



Издатель

ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»
Российская Федерация, г.Петрозаводск, пр.Ленина,33

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

Т. 7. № 1 (26). Март, 2018

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов

Редакционная коллегия

Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. Е. Веселов
Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
J. P. Kurhinen
А. М. Макаров
А. Ю. Мейгал
J. B. Jakovlev

Службы поддержки

А. Г. Марахтанов
Е. В. Голубев
С. Л. Смирнова
Н. Д. Чернышева
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33. Каб. 453

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>



© ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»



Содержание Т. 7. № 1. 2018.

От редакции

Рывок	3
-------	---

Оригинальные исследования

Аникиева Л. В., Соколов С.Г., Мамонтова О. В., Паршуков А. Н.	Паразиты европейской корюшки <i>Osmerus eperlanus</i> (L.) Ладожского озера	4 – 14
Борщевский В. Г., Кошевой В. А.	Оценка термогумидных условий в ареалах широкораспространенных видов птиц (на примере глухаря, род <i>Tetrao</i>)	15 – 37
Ваккер В. Г.	К экологии трематоды <i>Opisthioglyphe ranae</i> (Telorchidae)	38 – 59
Кочеткова А. И., Брызгалина Е. С., Калюжная И. Ю., Сиротина С. Л., Самотеева В. В., Ракшенко Е. П.	Динамика зарастания Цимлянского водохранилища	60 – 72
Озерский П. В.	К вопросу об изменчивости окраски зеленой травянки (<i>Omocestus viridulus</i> , Orthoptera: Acrididae)	73 – 84
Симонов С. Б.	Пространственная неоднородность летнего населения птиц Приморья	85 – 102
Тарасов С. С., Корягин А. С., Гаврилова А. А.	Трофическая зависимость перекисного окисления липидов и антиоксидантных оксидоредуктаз плазмы крови кролика европейского (<i>Oryctolagus cuniculus</i>) от потребляемых им сорных растений	103 – 112
Чернявский Е. А., Скворцова М. В., Тарасова О. В.	Топольные насаждения, скрытоживущие насекомые-филлофаги, повреждение листьев насекомыми	113 – 119
Мнения		
Рыбаков Д. С.	Основные изменения окружающей среды, климата и возможности преодоления экологических рисков в Республике Карелия: постановка проблемы	120 – 126



Выпуск № 1

От редакции

РЫВОК

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

На днях из Министерства образования и науки (НП «НЭИКОН») пришло письмо со следующим текстом: «Сообщаем вам, что ваше периодическое издание "Принципы экологии, или Principy èkologii" включено в перечень 100 журналов, отобранных для реализации программ развития в 2018 году!». Поскольку в конкурсе участвовало около 3000 российских журналов, уже приятно, что нас заметили. Другая (менее оптимистичная) сторона этого внимания состоит в том, что наш журнал еще, очевидно, «не дотягивает» до критериев включения в МНБД.

Если нам одобряют заявленный план, это позволит осуществить ряд мероприятий по серьезному (в духе времени) улучшению качества журнала. Одним из шагов будет организация конкурса на самую интересную статью выпуска с выплатой гонорара. Условия конкурса еще не разработаны, и мы с интересом будем ждать мнения наших потенциальных авторов и рецензентов, которые можно посылать на почту журнала ecopri@psu.karelia.ru.

Кроме этого, по результатам конкурса три наиболее интересных публикации в выпуске будут бесплатно переведены на английский язык и опубликованы на англоязычной странице нашего сайта. Одним из вариантов такого отбора является открытое обсуждение публикаций с оценкой сильных сторон и рейтинговым голосованием участников. Материалы обсуждения после редакторской обработки будут опубликованы.

Для обслуживания такого рода новых форм научного общения в какой-то степени преобразуется интерфейс нашего сайта. В частности, появится рубрика объявлений, в которой мы будем сообщать об этапах конкурса. Появится и открытая форма для рецензирования публикаций. От всех наших авторов и рецензентов мы ждем пожеланий по оптимизации структуры и функционирования журнала. Адрес для связи – ecopri@psu.karelia.ru.

*С неизменной готовностью к сотрудничеству,
редколлегия электронного журнала «Принципы экологии»*



УДК 576.89:597.552.3

ПАРАЗИТЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ КОРЮШКИ *OSMERUS EPERLANUS* (L.) ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

АНИКИЕВА Лариса Васильевна	<i>Институт биологии Карельского научного центра РАН, anikieva@krc.karelia.ru</i>
СОКОЛОВ Сергей Геннадьевич	<i>Институт биологии Карельского научного центра РАН. Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, sokolovsg@mail.ru</i>
МАМОНТОВА Ольга Владимировна	<i>Институт биологии, экологии и агротехнологий ПетрГУ, mamontova@petrsu.ru</i>
ПАРШУКОВ Алексей Николаевич	<i>Институт биологии Карельского научного центра РАН, aleksey.nik.parshukov@gmail.com</i>

Ключевые слова:
озеро Ладожское
эвтрофирование
Osmerus eperlanus
паразитофауна

Аннотация: Изучена фауна паразитов европейской корюшки *Osmerus eperlanus* (L.) – промыслового вида рыб Ладожского озера. Проведен сравнительный анализ изменений паразитофауны европейской корюшки за многолетний период. Установлено, что структурная перестройка в паразитофауне ладожской корюшки проявляется в снижении видового богатства за счет исчезновения типичных видов паразитов олиготрофных озер. Состав руководящего комплекса паразитов ладожской корюшки формируют эвригостальные виды с широким кругом хозяев. Изменение численности и структуры зоопланктона и зообентоса (кормовой базы ладожской корюшки) вызывает снижение численности паразитов со сложным циклом развития. Показано, что изменения в видовом составе паразитов корюшки адекватно отражают тренд общих изменений в состоянии экосистемы Ладожского озера под влиянием антропогенного фактора.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: К. А. Корляков

Получена: 19 января 2018 года

Подписана к печати: 27 марта 2018 года

Введение

Озеро Ладожское – самый крупный пресноводный водоем в Европе. Его общая площадь 18135 км², средняя глубина – 46.9 м, максимальная – 230 м. Вместе с озерами Онежское, Сайма, Ильмень Ладожское озеро образует Европейскую систему великих озер, которая через р. Неву имеет сток в Балтийское море. Ладожское озеро замыкает систему великих

озер, в связи с чем площадь его водосбора почти в 15 раз превышает площадь озера.

От других великих озер Европы Ладожское озеро отличается высоким разнообразием флоры и фауны. На формирование современной водной флоры и фауны Ладожского озера существенное влияние оказали оледенения, морские трансгрессии, тектонические процессы, а также похолодание и потепление в послеледниковый период. Яв-

ляясь остатком моря, Ладожское озеро сохранило целый ряд морских видов (тюлень, ледовитоморская рогатка, бентосные реликтовые ракообразные *Monoporeia affinis* (Lindstr.), *Mysis relicta* Lovén, *Relictacanthus lacustris* (Sars) и др.) и проходных рыб (атлантический лосось, атлантический осетр, угорь европейский). В составе его рыбного населения виды, свойственные Ледовитоморской провинции (паляя, сиги, ряпушка европейская) и Понто-каспийской провинции (сом, чехонь, лещ, густера, синец и др.).

Серьезными проблемами Ладожского озера являются эвтрофирование, техногенное загрязнение (Румянцев, Драбкова, 2006) и биоинвазии. Отмечено, что вселение байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и моллюска *Dreissena polymorpha* привело к существенной перестройке структуры ладожского макрозообентоса (Кудерский и др., 2002).

Негативные последствия антропогенного воздействия привели к сокращению запасов и резкому падению численности ценных видов рыб. Лосось, паляя, сиги, хариус стали составлять незначительную долю в величине общего улова. Одной из основных промысловых рыб в озере стала европейская корюшка. На ее долю приходится 30–35 % общего улова в целом по озеру (Георгиев, 2014).

Изучение европейской корюшки представляет интерес как важного кормового объекта ценных хищных рыб, объекта массового любительского и промышленного лова, а также в связи с ее интенсивным расселением на Европейском Севере (Стерлигова и др., 2016). В Ладожском озере обитает 2 формы европейской корюшки – крупная (до 25–30 см), приуроченная в основном к южным районам озера, и мелкая (шхерная) – 9–13 см, обитающая в северной части озера.

Первые исследования паразитофауны европейской корюшки Ладожского озера были выполнены в начале и середине прошлого столетия (Jääskeläinen, 1921; Барышева, Бауер, 1957). У европейской корюшки было обнаружено 15 видов паразитов и показана сильная зараженность простейшими, цестодами и скребнями. Исследования Румянцева, Иешко (1997), Румянцева и др. (1998, 2001) и Румянцева (2007) значительно дополнили эти сведения. По совокупным данным этих авторов паразитофауна корюшки Ладожского озера насчитывает 30 видов и весьма сходна с таковой Онежского озера. Помимо этого была изучена зараженность европейской корюшки Ладожского озера

отдельными систематическими группами паразитов: цестодами (Куперман, 1979; Аникиева, 1998; Аникиева, Доровских, 2009) и трематодами (Лебедева, 2005).

