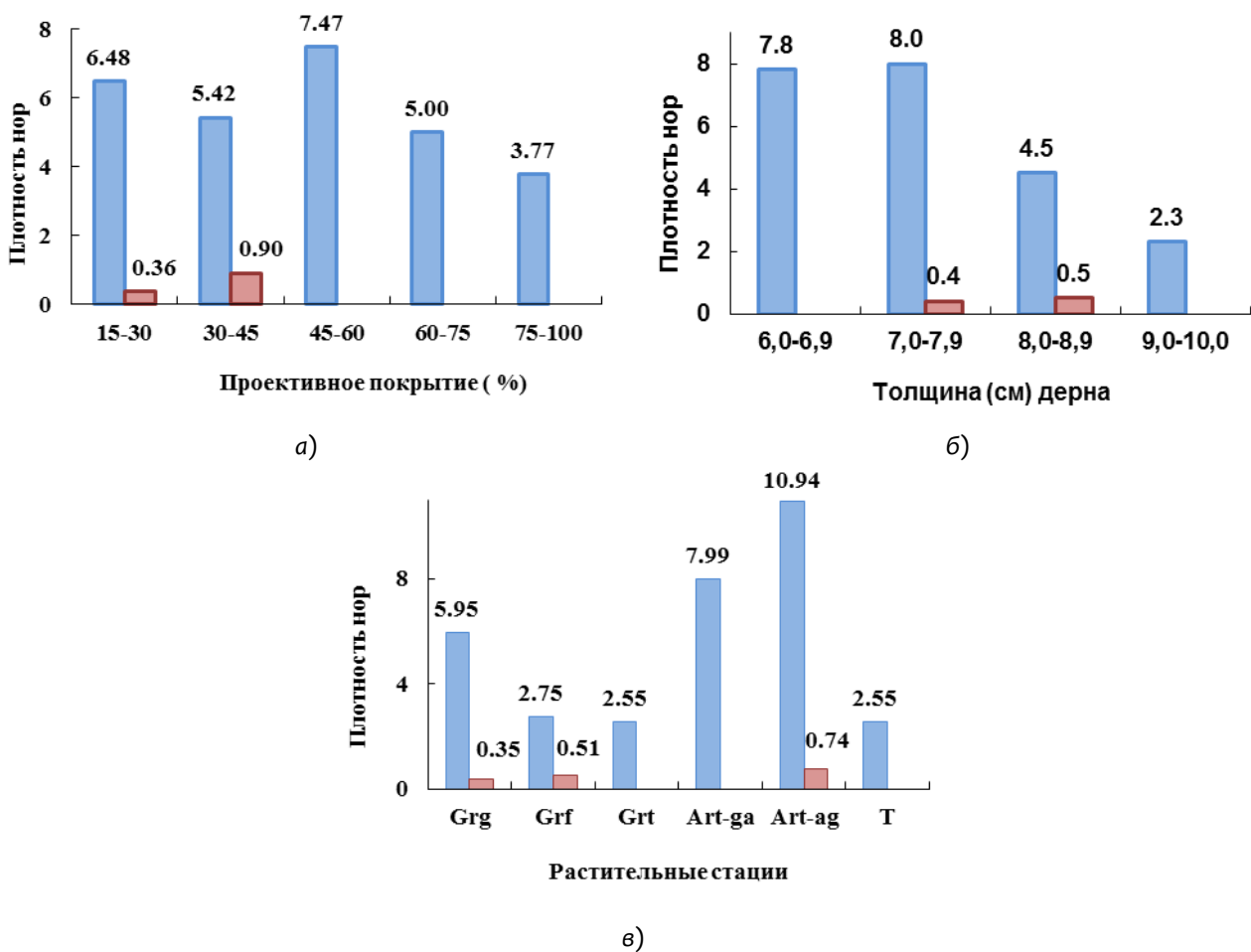


Рис. 1. Плотность нор (нор/100 м²) крапчатого и большого сусликов в одновидовых поселениях при различных условиях среды [по 12]

Fig. 1. Density of holes (holes / 100 m²) of spotted and russet ground squirrels in single-species settlements under different environmental conditions [12]

Вертикальные и наклонные норы большой суслик устраивает на участках, отличающихся по флористическим характеристикам. Для строительства вертикальных нор суслики предпочитали типчаковые ассоциации (76,6 %) – 0,42 нор/100 м², а полынные – для устройства

наклонных (50,0 %) – 0,64 нор/100 м². Выбор места строительства нор зависит от степени задернения и проективного покрытия растительности (см. рис. 1,а,б). Количество нор было максимальным на участках с толщиной дерна 7–8 см (69,0 %) и проективным покрытием до

45 % (86,2 %). Вертикальные норы численно превосходили наклонные на участках с толщиной дерна 7–8 см (76,6 % к 60,7 %, соответственно), а при толщине 8–9 см наблюдалось обратное их соотношение (23,3 % к 39,3 %, соответственно).