В задачу настоящего исследования входил сравнительный анализ паразитофауны ладожской корюшки за длительный период времени.

Материалы

Материал собран в северной части Ладожского озера (Сортавала) в октябре 2016–2017 гг.

Полученные результаты сопоставлены с материалами, собранными Барышевой и Бауером в 1938–1940 и 1947 гг. в южной и северной частях Ладожского озера, и материалами Румянцева с соавторами, собранными в 1997–1998 гг. в северной части Ладожского озера (Румянцев и др., 2001; Румянцев, 2007).

Методы

Методом полного паразитологического вскрытия (Быховская-Павловская, 1985) в 2016 г. исследовано 24 экз. рыб. В 2017 г. проведено дополнительное исследование паразитов пищеварительного тракта 17 экз. рыб. Длина рыб (АС, см) варьировала от 11 до 21 см, масса от 6 до 41 г, возраст от 1 до 8 лет. Модальные классы рыб в возрасте 3+ и 4+. Для количественной характеристики зараженности рыб использовались следующие показатели:

1. Экстенсивность инвазии (E), или процент заражения (%):

$$E = (N_i \cdot 100) / N,$$

где N_i – количество зараженных рыб, N – количество исследованных рыб.

2. Интенсивность инвазии – число паразитов в одной зараженной рыбе.

3. Средняя интенсивность заражения (экз. на одну вскрытую рыбу), или индекс обилия (M):

$$M = \sum n / N,$$

где N – количество исследованных рыб, $\sum n$ – сумма всех паразитов, обнаруженных на исследованных рыбах.

Сходство видового состава паразитов корюшки оценивали с использованием кластерного анализа (Коросов, Горбач, 2010). В работе также использованы архивные материалы лаборатории паразитологии животных и растений Института биологии КарНЦ РАН.

Исследования выполнены на оборудовании Центра коллективного пользования

Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты

В результате проведенных нами исследований у ладожской корюшки обнаружено 14 видов паразитов (табл. 1). Среди них преобладают виды со сложным циклом развития (70 % видового состава) – цестоды, трематоды, нематоды и скребни. В собранном материале достоверно выявлен лишь 1 паразит, специфичный к семейству корюшковых, – цестода *Proteocephalus tetrastomus* (Rudolphi, 1810). Не исключено, что незрелые ооцисты, идентифицированные как *Eimeriidae* gen. sp., в действительности принадлежат к еще одному виду, характерному для корюшек, – *Eimeria osmeri* Molnar et Fernando, 1974. Данная кокцидия была зарегистрирована Румянцевым (2007) у европейской корюшки в крупных олиготрофных озерах Карелии (Ладожское, Онежское, Пяозеро).

Цестода *Proteocephalus tetrastomus* (Rudolphi 1810) – паразит рыб семейства

Osmeridae, встречается у европейской корюшки *Osmerus eperlanus*, малоротой корюшки *Hypomesus nipponensis* McAllister 1963 оз. Сюва (Япония) и у зубатой корюшки *Osmerus mordax* (Mitchill 1815) из залива Св. Лаврентия (Канада) (Scholz et al., 2004), имеет гларктическое распространение. В ареале европейской корюшки вид распространен достаточно широко (Willemse, 1969; Аникиева, 1998). На северо-восточной периферии ареала европейской корюшки *Proteocephalus* обнаружен в оз. Голубом (бассейн реки Печоры) (Аникиева, Доровских, 2009). Как известно, систематика цестод рода *Proteocephalus*, несмотря на большое число исследований, остается сложной. Протеоцефалюсы из корюшки неоднократно описывались под разными названиями или определялись как виды, специфичные для сиговых и хариусовых рыб, в связи с чем границы вида оказались размыты, а список хозяев и данные о географическом распространении нуждались в дальнейшей проверке (Фрезе, 1965). Виллемс (Willemse, 1969) впервые установил, что у корюшки в

Таблица 1. Видовой состав паразитов ладожской корюшки (2016–2017 гг.)

Вид паразита	Исследовано рыб, экз.	Заражено рыб, экз.	Встречаемость, %	Число особей (мин.-макс.)	Индекс обилия, экз.
<i>Eimeriidae</i> gen. sp.	24	1	4.2	–	–
<i>Capriniana piscium</i>	24	1	4.2	–	–
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	41	18	43.9	1–5	0.78
<i>Proteocephalus longicollis</i>	17	5	29.4	1–4	0.58
<i>P. tetrastomus</i>	17	3	17.6	2–65	4.1
<i>Diplostomum gasterostei</i>	24	4	16.6	1–31	2.0
<i>Diplostomum chromatophorum</i>	24	8	33	1–13	1.6
<i>D. volvens</i>	24	1	4.1	2	0.08
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	41	6	14.6	1–6	0.46
<i>Cystidicola farionis</i>	41	1	4.8	1	0.05
<i>Raphidascaris acus</i>	41	1	2.4	1	0.02
<i>Corynosoma semerme</i>	26	5	19.2	1–5	0.35
<i>C. strumosum</i>	26	3	11.5	1–3	0.12
<i>Caligus lacustris</i>	24	12	50	1–4	0.83

Нидерландах могут обитать одновременно два морфологически различающихся вида. Один из них – специфичный паразит корюшки *P. tetrastomus* (Rudolphi, 1810). Другой вид – паразит лососевидных рыб *P. longicollis* (Zeder 1800). Позднее оба вида были дифференцированы у европейской корюшки в бассейне Балтийского моря (Ботнический залив, озера Ладожское и Онежское) (Аникиева, 1998). Современная диагностика вида *P. tetrastomus* базируется на типовом материале из Нидерландов. Ключевыми признаками *P. tetrastomus* являются членики трапециевидной формы, неполовозрелые членики короткие и очень широкие, краспедотные, апикальная присоска редуцирована. Изучение внутривидовой изменчивости *P. tetrastomus* выявило гетероморфизм вида и наличие внутривидовых форм, не имеющих самостоятельного таксономического статуса (Аникиева, Доровских, 2009). Паразит *Osmeridae P. tetrastomus* – пятый вид рода *Proteocephalus* с циркумбореальным (голарктическим) распространением (Scholz, Hanzelova, 1998). По сравнению с другими видами цестод рода *Proteocephalus* (*P. torulosus*, *P. longicollis*, *P. percae*) паразит корюшек *P. tetrastomus* характеризуется меньшим числом полиморфных признаков и их вариаций. Он также отличается более узким диапазоном изменчивости пластических, счетных и относительных признаков. *P. tetrastomus* – единственный вид рода *Proteocephalus* с краспедотной формой члеников стробилы. Изучение внутривидовой изменчивости *P. tetrastomus* из европейской корюшки озер Ладожское и Голубое выявило гетероморфизм вида и наличие внутривидовых форм (Аникиева, Доровских, 2009).

Обнаруженные инфузории, ракообразные, метацеркарии рода *Diplostomum*, личинки нематоды *Raphidascaris acus*, скребни и плероцеркоиды *T. nodulosus* не имеют специфичности к определенной систематической группе рыб. Однако каждому из этих паразитов свойственна своя степень эври- или стеногостальности. Среди данных паразитов только нематоды, цестоды и скребни попадают в рыб алиментарным путем. Внутри указанной группы видов скребни рода *Corynosoma* Lühe 1904 (*C. semerme* и *C. strumosum*) и плероцеркоиды *T. nodulosus* – одни из немногих часто встречающихся паразитов европейской корюшки. Окончательный хозяин скребней рода *Corynosoma* в Ладожском озере ладожская кольчатая нерпа *Pusa hispida ladogensis* Nordquist

1899; промежуточный хозяин – бокоплавья рода *Pontoporeia* Kohlm. (Кудерский, Иешко, 2010). Рыбы используются коринозомами в качестве паратенического хозяина (Skorobrechova, Nikishin, 2011; Anikieva, Ieshko, 2017). В Ладожском озере оба вида коринозом помимо европейской корюшки найдены еще и у щуки *Esox lucius* L., у чехони *Pelecus cultratus* (Linnaeus 1758), налима, судака *Sander lucioperca* (Linnaeus 1758) и ерша *Gymnocephalus cernua* (Linnaeus 1758) (Румянцев, Иешко, 1997). Другими хозяевами плероцеркоидов *T. nodulosus* в Ладожском озере являются налим, молодь щуки и окуневые, реже рыбы других систематических групп (Румянцев и др., 2001; наши данные).

Нематода *Cystidicola farionis*, метацеркарии *Ichthyocotylurus erraticus* и цестода *Proteocephalus longicollis* обычны для корюшковых и лососеобразных рыб (Swennen et al., 1979; Moravec, 1994; Румянцев и др., 2001). Показано, что гостальные группировки *P. longicollis* из корюшки и сиговых рыб (ряпушки и сига) отличаются специфическими параметрами морфометрических признаков (размерами сколекса, присосок и половозрелых члеников) (Аникиева, Иешко, 2010). В Ладожском озере показатели зараженности корюшки и ряпушки *P. longicollis* сходны (Румянцев и др., 2001). Изучение популяционной биологии *P. longicollis* в этих двух видах хозяев выявило различия в сезонной динамике численности, размерно-возрастной структуре и соотношении пререпродуктивных и репродуктивных стадий в период созревания гельминта (Аникиева и др., 2016).

При сравнении полученных нами данных с известными для ладожской корюшки за длительный период времени (1938–2017 гг.) установлены существенные изменения в составе ее паразитофауны и в зараженности отдельными видами паразитов (табл. 2). В 30-х и 40-х гг. XX столетия паразитофауна ладожской корюшки из северной и южной частей Ладожского озера была сходной по составу видов и их встречаемости. В ядро паразитофауны входили *Glugea hertwigi*, *Triaenophorus nodulosus*, *Proteocephalus longicollis* sensu Dubinina, 1952 (+*Proteocephalus tetrastomus*), *Corynosoma semerme*, *C. strumosum* и *Echynorhynchus salmonis*. Встречаемость отдельных видов варьировала от 40 до 100 %, со средней интенсивностью заражения до 23 экз. Сравнительно высокой была доля паразитов, приуроченных к лососеобразным рыбам, либо общих для лососеобразных и корюшковых рыб: *Cloromyxum coregoni*,

Tetracotyle intermedia (= *Ichthyocotylurus erraticus*), *Triaenophorus crassus*, *Eubothrium salvelini*, *Diphyllbothrium ditremum* (= *Dibothriocephalus ditremus*), *Echinorhynchus salmonis*, *Cystidicola farionis*) (табл. 2). Заметим, что данные о регистрации *C. coregoni* и *T. crassus* у ладожской корюшки, в силу значительной хозяйинной специфичности этих паразитов, вызывают у нас сомнение.

При изучении паразитофауны ладожской корюшки, проведенном через 50-летний период, было выявлено увеличение видового богатства паразитов, преимущественно за счет видов с широким кругом хозяев (см. табл. 2). При этом существенно уменьшилась зараженность видами паразитов, общими с лососеобразными рыбами, – *Eubothrium salvelini*, *Cystidicola farionis*, *Echinorhynchus salmonis*. Впервые были обнаружены специ-

фичные паразиты корюшек – *Eimeria osmeri*, *Pleistophora ladogensis*, *Gyrodactylus osmeri*. Расширился видовой состав паразитических протистов. Было показано, что паразитофауна ладожской корюшки из разных мест северной части озера (Усть-Обжанки, Салми и Сортавала) различается числом видов паразитов, их качественным составом и встречаемостью. В северной части реже встречались паразитические протисты и ракообразные. В районе Усть-Обжанки широко распространен рачок *Caligus lacustris* и наблюдалась самая высокая зараженность плероцеркоидами цестоиды *Triaenophorus nodulosus*. В районе Салми отмечены повышенные показатели зараженности инфузорией *Capriniana piscium* и скребнем *Corynosoma strumosum* (Румянцев и др., 2001).

Таблица 2. Видовой состав паразитов ладожской корюшки за длительный период времени

Вид паразита	1938–1940; 1947 (по: Барышева и Байер, 1957)			1998–1999 (по: Румянцев и др., 2001; Румянцев, 2007)		
	встречаемость, %	интенсивность заражения, экз.		встречаемость, %	интенсивность заражения, экз.	индекс обилия
		максимальная	средняя			
<i>Eimeria osmeri</i>	–	–	–	6	-	-
<i>Glugea hertwigi</i>	60	–	–	6	-	-
<i>Pleistophora ladogensis</i>	–	–	-	19	-	-
<i>Chloromyxum coregoni</i>	7	-	-	-	-	-
<i>Capriniana piscium</i>	–	-	-	6	-	0.1
<i>Trichodina pediculus</i>	–	-	-	6	-	0.1
<i>Tripartiella copiosa</i>	–	-	-	31	-	0.1
<i>Gyrodactylus osmeri</i>	–	-	-	19	1–5	0.5
<i>Triaenophorus crassus</i>	7	1	1	-	-	-
<i>T. nodulosus</i>	93	5	4	87	1–5	1.7
<i>Diphyllbothrium latum</i>	–	-	-	6	1	0.1
<i>D. ditremum</i>	13	3	2	12	1	0.1
<i>Eubothrium salvelini</i>	27	13	7.5	12	1	0.1
<i>Proteocephalus longicollis</i>	-	-	-	44	2–18	4.5
<i>P. tetrastomus</i>	93	45	18.4	15	2–30	3.5
<i>Diplostomum gasterostei</i>	–	-	-	44	2–6	1.6

Таблица 2. Продолжение

Вид паразита	1938–1940; 1947 (по: Барышева и Бауер, 1957)			1998–1999 (по: Румянцев и др., 2001; Румянцев, 2007)		
	встречае- мость, %	интенсивность заражения, экз.		встречае- мость, %	интенсив- ность зара- жения, экз.	индекс обилия
		максималь- ная	средняя			
<i>Diplostomum spathaceum</i> s. lato	27	6	2.5	–	–	–
<i>Diplostomum spathaceum</i> s. str	–	–	–	56	1–6	1.6
<i>D. chromatophorum</i>	–	–	–	19	1–3	0.3
<i>Tylodelphys clavata</i>	–	–	–	6	2	0.1
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	27	3	1	19	4–7	1.1
<i>Pseudocapillaria salvelini</i>	–	-	-	6	1	0.1
<i>Cystidicola farionis</i>	13	6	3.5	6	1	0.1
<i>Camallanus truncatus</i>	–	-	-	6	1	0.1
<i>Raphidascaris acus</i>	–	-	-	12	1–2	0.2
<i>Corynosoma strumosum</i>	73	18	9	25	1–3	0.4
<i>C. semerme</i>	100	97	23.2	81	1–15	4.7
<i>Echinorhynchus cinctulus</i>	–	-	-	6	1	0.1
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	40	28	7.6	25	2–3	0.6
<i>Ergasilus sieboldi</i>	7	5	5	6	1	0.1
<i>Caligus lacustris</i>	–	-	-	44	1–6	0.9
<i>Argulus foliaceus</i>	7	1	1	–	-	-
Всего видов	14	-	-	27	-	-
Исследовано рыб (n)	30			46		

Кластерный анализ видового состава паразитов европейской корюшки в Ладожском озере за длительный период времени показал, что полученные нами данные значительно отличаются от таковых, собранных в 30–40-х годах XX столетия (рису-

нок). Паразитофауна корюшки, обитающей в восточной части акватории Ладожского озера (кластеры III и IV) и северной шхерной части озера (кластеры V и VI), характеризуется наличием выраженных отличий.

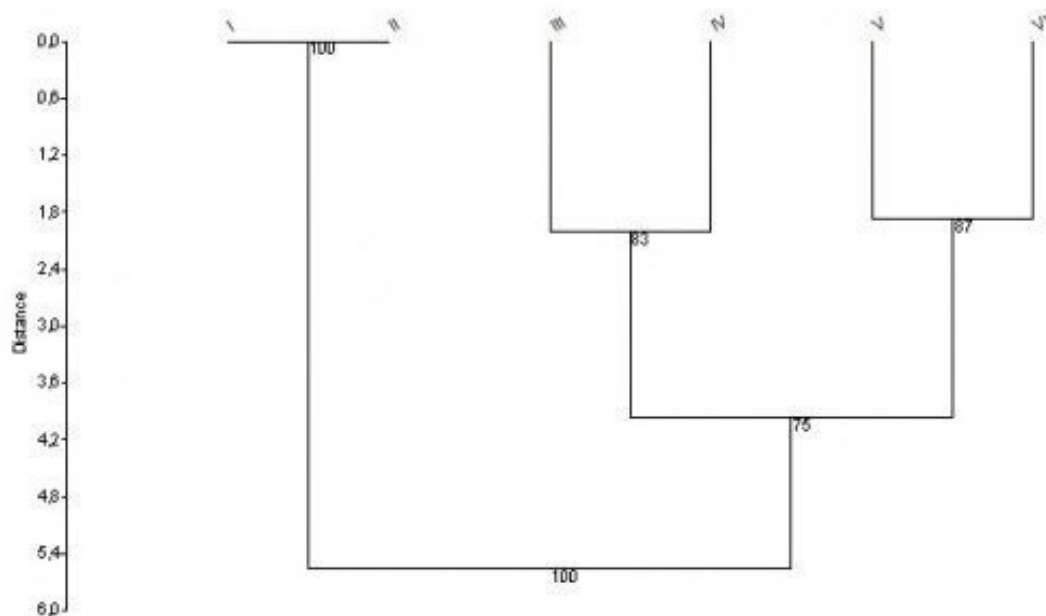


Рисунок. Различия в видовом составе паразитов европейской корюшки в Ладожском озере за длительный период времени: I – южная часть озера (район Новой Ладоги), II – северная часть озера (остров Мантсинсаари) (Барышева, Бауер, 1957), III – Усть-Обжанка (Олонецкий район), IV – Салми (устье реки Уксы), V – северные шхеры (район Сортавалы) (Румянцев и др., 2001) и VI – северные шхеры (район Сортавалы) (наши данные)