Количество вертикальных нор в учетных квадратах положительно коррелировало со всеми параметрами среды (R^S – от 0,80 до 0,50). Максимальные коэффициенты корреляции были получены по обилию бобовых ($R^S = 0,80$) и тысячелистника ($R^S = 0,77$), проективному покрытию ($R^S = 0,70$). Для наклонных нор были выявлены сходные отношения, за исключением трех факторов: толщины дерна, обилия злаков и типчака, по которым корреляционная связь отсутствует.

В гибридной зоне *S. major*–*S. fulvus* поселения большого суслика встречаются на опустыненных степных участках с однородной типчаково-ковылковой растительностью (*Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*) с участием прутняка (*Kochia prostrata*), мятлика луковичного (*Poa bulbosa*) и разнотравья (*Galatella villosa*, *Medicago falcata*, *Potentilla bifurca*, *Ferula tatarica*), характеризующихся тяжелыми суглинистыми почвами, 50 %-м проективным покрытием и травостоем, не превышающим по высоте 25 см [26].

Заметим, что описанная выше специфика внутрибиотопической приуроченности нор крапчатого и большого сусликов реализуются на фоне существенных различий в плотности размещения их нор. Число нор крапчатого суслика всегда больше на единицу площади, чем у большого. Это объясняется особенностями биологии *S. suslicus*. Виду свойственно образование компактных колоний с высокой численностью особей [27]. Такие же плотные поселения характерны и для зоны симпатрии с большим сусликом. Для последнего, напротив, характерны поселения с низкой плотностью и с равномерным распределением особей [28]. Наши исследования зоны симпатрии подтверждают эти данные. Норы крапчатого суслика распределены агрегировано – вероятно, прежде всего, вследствие неравномерного распределения подходящих для их строительства условий. Однако это относится исключительно к вертикальным норам; временки, в отличие от них, распределены регулярно. В противоположность крапчатому, все норы большого суслика в исследованных поселениях были распределены регулярно.

В видовых поселениях этих сусликов выявлена определенная специфичность в выборе зверьками места для строительства нор. Основными факторами при этом являются обилие и

видовой состав злаков, а также проективное покрытие растительности и толщина дерна. Два последних фактора в основном влияют на выбор типа строящейся норы (вертикальная или наклонная). Наклонные (кормовые) норы связаны с проективным покрытием, т.е. насыщенностью местообитания пищевыми ресурсами, а вертикальные – с толщиной дерна, которая определяет сохранность входа. Распределение в поселении особей большого суслика коррелирует с обилием овсяницы желобчатой или типчака (*Festuca valesiaca*) – индикатора ксерофитной флоры. Крапчатый суслик более мезофильен. Его норы регистрируются на злаковых ассоциациях с высокой долей мезофитных видов. Полученные достоверные различия ($p < 0,0001$) видов в использовании биотопа определяются местоположением только вертикальных нор.

По степени задернения и проективному покрытию участки, предпочитаемые симпатрическими большим и крапчатым сусликами, достоверно различаются. Если для большого суслика привлекательными являются территории со средней степенью задернения, то для крапчатого диапазон участков с различной мощностью дернины шире. Большой суслик предпочитает участки с проективным покрытием растительности от 15 до 45 %, для крапчатого этот показатель более изменчив и охватывает весь спектр показателей степени покрытия исследованных участков (15–100 %). При этом доля вертикальных нор этого вида при нарастании проективного покрытия растительности также закономерно увеличивается.

При сравнении общебиотопических показателей чистых поселений крапчатого и большого сусликов был выявлен ряд отличий, отражающих, на наш взгляд, видовую специфичность выбора микростаций. Так, отмечены достоверные различия ($p < 0,0001$) по количеству стациальных переходов и мозаичности растительности места обитания. Оба показателя значительно выше у большого суслика. Можно предположить, что выбор мест для устройства нор у этого вида связан с более широким спектром питания. Предпочитаемые сусликами микростанции различаются по степени ксерофитности: крапчатый выбирает участки со злаково-бобовой растительностью, большой – с высоким обилием типчака.

Таким образом, проведенный анализ показателей биотопических предпочтений крапчатого и большого сусликов выявил достоверные отличия этих видов в выборе биотопов в качестве местообитаний.

Желтый суслик (S. fulvus). Основными местообитаниями этого вида являются глинистые и лесовые пустыни и полупустыни, а также закрепленные растительностью пески. На севере ареала желтый суслик встречается в сухой степи и полупустыне. Здесь *S. fulvus* заселяет преимущественно участки с плотной суглинистой и супесчаной почвой. Стации, в которых обитает желтый суслик, чрезвычайно разнообразны, но наиболее типичной считается полынно-злаковая формация [29].