Figure. Differences in the species composition of parasites of European smelt in Ladoga lake for a long period of time: I – the southern part of the lake (district of Novaya Ladoga), II – northern part of the lake (Mantsinsaari island) (Barysheva, Bauer, 1957), III – Ust-Obzhanka (Olonets region), IV – Salmi (the estuary of the river Uksy), V – northern skerries (Sortavala region) (Rumyantsev and others, 2001) and VI – northern skerries (Sortavala region) (our data)

Обсуждение

В современной истории Ладожского озера выделяют 4 этапа (Румянцев, Драбкова, 2006). На первом этапе (1949 г.) по лимнологическим показателям озеро входило в группу ультраолиготрофных озер. Второй этап (1976–1983 гг.) связан с антропогенным эвтрофированием озера. Увеличение биогенной нагрузки вызвало серьезную перестройку структуры озерной экосистемы. Наиболее важные из них: уменьшение концентрации кислорода в профундальной и ультрапрофундальной зонах и структурные изменения биологических сообществ. Третий этап (начиная с 1990 г.) характеризуется снижением биогенного и токсического загрязнения озера, сокращением поступления общего фосфора и уменьшением его содержания в воде. Четвертый этап – стабилизация состояния водных сообществ на качественно новом уровне.

В последние годы состояние водных сообществ Ладожского озера относительно стабильно, однако оно в значительной степени отличается от исходного. Количественные характеристики фитопланктона в

верхнем слое воды соответствуют слабо мезотрофному уровню трофии при олиготрофном характере гипolimниона (Летанская, 2002), что свидетельствует о постепенно нарастающей эвтрофикации озера. Комплексные гидробиологические исследования показывают, что эвтрофирование крупных водоемов Европейского Севера сопровождается увеличением общей численности, биомассы и продукции зоопланктона с переходом на доминирующее положение ветвистых ракообразных и коловраток (Авинский, 2002). Происходит резкое обеднение видового состава и численности реликтовых ракообразных (Кашулин и др., 2006).

В результате происходящих в Ладожском озере и его водосборе изменений резко сокращается численность рыб с длительным жизненным циклом – лосось, озерная форель, паляя, озерно-речные и озерные сиги, определяющих специфику олиготрофных водоемов. В составе рыбного населения увеличивается удельный вес рыб с коротким жизненным циклом – корюшки и ряпушки (Румянцев, Драбкова, 2006). Экологические условия обитания корюшки в озере благо-

приятны. По размерно-весовым показателям корюшка в настоящее время имеет повышенный темп роста (Георгиев, 2014).

Проведенные нами исследования показывают, что паразитофауна ладожской корюшки за длительный период времени претерпела серьезные изменения. Структурная перестройка паразитофауны ладожской корюшки, произошедшая за последние более чем 50 лет, связана с уменьшением обилия многих видов паразитов, типичных для лососеобразных рыб. Фоновыми паразитами ладожской корюшки стали виды, специфичные для корюшковых или связанные с комплексом эврибионтных рыб: цестоды *T. nodulosus*, *P. tetrastomus*, метацеркарии рода *Diplostomum*, скребни рода *Corynosoma* и

цестода *P. longicollis*, характерная как для корюшковых, так и лососеобразных рыб.

Заключение

Изменение паразитофауны ладожской корюшки адекватно отражает тренд общих изменений состояния экосистемы Ладожского озера под влиянием антропогенного фактора. Отдельные экологические группы паразитов проявляют неодинаковую реакцию на факторы среды. Наиболее чувствительны к ухудшению экологических условий паразиты лососеобразных рыб. Паразиты с широким кругом хозяев обладают большей экологической валентностью и более устойчивы к изменению среды обитания.

Библиография

- Авинский В. А. Зоопланктон: современное состояние и многолетняя динамика // Ладожское озеро: прошлое, настоящее, будущее. СПб., 2002. С. 191–201.
- Аникиева Л. В. Цестоды рода *Proteocephalus* из корюшки *Osmerus eperlanus* // Паразитология. 1998. Т. 32. Вып. 2. С. 134–140.
- Аникиева Л. В., Доровских Г. Н. Полиморфизм и внутривидовая изменчивость специфичного паразита корюшек – цестоды *Proteocephalus tetrastomus* (Rudolphi, 1810) (Cestoda, Proteocephalidea) // Паразитология. 2009. Т. 43. Вып. 4. С. 309–316.
- Аникиева Л. В., Иешко Е. П. Микроэволюционные аспекты морфологической изменчивости и специфичности цестод на примере паразита сиговых рыб цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Proteocephalidae) // Паразитология. 2010. Т. 44. Вып. 3. С. 217–225.
- Аникиева Л. В., Иешко Е. П., Ильмаст Н. В. Распределение численности и структура популяции *Proteocephalus longicollis* (ZEDER, 1800) (Cestoda: Proteocephalidea) – паразита корюшки и сиговых рыб // Паразитология. 2016. Т. 50. Вып. 4. С. 291–302.
- Барышева А. Ф., Бауер О. Н. Паразиты рыб Ладожского озера // Известия ВНИОРХ. 1957. Т. 42. С. 175–226.
- Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб: Руководство по изучению. 1985. Л.: Наука, 121 с.
- Георгиев А. П. Характеристика корюшки (*Osmerus eperlanus* L.) северной (карельской) части Ладожского озера с точки зрения ее рыбохозяйственного использования // Общество и цивилизация в XXI веке: тенденции и перспективы развития: Сб. статей по материалам международной научно-практической конференции. Воронеж: Научно-исслед. публикации, 2014. С. 12–17.
- Кашулин Н. А., Даувальтер В. А., Ильяшук Б. П., Раткин Н. Е., Вандыш О. И. Современные подходы к оценке процессов трансформации пресноводных экосистем Севера // Водные ресурсы Европейского Севера России: итоги и перспективы исследований. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2006. С. 197–218.
- Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных: Методическое пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 83 с.
- Кудерский Л. А., Иешко Е. П. Ладожское озеро: состояние рыбных ресурсов как фактор, определяющий условия обитания ладожской нерпы // Состояние популяции, проблемы и пути сохранения ладожской нерпы (*Pusa hispida ladogensis*): Материалы междунар. совещ. СПб.: ФГНУ ГосНИОРХ, 2010. Научные тетради. Вып. 12. С. 46–55.
- Кудерский Л. А., Румянцев В. А., Дробкова В. Г. Экологическое состояние водной системы Онежское озеро – Ладожское озеро – р. Нева – Финский залив в канун XXI века. СПб., 2002. 79 с.
- Куперман Б. И. Экологический анализ цестод рыб водоемов Волго-Балтийской системы (Рыбинское, Шекснинское водохранилища, Белое, Онежское, Ладожское озера) // Труды ИБВВ АН СССР: Физиология и паразитология пресноводных животных. Вып. 38. № 41. Л., 1979. С. 133–159.
- Лебедева Д. И. Трематоды рыб Ладожского озера // Труды КарНЦ РАН. Сер. Биogeография Карелии. Вып. 7. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. С. 151–156.
- Летанская Г. И. Современное состояние фитопланктона и тенденции его изменения в период стратификации озера // Ладожское озеро: прошлое, настоящее, будущее. СПб., 2002. С. 165–175.
- Румянцев Е. А. Паразиты рыб в озерах Европейского Севера. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007.

252 с.

- Румянцев Е. А., Иешко Е. П. Паразиты рыб водоемов Карелии: Систематический каталог . Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1997. 120 с.
- Румянцев Е. А., Шульман Б. С., Иешко Е. П. *Gyrodactylus osmeri* sp.n. (Monogenea) – паразит корюшки (*Osmerus eperlanus*) // Паразитология. 1998. Т. 32. Вып. 1. С. 95–96.
- Румянцев Е. А., Шульман Б. С., Иешко Е. П. Паразитофауна рыб Ладожского озера // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского севера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. С. 25–29.
- Румянцев В. А., Драбкова В. Г. Экологическая диагностика состояния Ладожского озера. Водные ресурсы Европейского Севера России: итоги и перспективы исследований . Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2006. С. 110–126.
- Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Савосин Д. С. Круглоротые и рыбы пресных вод Карелии . Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2016. 224 с.
- Фрезе В. И. Протеоцефалы – ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий . М.: Наука, 1965. 538 с.
- Anikieva L. V., Ieshko E. P. An annotated species list of parasites found in European smelt (*Osmerus eperlanus* L.) // Proceeding of research KRC RAS. 2017. No 7. P. 73–92.
- Jääskeläinen V. Über die Nahrung und die Parasiten der Fische im Ladoga-See // Ann. Ac. Fenn. Ser. A. 1921. Vol. 14 (3). P. 1–55.
- Molnar K., Fernando C. H. Some new Eimeria (Protozoa, Coccidia) from freshwater fishes In Ontario, Canada // Can. Journ. Zool. 1974. Vol. 52 (3). P. 413–419.
- Moravec F. Parasitic nematodes of freshwater fish of Europe. Praha: Academia, 1994. 473 p.
- Scholz T., Hanzelova V. Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. Praha: Academia, 1998. 120 p.
- Scholz T., Marcogliese D. J., Bourque J.-F., Skerikova A., Dodson J. J. Occurrence of *Proteocephalus tetrastomus* (Rudolphi, 1810) (Cestoda: Proteocephalidae) in Larval Rainbow Smelt (*Osmerus mordax*) in North America: Identification of a Potential Pathogen Confirmed // J. Parasitol. 2004. Vol. 90 (2). P. 425–427.
- Skorobrechova E. M., Nikishin V. P. Structure of capsule surrounding acanthocephalans *Corynosoma strumosum* in paratenic hosts of three species // Parasitology Research. 2011. Vol. 108. P. 467–475.
- Swennen C., Heessen H. J. L., Hocker A. W. M. Occurrence and biology of the trematodes *Cotylurus* (*Ichthyocotylurus*) *erraticus*, *C. (I.) variegatus* and *C. (I.) platycephalus* (Digenea: Strigeidae) in The Netherlands // Netherlands Journal of Sea Research. 1979. Vol. 13. No 2. P. 161–191.
- Willemse J. J. The genus *Proteocephalus* in the Netherlands // Journal of Helminthology. 1969. Vol. 42. P. 395–410.

Благодарности

Исследования выполнены из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (№ 0221-2014-0030, № 0221-2017-0042) и программы «Биологические ресурсы России».

PARASITES OF THE EUROPEAN SMELT *OSMERUS EPERLANUS* (L.) OF LAKE LADOGA

ANIKIEVA
Larisa Vasil'evna *Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, anikieva@krc.karelia.ru*

SOKOLOV
Sergey Gennad'evich *Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, sokolovsg@mail.ru*

MAMONTOVA
Ol'ga Vladimirovna *Institute of Biology, Ecology and Agricultural Technologies PetrSU, mamontova@petrsu.ru*

PARSHUKOV
Aleksey Nikolaevich *Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, aleksey.nik.parshukov@gmail.com*

Key words:
Lake Ladoga
eutrophication
Osmerus eperlanus
parasitofauna

Summary: The fauna of parasites in the European smelt *Osmerus eperlanus* (L.), a target species of Ladoga Lake, was studied. Comparative analysis of changes in the parasitofauna of European smelt for a long-term period was carried out. It was established that the structural transformation in the parasitofauna of the Ladoga smelt appeared in the reduction of species richness due to the disappearance of typical parasitic species of oligotrophic lakes. The dominate complex of parasites of the Ladoga smelt is formed by euryhostal species with a wide range of hosts. The change in the number and structure of zooplankton and zoobenthos (food supply of Ladoga smelt) causes a decrease in the number of parasites with a complex life cycle. It was shown that changes in the species composition of smelt parasites adequately reflected the trend of general changes in the status of Lake Ladoga ecosystem under the influence of the anthropogenic factor.

Reviewer: K. A. Korlyakov

Received on: 18 January 2018

Published on: 27 March 2018

References

- Anikieva L. V. Dorovskih G. N. Polymorphism and intraspecific variability of a specific parasite of smelt – cestodes *Proteocephalus tetraostomus* (Rudolphi, 1810) (Cestoda, Proteocephalidea), *Parazitologiya*. 2009. T. 43. Vyp. 4. P. 309–316.
- Anikieva L. V. Ieshko E. P. Il'mast N. V. Distribution of abundance and structure of the population *Proteocephalus longicollis* (ZEDER, 1800) (Cestoda: Proteocephalidea) – parasite of smelt and whitefish, *Parazitologiya*. 2016. T. 50. Vyp. 4. P. 291–302.
- Anikieva L. V. Ieshko E. P. Microevolutionary aspects of morphological variability and specificity of cestodes on the example of the parasite of whitefish cestodes *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Proteocephalidae), *Parazitologiya*. 2010. T. 44. Vyp. 3. P. 217–225.
- Anikieva L. V. Cestodes of the genus *Proteocephalus* from smelt *Osmerus eperlanus*, *Parazitologiya*. 1998. T. 32. Vyp. 2. P. 134–140.
- Anikieva L. V., Ieshko E. P. An annotated species list of parasites found in European smelt (*Osmerus eperlanus* L.), *Proceeding of research KRC RAS*. 2017. No 7. P. 73–92.
- Avinskiy V. A. Zooplankton: current state and long-term dynamics, *Ladozhskoe ozero: proshloe, nastoyashee, budushee*. SPb., 2002. P. 191–201.
- Barysheva A. F. Bauer O. N. Fish parasites of Lake Ladoga, *Izvestiya VNIORH*. 1957. T. 42. P. 175–226.
- Freze V. I. *Proteocephalans are cestodes of fish, amphibians and reptiles*. M.: Nauka, 1965. 538 p.
- Georgiev A. P. Characteristics of smelt (*Osmerus eperlanus* L.) of the northern (Karelian) part of Lake Ladoga in terms of its fishery use, *Obschestvo i civilizatsiya v XXI veke: tendentsii i perspektivy razvitiya: Sb. statey po materialam mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii*. Voronezh: Nauchno-

- issled. publikacii, 2014. P. 12–17.
- Jääskeläinen V. Über die Nahrung und die Parasiten der Fische im Ladoga-See, Ann. Ac. Fenn. Ser. A. 1921. Vol. 14 (3). P. 1–55.
- Kashulin N. A. Dauval'ter V. A. Il'yashuk B. P. Ratkin N. E. Vandysh O. I. Modern approaches to the assessment of the processes of transformation of freshwater ecosystems of the North, Vodnye resursy Evropeyskogo Severa Rossii: itogi i perspektivy issledovaniy. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2006. P. 197–218.
- Korosov A. V. Gorbach V. V. Computer processing of biological data: guidancel manual. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2010. 83 p.
- Kuderskiy L. A. Ieshko E. P. Lake Ladoga: the state of fish resources as a factor determining the habitat conditions of the Ladoga phoca, Sostoyanie populyacii, problemy i puti sohraneniya ladozhskoy nerpy (Pusa hispida ladogensis): Materialy mezhdunar. sovesch. SPb.: FGNU GosNIORH, 2010. Nauchnye tetradi. Vyp. 12. P. 46–55.
- Kuderskiy L. A. Rumyanцев V. A. Drabkova V. G. Ecological state of the water system Onego Lake – Lake Ladoga – r. Neva – the Gulf of Finland on the eve of the XXI century. SPb., 2002. 79 p.
- Kuperman B. I. Ecological analysis of cestodes of fish in reservoirs of the Volga-Baltic system (Rybinsk and Sheksna Reservoirs, White Lake, Onega Lake, Ladoga Lake), Trudy IBVV AN SSSR: Fiziologiya i parazitologiya presnovodnyh zhivotnyh. Vyp. 38. No. 41. L., 1979. P. 133–159.
- Lebedeva D. I. Trematodes of fish of Ladoga Lake, Trudy KarNC RAN. Ser. Biogeografiya Karelii. Vyp. 7. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2005. P. 151–156.
- Letanskaya G. I. The current state of phytoplankton and its trends in the stratification period of the lake, Ladozhskoe ozero: proshloe, nastoyashee, budushee. SPb., 2002. P. 165–175.
- Molnar K., Fernando P. H. Some new Eimeria (Protozoa, Coccidia) from freshwater fishes In Ontario, Canada, Can. Journ. Zool. 1974. Vol. 52 (3). P. 413–419.
- Moravec F. Parasitic nematodes of freshwater fish of Europe. Praha: Academia, 1994. 473 r.
- Pavlovskaya I. E. Fish parasites. Study Guide. 1985. L.: Nauka, 121 p.
- Rumyanцев E. A. Ieshko E. P. Parasites of fishes in reservoirs of Karelia: Systematic catalog. Petrozavodsk: KarNC RAN, 1997. 120 c.
- Rumyanцев E. A. Shul'man B. S. Ieshko E. P. Gyrodactylus osmeri sp.n. (Monogenea) is a parasite of smelt (*Osmerus eperlanus*), Parazitologiya. 1998. T. 32. Vyp. 1. C. 95–96.
- Rumyanцев E. A. Shul'man B. S. Ieshko E. P. Parasitofauna of the fish of Lake Ladoga, Ekologo-parazitologicheskie issledovaniya zhivotnyh i rasteniy Evropeyskogo severa. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2001. P. 25–29.
- Rumyanцев E. A. Fish parasites in the lakes of the European North. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2007. 252 p.
- Rumyanцев V. A. Drabkova V. G. Ecological diagnostics of the state of Lake Ladoga. Water resources of the European North of Russia: results and prospects of research. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2006. P. 110–126.
- Scholz T., Hanzelova V. Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. Praha: Academia, 1998. 120 p.
- Scholz T., Marcogliese D. J., Bourque J. F., Skerikova A., Dodson J. J. Occurrence of *Proteocephalus tetraostomus* (Rudolphi, 1810) (Cestoda: Proteocephalidea) in Larval Rainbow Smelt (*Osmerus mordax*) in North America: Identification of a Potential Pathogen Confirmed, J. Parasitol. 2004. Vol. 90 (2). P. 425–427.
- Skorobrechova E. M., Nikishin V. P. Structure of capsule surrounding acanthocephalans *Corynosoma strumosum* in paratenic hosts of three species, Parasitology Research. 2011. Vol. 108. P. 467–475.
- Sterligova O. P. Il'mast N. V. Savosin D. S. Cyclostomes and freshwater fish of Karelia. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2016. 224 p.
- Swennen C., Heessen H. J. L., Hocker A. W. M. Occurrence and biology of the trematodes *Cotylurus* (*Ichthyocotylurus*) *erraticus*, C. (l.) *variegatus* and C. (l.) *platycephalus* (Digenea: Strigeidae) in The Netherlands, Netherlands Journal of Sea Research. 1979. Vol. 13. No 2. P. 161–191.
- Willemse J. J. The genus *Proteocephalus* in the Netherlands, Journal of Helminthology. 1969. Vol. 42. P. 395–410.