Исследования биотопической приуроченности желтого суслика в Поволжье (Саратовская и Волгоградская обл.) и на прилегающих территориях (Казахстан) выявили, что этот вид тяготеет к полынно-злаковым растительным ассоциациям с высокой долей рудеральных видов растений. При этом поселения данного вида встречаются как на равнинных биотопах, так и по склонам балок и овражных систем, покрытых высокостебельными рыхлокустными злаками – ковылем и тонконогом (например, окрестности с. Воскресенка Энгельского р-на Саратовской обл.). В Западном Казахстане (Актыубинская обл.) желтый суслик образует разреженные поселения на полынно-злаковых равнинных опустыненных массивах, на тяжелых суглинках или в припойменных долинах среди бугристо-рядовых, закрепленных колосняком (*Elymus giganteus*) песков. Еще одной характерной чертой биотопических предпочтений *S. fulvus* является высокая степень тяготения этого вида к антропогенным трансформированным степным и полупустынным ландшафтам (свалки, заброшенные фермы, поселковые неорганизованные пастбища для скота и т.д.). Например, для растительности поселения желтого суслика (5–10 ос/га, с. Дьяковка Краснокутского р-на Саратовской обл.) характерен пастбищный вариант гемипсаммофитной степи с господством песчаного ковыля (*Stipa anomala*), луковичного мятлика (*Poa bulbosa*) и представителей разнотравья (*Potentilla argentea*, *Centaurea marschalliana*, *Helichrysum arenarium*, *Euphorbia seguieriana*, *Artemisia austriaca* и др.) [30, 31].

Подробное изучение биотопических предпочтений желтого суслика в чистовидовом поселении (окрестности с. Дьяковка Краснокутского р-на Саратовской обл.) показало, что норы ($n = 40$) грызуна приурочены к злаково-полынным растительным ассоциациям, которые характеризуются следующими показателями: проективное покрытие – $55,3 \pm 2,0$ (%), толщина дерна – $8,3 \pm 0,1$ (см), обилие злаков – $63,3 \pm 2,9$ (%), обилие полыни – $17,8 \pm 2,2$ (%),

обилие типчака – $17,8 \pm 2,2$ (%), обилие тысячелистника – $3,9 \pm 1,7$ (%), обилие бобовых – $0,2 \pm 0,1$ (%), обилие разнотравья – $9,3 \pm 1,1$ (%).

Для уточнения приведенных характеристик биотопических предпочтений трех видов сусликов, а также для сравнения их биотопической «требовательности» были проведены факторный (выявление определяющих факторов среды и определение характера и степени включенности в них изученных биотопических параметров) и дискриминантный (выяснение степени расхождения биотопических ниш изученных видов сусликов) анализ.

Факторный анализ (метод главных компонент) биотопических показателей по чистовидовым поселениям большого, крапчатого и желтого сусликов проводили при условии формирования двух факторов, описывающих, на наш взгляд, две наиболее важные особенности биотопа – обеспеченность кормовыми ресурсами, а также эдафические условия и качество обзора (проективное покрытие и высота травостоя).

Проанализированные биотопические показатели объединяются в два кластера, соответствующие основным свойствам биотопа – «кормность» и эдафические свойства («качество субстрата») (табл. 1, рис. 2). По первому фактору (F1) максимальная нагрузка выявлена для обилия злаков (0,912) и ксерофитных элементов – типчака (–0,822) и полыни (–0,727). Этот фактор, по-видимому, соответствует градиентным изменениям степени мезофитности биотопа. По второму фактору (F2) максимальная нагрузка отмечается для проективного покрытия (0,831), толщины дерна (0,595) и обилия тысячелистника (0,773). Этот фактор, вероятно, соответствует градиентным изменениям эдафических свойств и качества обзора биотопа. Данный вывод подтверждается тем, что и проективное покрытие растительности, и обилие тысячелистника являются показателями, связанными с высотой травостоя.

Таким образом, по результатам факторного анализа используемые для описания биотопов показатели достаточно хорошо описывают наиболее важные свойства местообитаний для грызунов-норников открытых пространств и вполне пригодны для характеристики биотопической приуроченности изучаемых видов сусликов в контактных поселениях.

Для выяснения степени расхождения биотопических ниш изученных видов сусликов был использован дискриминантный анализ (табл. 2, рис. 3).

Таблица 1

Результаты факторного анализа (метод главных компонент) биотопических показателей местообитаний большого, крапчатого и желтого сусликов

Table 1

Results of factor analysis (dominant component method) of biotopic indicators for habitats of russet, spotted and yellow ground squirrels

Биотопические показатели и параметры анализа	Фактор 1 (F1)	Фактор 2 (F2)
	Факторные нагрузки (нормализованное вращение)	
Проективное покрытие (PC)	0,039	0,831*
Толщина дерна (TT)	-0,479	0,595*
Обилие злаков (GRM)	0,912*	-0,211
Обилие типчака (FV)	-0,822*	-0,051
Обилие полыни (ART)	-0,727*	-0,082
Обилие тысячелистника (ACH)	0,372	0,773*
Обилие бобовых (PAP)	0,513	0,306
Обилие разнотравья (HGR)	-0,315	-0,197
Собственные числа	2,795	1,801
% общей дисперсии	34,9	22,5
Кумуляция собственных чисел	2,795	4,596
Кумулятивный % дисперсии	34,9	57,4

Примечание: * – факторы, вошедшие в кластер нагрузок.

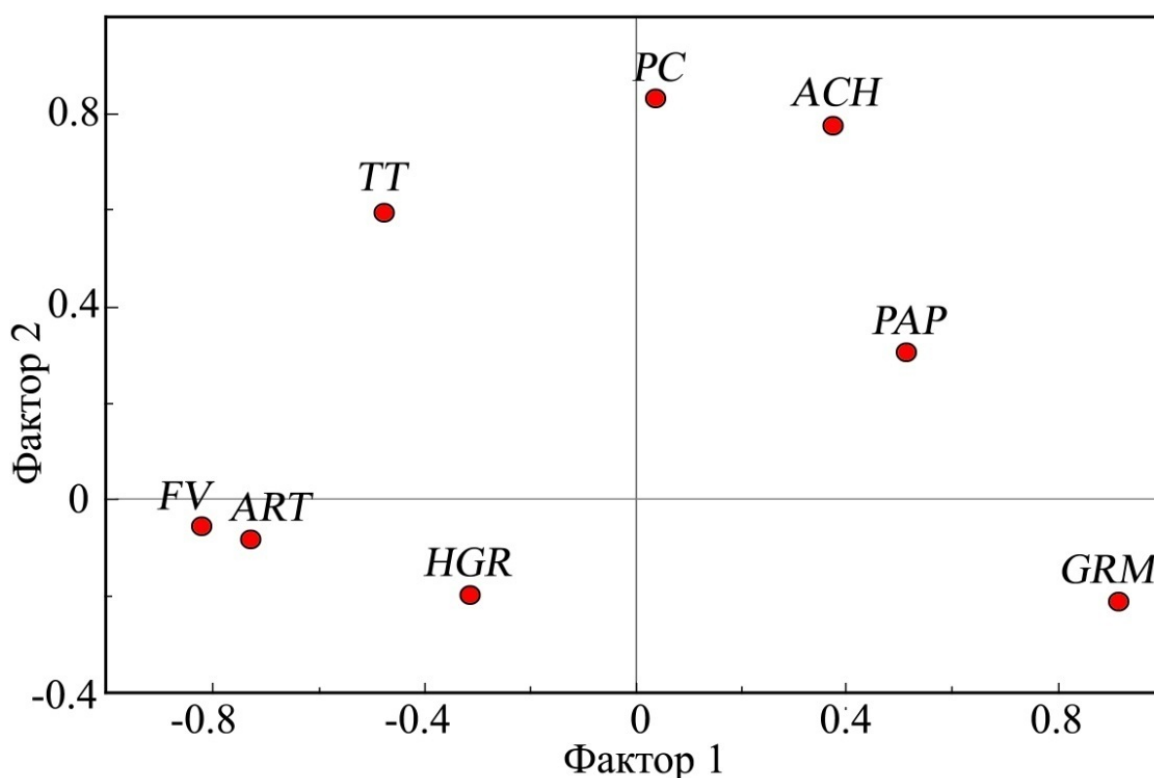


Рис. 2. Расположение биотопических показателей местообитаний большого, крапчатого и желтого сусликов в ортогональном векторном пространстве (F1, F2) по результатам факторного анализа (метод главных компонент), биотопические показатели: PC – проективное покрытие, TT – толщина дерна; обилие: GRM – злаков, FV – типчака, ART – полыни, ACH – тысячелистника, PAP – бобовых, HGR – разнотравья

Fig. 2. Location of biotopic indicators in the habitats of russet, spotted and yellow ground squirrels in the orthogonal vector space (F1, F2) according to the results of factor analysis (dominant component method), biotopic indicators: PC - projective coverage, TT - sod thickness; abundance: GRM - cereals, FV - fescue, ART - Artemisia, ACH - yarrow, PAP - legumes, HGR - herbs

Таблица 2

Результаты пошагового дискриминантного анализа показателей биотопических ниш большого, крапчатого и желтого сусликов

Table 2

Results of step-by-step discriminant analysis of indicators for biotopic niches of russet, spotted and yellow ground squirrels

Параметры анализа	Дискриминантные функции	
	DF1	DF2
Собственные числа	0,580	0,084
χ^2 -тест ($p > 0,001$)	472,49	70,60
Степени свободы	16	7
Процент объясненной дисперсии (%)	87	13
Коэффициенты линейной корреляции переменных и дискриминантных функций		
Проективное покрытие (PC)	-0,004	0,213
Толщина дерна (TT)	-0,312	0,497
Обилие злаков (GRM)	0,660	-0,382
Обилие типчака (FV)	-0,774	0,020
Обилие полыни (ART)	-0,353	-0,172
Обилие тысячелистника (ACH)	0,150	0,557
Обилие бобовых (PAP)	0,042	0,404
Обилие разнотравья (HGR)	0,252	0,259