УДК УДК 551.58; 574.2

ОЦЕНКА ТЕРМОГУМИДНЫХ УСЛОВИЙ В АРЕАЛАХ ШИРОКО РАСПРОСТРАНЕННЫХ ВИДОВ ПТИЦ (НА ПРИМЕРЕ ГЛУХАРЯ, РОД *TETRAO*)

БОРЩЕВСКИЙ
Владимир Георгиевич

Московская государственная академия ветеринарной медицины
и биотехнологии им. К. И. Скрябина, tegra@mail.ru

КОШЕВОЙ
Владимир Александрович

Московский педагогический государственный университет,
v_koshevoi@mail.ru

Ключевые слова:

атмосферные осадки
климат Евразии
температура воздуха
широта
долгота
высота местности
Tetrao urogallus
T. parvirostris

Аннотация: Зависимости среднегодовой температуры воздуха и суммарного количества осадков от широты, долготы и высоты местности в ареале широко распространенного рода птиц – глухаря (*Tetrao*) – изучены с помощью линейных регрессионных моделей. Использовано более 70 участков Евразии размерами от 20 до 2670 тыс. км², в пределах которых полностью или частично располагались места обитания 89 региональных популяций обыкновенного (*T. urogallus*) и каменного (*T. parvirostris*) глухаря. Для каждой из них с помощью моделей рассчитаны значения температуры и осадков, которые показали ожидаемое расположение популяций в осях координат (X – температура, Y – осадки). В теплых условиях среды глухари осваивают пространства с более широким диапазоном осадков. По оси осадков почти все популяции *T. parvirostris* лежат в интервале крайних значений, полученных для популяций *T. urogallus*, занимая меньшую часть этого интервала. Выявленная закономерность пространственной ковариации тепла и влаги в ареале западноевропейских подвидов (*T. u. major*, *T. u. cantabricus*, *T. u. aquitanicus*, *T. u. rudolfi*: чем теплее, тем меньше осадков) принципиально отличается от аналогичной закономерности для всех остальных подвидов рода *Tetrao* (чем теплее, тем больше осадков). Обсуждаются принципы адаптации теплокровных животных к разным термогумидным градиентам среды.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 22 декабря 2017 года

Подписана к печати: 27 марта 2018 года

Введение

Сегодня не подлежит сомнению определяющее влияние климата на важнейшие характеристики крупных биомов и многие экологические черты их обитателей. Поэтому четкое представление о силе проявления климатических факторов среды в ареалах животных необходимо для ясного понимания адаптивных реакций на их воздействия. Ряд

таких реакций со стороны птиц на влияние климата удастся выяснить с помощью ранжирования видов или популяций в осях пространственных переменных: широты, долготы и высоты местности (Dunn et al., 2000; Martin et al., 2006; McNamara et al., 2008; Bears et al., 2009; Lu, 2011; Hille, Cooper, 2015; Boyle et al., 2016 и др.). Изменения таксономических показателей размеров тела, пло-

довитости, смертности и других параметров рассматриваются как реакция на пространственные градиенты среды. В большинстве таких работ прямо или косвенно указывается на изменения конкретных климатических показателей по изучаемым градиентам, но также упоминается об адаптации любого вида или популяции ко всему комплексу внешних условий. И этот комплекс, кроме климатических факторов, включает биотические воздействия, среди которых обычно рассматривают риск хищничества, конкуренцию, популяционную плотность и т. д. (например, Donazar, 1990; Martin, 1995; Jetz et al., 2008). Обсуждаются также ценотические переменные: тип растительности и/или кормовые ресурсы (Donazar, 1990; McNamara et al., 2008; Boyle et al., 2016). К этому списку можно добавить трудно учитываемые и потому не обсуждаемые переменные: геохимический режим (трофность) ландшафта, а также антропогенные нагрузки, способные искажать естественные биоклиматические тренды, в том числе и на обширных пространствах (Равкин, Равкин, 2005). Деформация объясняющих переменных возможна, по-видимому, и при включении в анализ таксонов, ареалы которых занимают несколько континентов и/или представлены циркумполярными ареалами без какой-либо внутренней дифференциации таких ареалов (например, Balasubramaniam, Rotenberry, 2016).

Вычленить воздействие отдельных переменных из сгруппированного таким образом комплекса факторов почти невозможно, и не случайно весь подход рассматривается как эвристический (Hille, Cooper, 2015), дающий надежные заключения лишь для крупных таксонов (семейство и выше), обширных по площади территорий (тропики/умеренные широты) или по четко различаемым, например географическим, признакам (Jetz et al., 2008; Bears et al., 2009; Lu, 2011; Boyle et al., 2016 и др.). Фактически этот подход вынуждает оперировать группами объясняющих переменных, часть из которых имеет установленные количественные значения, а некоторые переменные остаются даже неидентифицированными. Именно эта неопределенность – и перечня факторов, и силы их проявления – существенно затрудняет исследования: любая территория (административная область, природная зона, видовой ареал, его часть и т. д.) – это всегда комплекс трудно расчлняемых воздействий среды и индуцируемых им адаптаций. Мы попытались предельно конкретизировать и

упростить анализ: принудительно сузить до минимума число объясняющих переменных и по ним ранжировать используемое птицами пространство.

Безусловно, климатические показатели меняются по широте, долготе и высоте местности (Алисов, Полтараус, 1974). Однако попыток адекватной трансформации этих трех переменных в климатические шкалы с целью изучения адаптивных реакций птиц, по всей видимости, не предпринималось: исследований широко распространенных родов или видов птиц-фитофагов в осях только климатических характеристик (любых) в доступной нам литературе найти не удалось. Наиболее вероятно, что отсутствие таких работ отражает превентивную реакцию исследователей на вполне ожидаемые эффекты коллинеарности. Реализация другого подхода – ранжирование популяций (ниже этот термин используется как синоним понятия «региональное население») в осях немногих известных переменных – позволяет проводить как минимум визуальный анализ взаимного расположения популяций по факториальным градиентам и оценивать степень воздействия на них со стороны вполне конкретных переменных среды.

Ниже представлена попытка оценить с помощью этого подхода воздействие основных климатических факторов на размещение широко распространенных видов птиц. В качестве примера взяты реальные популяции глухаря – обыкновенного *Tetrao urogallus* и каменного *T. parvirostris*. Их расположение в географических осях относится к тривиальным фактам. Но это расположение, скорее всего, трансформируется при замене географических осей на климатические. Однако предсказать характер размещения тех же популяций (например, в осях тепла и влаги) совсем не просто. Например, где теплее: на северных равнинах Евразии или на привершинных частях ее южных гор? Ответ не очевиден, как и многие другие. В пространстве экологических осей популяционные центры (точки) образуют компактное пятно, растянутся линейно или по неким кривым? Каким? лягут они равномерно или кластерами? Будет ли такая кластеризация соответствовать таксономическим классификациям? Большинство подобных вопросов возникает из-за многопланового воздействия на животных со стороны рельефа. Особенно это касается горных регионов, что требует в том числе и уточнений высотных пределов растительности, от которых может

зависеть распространение самих птиц. И эти пределы не всегда совпадают в разных горных системах (Алисов, Полтараус, 1974). Например, даже в соседних массивах (Альпы/Динары) глухарь занимает разные высотные ярусы (Čas, 2010).

Цели данной работы: 1) представить общую картину размещения реальных популяций глухаря в осях температуры воздуха и атмосферных осадков, 2) на основании ее визуального анализа оценить взаимное расположение популяций в этих осях, стараясь уяснить различия или сходства межгрупповых климатических адаптаций, не оставляя, по мере возможностей, без внимания генезис таких различий.

С первого взгляда достижение этих целей не должно вызывать особых затруднений: климатические оценки накоплены для огромного количества точек, а на случай их недостатка существуют интерполяционные алгоритмы. К сожалению, пространственное расположение метеостанций крайне неравномерно: в основном они сконцентрированы на территориях активной деятельности человека, которые, как правило, не заселены глухарем или занимают лишь периферию его популяционных арен. И для многих из них метеостанции – редкость. Кроме того, в условиях противоречивых трендов интерполяции ненадежны. Например, в горах, где локальные инверсионные явления могут искажать общий ход изменения температуры (чем выше, тем холоднее) противоположным трендом (Хромов, Петросянц, 2006). К тому же прохождение воздушных масс даже через невысокие горные системы способно диаметрально противоположным образом отражаться на склонах различных экспозиций: соседние наветренный и подветренный склоны одинаковой высоты даже небольшого по протяженности горного хребта обычно получают разное количество осадков, например низкогогорья Шотландии (Moss, 2015). Внутри крупных горных систем (например, Альпы), над которыми могут формироваться собственные воздушные массы (Добрынин, 1948), возможно образование мелкой мозаики с сильнейшей вариацией осадков по локальным участкам склонов и долин (Beniston, 2006). По-видимому, рельеф определяет более высокую предсказуемость температурного режима региона, чем режима осадков, т. к. последний формируется большим количеством переменных.

Сильные различия по характеру рельефа между популяционными аренами глухаря

(горы/равнины) и дефицит точек с климатическими данными для многих арен делают рискованной интерполяцию оценок по неким общим алгоритмам. Разработка климатических моделей для каждой конкретной популяции (или их групп) представлялась более конструктивной. Пусть даже самых простых моделей, но индивидуальных. По изложенным выше причинам наша работа состояла из последовательного решения ряда задач.

1. Для центра каждой принятой к анализу популяции выяснялись географические параметры: широта, долгота и высота территории.

2. Для широкого пространства, вмещающего каждую популяцию (их группу), выбирались множества точек и для каждой такой точки устанавливалось пять характеристик: широта, долгота, абсолютная высота, среднегодовая температура воздуха (далее просто «температура», °C) и среднегодовая сумма атмосферных осадков (ниже «осадки», мм/год). Одновременное использование двух последних показателей во многом снимает вопросы нивелирования сезонных нюансов среднегодовыми оценками.

3. По данным каждого множества точек, взятых только из внутренних контуров популяционных арен, рассчитывались индивидуальные модели (формулы), отражавшие региональные зависимости температуры и осадков (раздельно) от широты, высоты и долготы.

4. Результаты моделирования проверялись с помощью климатических источников, не привлекавшихся для построения моделей.

5. Проверенные модели использованы для расчета значений температуры и осадков для каждой популяции (ее центра).

6. По этим расчетным значениям каждая популяция позиционировалась в осях температуры и осадков, плоскость между которыми ниже рассматривается как **термогумидное пространство**.

7. Расположение точек (популяций) и/или их групп в этом пространстве охарактеризовано по результатам простого визуального анализа, реже с помощью обычных корреляционных или регрессионных процедур.

Напомним, что оба вида глухаря – непелетные фитофаги. Зимой их трофические потребности удовлетворяются почти исключительно за счет древесной растительности, поэтому северные и южные границы их

ареалов примерно совпадают с распространением лесов (Кириков, 1952; Potapov, Sale, 2013). Использование этими дендрофильными птицами пространств выше верхней границы леса изучено слабо и, по-видимому, недооценивается (см., например, Островский, 1973; Ménoni, 1991; Нейфельд, Бобрецов, 2002). Тем не менее в данной работе все участки выше этой линии к анализу не привлекались, равно как и пространства ниже границы леса: степные территории Башкирии, Алтая, Тувы и т. д.

Материалы

Географические переменные

Глухарь был или является традиционным объектом охоты, и в настоящее время для многих популяций, включая вымершие, в литературе можно найти оценки веса тела этих птиц (т. е. бесспорные подтверждения их присутствия в конкретных точках). Поскольку популяции с такими оценками размещены по всему ареалу (рис. 1), именно их места расположения являлись объектом представленного ниже анализа. Таксономическая принадлежность птиц указана по Potapov, Sale (2013).

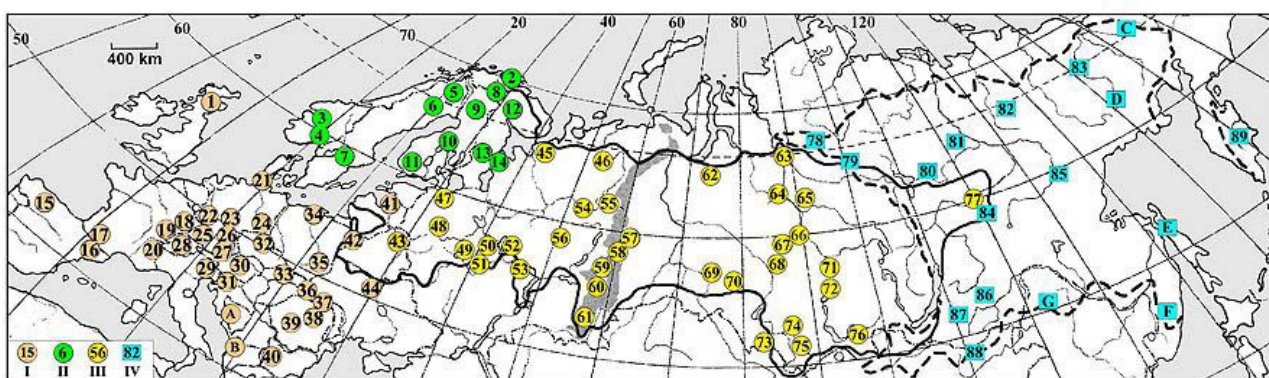


Рис. 1. Места расположения современных и некоторых вымерших (после ~1930-х гг.) популяций глухаря, для которых оценивались характеристики температуры воздуха и количества осадков. А – границы ареала *Tetrao urogallus* (в западной Европе не показаны из-за сильной фрагментации ареала), Б – ареала *T. parvirostris*. Группы популяций: I – западноевропейских (*T. u. major*, *T. u. cantabricus*, *T. u. aquitanicus*, *T. u. rudolfi*), II – фенноскандийских (*T. u. urogallus*, *T. u. lonnbergi*, *T. u. karelikus*), III – всех остальных популяций *T. urogallus*, IV – всех популяций *T. parvirostris*. Цифры в кружках и квадратах – порядковые номера популяций: 1 – **Вост. Шотландия** (Абердиншир, Абердин, Ангус, Кларкманншир, Сев. Ланаркшир, Вост. Лотиан, Зап. Лотиан, Мидлотиан, Мрей, Пэрт-энд-Кинросс, Файф, Фолкенр); **Норвегия**: 2 – Финнмарк, 3 – Бускеруд, Эстфолл, Акерсхус, Оппланд; 4 – Бускеруд, Эстфолл, Эуст-Агдер; **Швеция**: 5 – Лапландия, 6 – Норботтен, Вестерботтен; 7 – Евлеборг, Стокгольм, Даларна, Уппсала, Вермланд, Эребру, Вестманланд, Сёдерманланд, Эстергётланд, Вестра-Гёталанд, Кальмар; **Финляндия**: 8 – заповедник Вярриё (сев.-вост. Лапландия), 9 – Лапландия и сев.-вост. Оулу, 10 – юго-запад Оулу, Вааза, Куопио, 11 – все более южные провинции; **Россия**: 12 – Лапландский заповедник (Мончегорский и Ковдорский р-ны Мурманской обл.); 13 – Республика Карелия (вся); 14 – бассейн р. Илекса (Онежский р-н Архангельской обл.); **Испания**: 15 – Кантабрийские горы (Астурия, Леон, сев. Паленсия, сев. Заморо, сев. Бургос, Кантабрия, сев.-зап. Галисии); **Испания и Андорра**: 16 – Наварра, Арагон, Каталония; Андорра; **Франция**: 17 – Пиренейские горы (Атлантические Пиренеи, Высокие Пиренеи, Верхняя Гаронна, Арьеж, Од, Восточные Пиренеи); 18 – Вогезы (Бельфор, Верхний Рейн, Нижний Рейн, Вогезы, Мёрт и Мозель, Мозель); 19 – Юрские горы (Ду, Юра, Эн); 20 – Альпы (Савойя, Верхняя Савойя); **Германия**: 21 – Северный Шлезвиг (Шлезвиг-Гольштейн); 22 – Зауэрланд (Северный Рейн-Вестфалия); 23 – Гессен; 24 – Саксония; 25 – Фрайбург, юг Карлсруэ (Баден-Вюртемберг); 26 – Оденвальд, Шпессарт, Рён (Гессен, Рейн-Пфальц, Ниж. Франкония); 27 – Баварские Альпы, Баварский Лес (Бавария); 28 – **Швейцария** (только альпийская часть: Во, Берн, Вале, Тичино, Граубюнден); 29 – **Италия** (вост. Альпы: Ломбардия, Трентино-Альто-Адижде, Венето, Фриулия-Венеция-Джулия); 30 – **Австрия** (Каринтия, Тироль, Зальцбург, Штирия); 31 – **Словения** (вся страна); 32 – **Чехия** (только горные территории: Злинский, Моравский, Южноморавский, Кралоупеградский, Карловарский, Либерецкий, Устецкий, Моравско-силезский, Оломуцкий, Пардубицкий, Пльзеньский, Южночешский края); 33 – **Словакия** (только горные территории: Прешковский, Жилинский, Банскобистрицкий, Тренчинский, Трнавский, Нитранский края); **Польша**: 34 – Померания (Поморское и Западно-Поморское воеводства); 35 – Люблинское, Свентокшистское воеводства; 36 – **Украина** (Карпаты: Ивано-Франковская обл.); 37 – **Украина** /