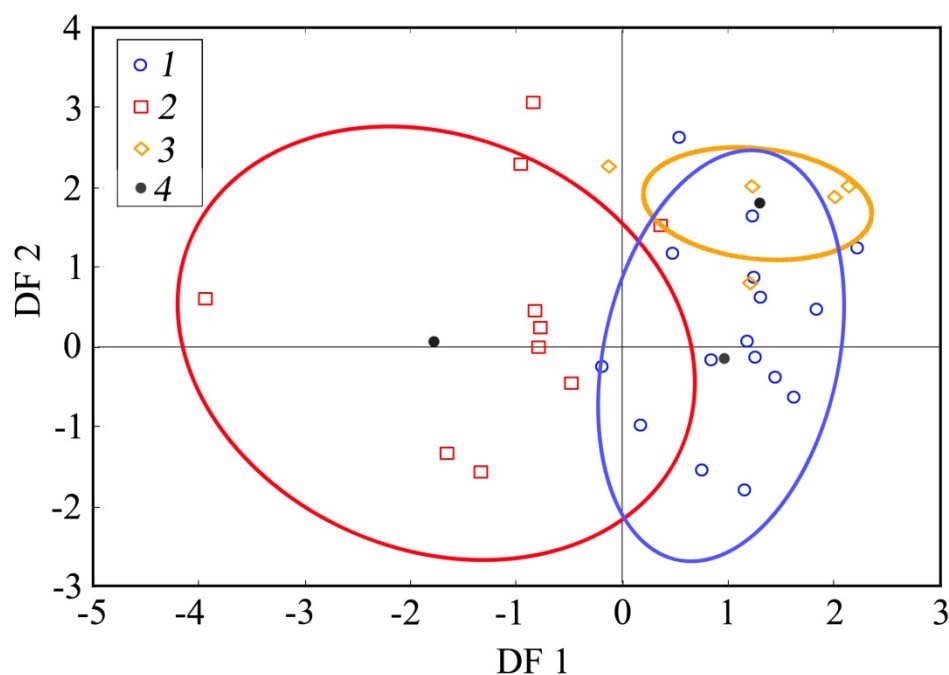


Рис. 3. Расположение эллипсов биотопических ниш крапчатого (1), большого (2) и желтого (3) сусликов в пространстве дискриминантных функций (DF1, DF2); 4 – центры эллипсов рассеивания

Fig. 3. Location of ellipses of biotopic niches of spotted (1), russet (2) and yellow (3) ground squirrels in the space of discriminant functions (DF1, DF2); 4 - centroids of dispersion ellipses

По первой дискриминантной функции (DF1, 87 %) расхождение эллипсов биотопических параметров видовых местообитаний отмечается только для большого и крапчатого сусликов. Максимальные факторные нагрузки по оси этой функции приходятся на обилие мезофитных злаков (0,66), типчака (-0,77) и полыни (-0,35). При этом узкая ниша *S. suslicus* указы-

вает на предпочтение им мезофитной злаковой растительности, тогда как большой и желтый суслики способны использовать и ксерофитные ее виды. Вторая дискриминантная функция (DF2, 13 %) не позволяет надежно разделить эллипсы биотопических ниш. Однако по этой дискриминантной оси заметна большая ширина ниш *S. major* и *S. suslicus* при относительно уз-

кой нише *S. fulvus*. При этом максимальная факторная нагрузка по оси этой функции отмечается для показателей обилия степного разнотравья (0,26), тысячелистника (0,64), бобовых (0,56), а также толщине дерна (0,50).

Таким образом, ниши изученных видов сусликов хорошо дифференцированы по биотопическим факторам, определяющим обилие кормовых ресурсов и безопасность (качество обзора). Ресурсная составляющая местообитаний прежде всего связана с обилием злаков и разнотравья. При этом качественную ее сторону отражает градиентный вектор ксерофитизации растительных сообществ. Безопасность биотопа связана с качеством обзора, который определяется показателями проективного покрытия растительности и обилием высокостебельных ее элементов (тысячелистник, степное разнотравье). Неслучайно, на наш взгляд, что именно по этому параметру местообитаний расходятся биотопические ниши желтого и крапчатого сусликов. Так как желтый суслик является более крупным видом (в 1,5 раза) и часто использует естественные и искусственные возвышения для строительства норových убежищ, он имеет очевидные преимущества в использовании высокостебельных растительных стадий с высоким проективным покрытием. Здесь необходимо заметить, что в действительности эти два вида никогда не контактируют друг с другом, так как являются географическими викариатами и обитают на разных берегах Волги. Однако выявление таких различий в местообитаниях по используемым биотопическим показателям даже у априори не подлежащих сравнению видов указывает на правильность выбора именно этих показателей в качестве диагностирующих биотопические предпочтения сусликов.

Заключение

Приведенные характеристики биотопических предпочтений трех гибридизирующих видов сусликов позволяют сделать общий вывод о видоспецифических особенностях ланд-

шафтной приуроченности их поселений. Крапчатый суслик тяготеет к естественным или пастбищным ландшафтам, характеризующимся низким травостоем. Вероятно, обилие высокостебельных растений для этого мелкого вида сусликов является критическим вследствие ухудшения обзора и снижения безопасности биотопа. Вид предпочитает селиться в биотопах, растительные ассоциации которых образованы преимущественно однолетними и многолетними низкостебельными злаками (мятлики, типчак, овсецы) и богатым степным разнотравьем. Именно поэтому, например, по данным дискриминантного анализа для крапчатого суслика характерна узкая по разнообразию злаков, но широкая по разнообразию разнотравья биотопическая ниша. Для желтого суслика, напротив, характерна широкая по злакам, но узкая по степному разнотравью биотопическая ниша. При этом данный вид тяготеет к растительным стадиям, богатым рудеральной и высокостебельной растительностью, составляющей основу кормового рациона в летний период активности. И, наконец, у большого суслика выявлена широкая биотопическая ниша, характеризующаяся практически всем спектром изменений изученных биотопических показателей. Этот вид, как и желтый суслик, может заселять биотопы, богатые рудеральной и высокостебельной растительностью, однако излюбленными его местообитаниями являются луговые, богатые мезофитными злаками и растительными ассоциациями. Поэтому при выраженной гетерономности биотопа *S. major* часто заселяет именно такие участки биотопа.

Благодарности

Исследование проведено в рамках базовой части государственного задания ФГБОУ ВО «Пензенский государственный университет» в сфере научной деятельности на 2017–2019 гг. (проект 6.7197.2017/БЧ) и при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 16-34-60059 мол_а_дк (Закс С. С.).

Библиографический список

1. Панов, Е. Н. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц / Е. Н. Панов. – М. : Наука, 1989. – С. 38–59.
2. Brown, J. L. The buffer effect and productivity in tit populations / J. L. Brown // Amer. Natur. – 1969. – Vol. 103. – P. 347–354.
3. Wiens, J. A. Pattern and process in grassland bird communities / J. A. Wiens // Ecological Monographs. – 1973. – Vol. 43. – P. 237–270.
4. Панов, Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяции / Е. Н. Панов. – М. : Наука, 1983. – 423 с.
5. Murray, G. B. Effects of environmental structure on the burrow distribution of thirteen-lined ground squirrels, *Spermophilus tridecemlineatus* (Sciuridea) / G. B. Murray, B. M. Vestal // South-west. Natur. – 1979. – Vol. 24, № 1. – P. 79–85.

6. Elliot, C. L. The influence of soil moisture on burrow placement by Columbian ground squirrels in Central Idaho / C. L. Elliot // Murrelet. – 1983. – Vol. 64, № 2. – P. 62–63.
7. Weddell, B. I. Dispersion of Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*) in meadow steppe and coniferous forest / B. I. Weddell // J. Mammal. – 1989. – Vol. 70, № 4. – P. 842–845.
8. Крылова, Т. В. Закономерности стациального распределения поселений малого горного суслика / Т. В. Крылова, Л. А. Дейстфельдт // Экология. – 1987. – № 1. – С. 59–66.
9. Ткаченко, В. С. Размещение нор горных сусликов внутри изолированных поселений / В. С. Ткаченко // Экология и охрана горных видов млекопитающих : материалы III Всесоюзн. шк. – М., 1987. – С. 183–185.
10. Owings, D. H. Correlates of burrow location in Bechey ground squirrels / D. H. Owings, M. K. Borcheart // Great Basin Natur. – 1975. – Vol. 35, № 4. – P. 402–404.
11. Betts, B. I. Geographic distribution and habitat preferences of Washington ground squirrels (*Spermophilus washingtoni*) / B. I. Betts // Northwest Natur. – 1990. – Vol. 71, № 2. – P. 27–37.
12. Титов, С. В. Биотопические предпочтения большого (*Spermophilus major* Pall.) и крапчатого (*S. suslicus* Güld.) сусликов в недавно возникшей зоне симпатрии / С. В. Титов // Зоологический журнал. – 2000. – Т. 79, № 1. – С. 64–72.
13. Василевич, В. И. Статистические методы в геоботанике / В. И. Василевич. – Л. : Наука, 1969. – 231 с.
14. Воронов, А. Г. Геоботаника / А. Г. Воронов. – М. : Высш. шк., 1973. – 384 с.
15. Станков, А. Н. Определитель высших растений европейской части СССР / А. Н. Станков, А. К. Талиев. – М. : Советская наука, 1949. – 1151 с.
16. Нейштадт, Ф. М. Определитель растений средней полосы Европы / Ф. М. Нейштадт. – М. : Учпедгиз, 1963. – 638 с.
17. Губанов, И. А. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 1. Папоротники, хвощи, плауны, голосемянные, покрытосемянные (однодольные) / И. А. Губанов, К. В. Киселева, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров. – М. : ТНИ КМК, 2002. – 521 с.
18. Губанов, И. А. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 2. Покрытосемянные (раздельнолепестные) / И. А. Губанов, К. В. Киселева, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров. – М. : ТНИ КМК, 2003. – 665 с.
19. Губанов, И. А. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 3. Покрытосемянные (раздельнолепестные) / И. А. Губанов, К. В. Киселева, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров. – М. : ТНИ КМК, 2004. – 520 с.
20. Маевский, П. Ф. Флора средней полосы европейской части России / П. Ф. Маевский. – М. : ТНИ КМК, 2006. – 600 с.
21. Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М. : Мир, 1981. – С. 161.
22. Шилов, И. А. Экология / И. А. Шилов. – М. : Высш. шк., 1997. – С. 246–247.
23. Титов, С. В. Современное распространение и изменение численности крапчатого суслика в восточной части ареала / С. В. Титов // Зоологический журнал. – 2001. – Т. 80, № 2. – С. 230–235.
24. Млекопитающие Казахстана. Грызуны (сурки и суслики) / А. А. Слудский, С. Н. Варшавский, М. И. Исмаилов, В. И. Капитонов, И. Г. Шубин. – Алма-Ата : Наука, 1969. – Т. 1, ч. 1. – С. 159–177.
25. Стариков, В. П. Некоторые особенности рыжеватого суслика лесостепи южного Зауралья / В. П. Стариков, А. М. Гумаров // Животный мир Южного Урала и Северного Прикаспия : тез. докл. и материалы III регион. конф. – Оренбург : ОГПИ, 1995. – С. 35–40.
26. Шилова, С. А. Смешанные поселения рыжеватого и желтого сусликов в зоне совместного обитания / С. А. Шилова, Л. Е. Савиная, М. В. Касаткин // Поволжский экологический журнал. – 2002. – № 1. – С. 82–84.
27. Лобков, В. А. Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья: биология, функционирование популяций / В. А. Лобков. – Одесса : Астропринт, 1999. – 272 с.
28. Юшина, Н. Г. Изменчивость поведения рыжеватого суслика (*Citellus major*) / Н. Г. Юшина, А. Г. Семенов // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих : материалы Всесоюзн. совещ. – М., 1988. – С. 197–199.
29. Мекленбурцев, Р. Н. К экологии и распространению некоторых грызунов равнинной части Зеравшанской долины / Р. Н. Мекленбурцев // Труды САГУ. Серия VIII-а, Зоология. – 1935. – Вып. 17.
30. Неронов, В. В. Характеристики выводков желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.) в зависимости от состояния растительного покрова вблизи выводковых нор / В. В. Неронов, В. С. Попов // Суслики Евразии (роды *Spermophilus* и *Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия : материалы Рос. науч. конф. – М. : РАН, 2005. – С. 66–68.
31. Попов, В. С. Роль социальных связей в пространственной структуре поселения желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht. 1823) : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Попов В. С. – М., 2007. – 24 с.

References

1. Panov Ye. N. *Gibridizatsiya i etologicheskaya izolyatsiya u ptits* [Hybridization and ethological isolation in birds]. Moscow: Nauka, 1989, pp. 38–59.
2. Brown J. L. Amer. Natur. 1969, vol. 103, pp. 347–354.
3. Wiens J. A. Ecological Monographs. 1973, vol. 43, pp. 237–270.

4. Panov Ye. N. *Povedeniye zhitovnykh i etologicheskaya struktura populyatsii* [Behavior of animals and ethological structure of the population]. Moscow: Nauka, 1983, 423 p.
5. Murray G. B., Vestal B. M. South-west. Natur. 1979, vol. 24, no. 1, pp. 79–85.
6. Elliot C. L. Murrelet. 1983, vol. 64, no. 2, pp. 62–63.
7. Weddell B. I. J. Mammal. 1989, vol. 70, no. 4, pp. 842–845.
8. Krylova T. V., Deystfeldt L. A. *Ekologiya* [Ecology]. 1987, no. 1, pp. 59–66.
9. Tkachenko V. S. *Ekologiya i okhrana gornyykh vidov mlekopitayushchikh: materialy III Vsesoyuzn. shk* [Ecology and protection of mountain species of mammals: materials III All-Union school]. Moscow, 1987, pp. 183–185.
10. Owings D. H., Borcheart M. K. Great Basin Natur. 1975, vol. 35, no. 4, pp. 402–404.
11. Betts B. I. Northwest Natur. 1990, vol. 71, no. 2, pp. 27–37.
12. Titov S. V. *Zoologichesky zhurnal* [Zoological Journal]. 2000, vol. 79, no. 1, pp. 64–72.
13. Vasilevich V. I. *Statisticheskiye metody v geobotanike* [Statistical methods in geobotany]. Leningrad: Nauka, 1969, 231 p.
14. Voronov A. G. *Geobotanika* [Geobotany]. Moscow: Vyssh. shk., 1973, 384 p.
15. Stankov A. N., Taliyev A. K. *Opredelitel vysshikh rasteny evropeyskoy chasti SSSR* [Determinant of higher plants in the European part of the USSR]. Moscow: Sovetskaya nauka, 1949, 1151 p.
16. Neyshtadt F. M. *Opredelitel rasteny sredney polosy Yevropy* [Determinant of plants in the central part of Europe]. Moscow: Uchpedgiz, 1963, 638 p.
17. Gubanov I. A., Kiseleva K. V., Novikov V. S., Tikhomirov V. N. *Illyustrirovanny opredelitel rasteny Sredney Rossii. T. 1. Paprotniki, khvoshchi, plauny, golosemyannye, pokrytosemyannye (odnodolnye)* [Illustrated determinant of plants in Central Russia. V. 1. Ferns, horsetails, placentas, gymnosperms, angiosperms (monocots)]. Moscow: TNI KMK, 2002, 521 p.
18. Gubanov I. A., Kiseleva K. V., Novikov V. S., Tikhomirov V. N. *Illyustrirovanny opredelitel rasteny Sredney Rossii. T. 2. Pokrytosemyannye (razdelnolepstyne)* [Illustrated determinant of plants in Central Russia. V. 2. Angiosperms (split-lobed)]. Moscow: TNI KMK, 2003, 665 p.
19. Gubanov I. A., Kiseleva K. V., Novikov V. S., Tikhomirov V. N. *Illyustrirovanny opredelitel rasteny Sredney Rossii. T. 3. Pokrytosemyannye (razdelnolepstyne)* [Illustrated determinant of plants in Central Russia. V. 3. Angiosperms (split-lobed)]. Moscow: TNI KMK, 2004, 520 p.
20. Mayevsky P. F. *Flora sredney polosy evropeyskoy chasti Rossii* [Flora in the central part of European Russia]. Moscow: TNI KMK, 2006, 600 p.
21. Pianka E. *Evolutsionnaya ekologiya* [Evolutionary ecology]. Moscow: Mir, 1981, p. 161.
22. Shilov I. A. *Ekologiya* [Ecology]. Moscow: Vyssh. shk., 1997, pp. 246–247.
23. Titov S. V. *Zoologichesky zhurnal* [Zoological Journal]. 2001, vol. 80, no. 2, pp. 230–235.
24. Sludsky A. A., Varshavsky S. N., Ismagilov M. I., Kapitonov V. I., Shubin I. G. *Mlekopitayushchiye Kazakhstana. Gryzuny (surki i susliki)* [Mammals of Kazakhstan. Rodents (marmots and ground squirrels)]. Alma-Ata: Nauka, 1969, vol. 1, part 1, pp. 159–177.
25. Starikov V. P., Gumarov A. M. *Zhivotny mir Yuzhnogo Urala i Severnogo Prikaspiya: tez. dokl. i materialy III region. konf.* [Animal world of the Southern Urals and Northern Caspian Region: materials of the III regional conference]. Orenburg: OGPI, 1995, pp. 35–40.
26. Shilova S. A., Savinetskaya L. Ye., Kasatkin M. V. *Povolzhsky ekologichesky zhurnal* [The Volga Ecological Journal]. 2002, no. 1, pp. 82–84.
27. Lobkov V. A. *Krapchaty suslik Severo-Zapadnogo Prichernomor'ya: biologiya, funktsionirovaniye populyatsy* [Spotted ground squirrel in the North-Western Black Sea region: biology, population functioning]. Odessa: Astroprint, 1999, 272 p.
28. Yushina N. G., Semenov A. G. *Kommunikativnyye mekhanizmy regulirovaniya populyatsionnoy struktury u mlekopitayushchikh: materialy Vsesoyuzn. soveshch* [Communicative mechanisms of population structure regulation in mammals: materials of All-Union meeting]. Moscow, 1988, pp. 197–199.
29. Meklenburtsev R. N. *Trudy SAGU. Seriya VIII-a, Zoologiya* [Proceedings of the SAGU. Ser. VIII. Zoology]. 1935, iss. 17.
30. Neronov V. V., Popov V. S. *Susliki Yevrazii (rody Spermophilus i Spermophilopsis): proiskhozhdeniye, sistematika, ekologiya, povedeniye, sokhraneniye vidovogo raznoobraziya: materialy Ros. nauch. konf.* [Ground squirrels in Eurasia (genera Spermophilus and Spermophilopsis): origin, systematics, ecology, behavior, preservation of species diversity: scientific conference]. Moscow: RAN, 2005, pp. 66–68.
31. Popov V. S. *Rol sotsialnykh svyazey v prostranstvennoy strukture poseleniya zheltogo suslika (Spermophilus fulvus Licht. 1823): avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Role of social ties in the spatial structure of the yellow ground squirrel settlement (Spermophilus fulvus Licht., 1823): author's abstract of the thesis by the Candidate of Biological Sciences]. Moscow, 2007, 24 p.

Титов, С. В.

Видоспецифичность биотопических предпочтений как фактор межвидовой изоляции у млекопитающих (на примере *P. Spermophilus*) / С. В. Титов, А. А. Кузьмин, С. С. Закс, О. В. Чернышова // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2017. – Vol. 2 (4). DOI 10.21685/2500-0578-2017-4-4.