Румыния: Буковина (Черновицкая обл. Украины, жудеца Сучава Румынии); **Румыния:** 38 – Сев. и Вост. Карпаты (Алба, Вранча, Ковасна, Муреш, Бакзу, Рямц, Харгита, Марамуреш, Сучава, Бистрица-Нэсэуд); 39 – Южные Карпаты (Арджеш, Брашов, Бузэу, Вылча, Горж, Дымбовица, Караш-Северин, Прахова, Сибиу, Хунедоара); 40 – **Болгария:** Зап. Родопы (Пазарджишская обл.); 41 – **Прибалтика:** Эстония (вся), Латвия (Видземе, Земгале, Курземе, Латгалия), Литва (Алитусский, Вильнюсский, Каунасский, Клайпедский, Мариямпольский, Паневежский, Таурагский, Тельшайский, Утенский, Шауляйский р-оны); **Белоруссия:** 42 – заповедник «Беловежская Пуща» (Каменецкий, Пружанский р-ны Брестской обл., Свислочский р-н Гродненской обл.); 43 – Минская, Витебская обл.; 44 – **Украина:** Полесье (Волинская, Ровенская, Житомирская, Киевская, Черниговская, Сумская обл.); **Россия:** 45 – Беломорский п-ов (Приморский, Пинежский, Мезенский р-ны Архангельской обл.); 46 – Север Республики Коми и верховье р. Вымь (Тиманский кряж: Усть-Цилемский, Усинский, Печорский р-ны); 47 – Ленинградская обл.; 48 – Тверская обл.; 49 – Московская обл.; 50 – Ивановская обл.; 51 – Окский заповедник (Спасский, Клепиковский, Касимовский р-ны Рязанской обл.); 52 – Нижегородская обл. (все левобережье р. Волги); 53 – Республика Мордовия (Темниковский, Ичалковский, Большеигнатовский, Ардатовский, Атяшевский, Чамзинский, Дубёнский, Большеберезниковский р-ны); 54 – юг Республики Коми (Сыктывдинский, Корткеросский р-ны); 55 – Печоро-Илычский заповедник (Троицко-Печорский р-н Республики Коми); 56 – Кировская обл. (Слободской р-н); 57 – север Свердловской обл. (Нижнетуринский, Верхотурский, север Алапаевского, Туринский, Тавдинский и все более северные р-ны); 58 – юг Свердловской обл. (все остальные южные р-ны); 59 – Южно-Уральский заповедник (Белорецкий р-н Башкирии, Катав-Ивановский р-н Челябинской обл.); 60 – Курагчинский, Архангельский р-ны Республики Башкирия; 61 – Башкирский заповедник и юг Башкирии (Бурзянский, Абзелиловский, Белорецкий, Кугарчинский, Зилаирский, Зианчуринский р-ны Республики Башкирия); 62 – Обско-Тазовское междуречье (Шурышкарский, Приуральский, Надымский, Пуровский р-ны Ямало-Ненецкого АО); 63 – низовья р. Курейка (Туруханский, Илимбийский р-ны, адм. р-н г. Дудинка, Красноярского края); 64 – Туруханский р-н Красноярского края; 65 – Туруханский, Эвенкийский р-ны Красноярского края; 66 – бассейн р. Сым (Енисейский р-н, Красноярский края); 67 – бассейн р. Лисица (Верхнекетский р-н Томской обл.); 68 – Бараба и Кулунда (Парбигский, Бакчарский р-ны Томской обл.); 69 – Кыштовский р-н Новосибирской обл.; 70 – Усть-Тарский, Венгеровский, Куйбышевский, Убинский, Каргатский, Чулымский и все более северные и восточные р-ны Новосибирской обл.; 71 – юг Енисейской равнины (Ермаковский, Каратутзский, Минусинский, Курагинский, Краснотуранский, Идринский, Партизанский, Саянский, Ирбейский, Новоселовский, Балахтинский, Березовский, Манский р-ны Красноярского края); 72 – окрестности г. Красноярск; 73 – **Казахстан:** Глубоковский, Лениногорский, Зыряновский, Катон-Карагайский, Уланский, Кокпектинский, Куршимский р-ны Восточно-Казахстанской обл.; **Россия:** 74 – Бийский р-н Алтайского края; 75 – Алтайский заповедник (Турчакский, Улаганский р-ны Республики Алтай); 76 – Пий-Хемский, Каа-Хемский, Кызылский, Тоджинский кожууны Республики Тува; 77 – среднее течение р. Вилуя (Сунтарский р-н Якутии); 78 – плато Путорана (Таймырский, Эвенкийский р-ны Красноярского края); 79 – бассейн р. Кочечум (Эвенкийский р-н Красноярского края); 80 – среднее течение р. Вилуя (Мирнинский/Сунтарский р-ны Якутии); 81 – бассейн р. Кенкэмэ (Горный р-н Якутии); 82 – Верхоянский р-н Якутии; 83 – среднее течение р. Колыма (Нижнеколымской р-н Якутии); 84 – бассейн р. Токко (Олёкминский р-н Якутии); 85 – низовья р. Мая (Усть-Майский р-н Якутии); 86 – Забайкальский край (весь); 87 – Баунтовский, Еравнинский р-ны Бурятии; 88 – **Монголия:** Кэнтй (аймак Хэнтй); 89 – **Россия:** Карагинский, Усть-Камчатский, Мильковский, Елизовский, Усть-Большеречский р-ны Камчатской обл. Добавленные точки (для них климатические модели не строились, пояснения см. текст). А – **Босния и Герцеговина:** Чуховицы (Герцеговино-Неретвенский кантон); В – **Албания:** Аррт (обл. Дибра); **Россия:** С – Билибинский р-н Чукотки; D – Среднеканский р-н Магаданской обл.; Е – Тымовский р-н Сахалинской обл.; F – Кировский р-н Приморского края; G – **Китай:** Джагдачи (Внутренняя Монголия)

Fig. 1. Locations of present and some extinct (after ~1930 years) populations of capercaillie for which the indexes of air temperature and precipitation were evaluated. A – boundaries of the geographical range of *Tetrao urogallus* (not indicated in western Europe due to high fragmentation), Б – the ones of *T. parvirostris*. The population groups: I – from southern and central parts of Western Europe (*T. u. major*, *T. u. cantabricus*, *T. u. aquitanicus*, *T. u. rudolfi*), II – fennoscandian (*T. u. urogallus*, *T. u. lonnbergi*, *T. u. karelikus*), III – all other of *T. urogallus*, IV – all populations of *T. parvirostris*. Figures in circles and squares denote the serial numbers of populations: 1 – **East Scotland** (Aberdeenshire, Aberdeen, Angus, Clackmannanshire, North Lanarkshire, East Lothian, West Lothian, Midlothian, Mray, Prert-and-Kinross, Fife, Falkenre); **Norway:** 2 – Finnmark, 3 – Buskerud, Ostfold, Akershus, Oppland; 4 – Buskerud, Ostfold, East-Agder; **Sweden:** 5 – Lapland, 6 – Norbotten, Westerbotten; 7 – Gävleborg, Stockholm, Dalarna, Uppsala, Vermland, Örebro, Vestmannland, Södermanland, Ostergotlands, Vestra Gotaland, Kalmar; **Finland:** 8 – Reserve Värriö (north-east Lapland), 9 – Lapland and north-east. Oulu, 10 – south-west of Oulu, Vaasa, Kuopio, 11 – increasingly southern provinces; **Russia:** 12 – Lapland Reserve (Monchegorsk and Kovdor districts of Murmansk region);

13 – Republic of Karelia (whole); 14 – the Ileksa river basin (Onega district, Arkhangelsk region); **Spain**: 15 – Cantabrian Mountains (Asturias, León, northern Palencia, northern Zamora, northern Burgos, Cantabria, northwest of Galicia); **Spain and Andorra**: 16 – Navarre, Aragon, Catalonia; Andorra; **France**: 17 – Pyrenees (Atlantic Pyrenees, High Pyrenees, Upper Garonne, Ariège, Aude, East Pyrenees); 18 – Vosges (Belfort, Upper Rhine, Lower Rhine, Vosges, Meurthe and Moselle, Moselle); 19 – Jura Mountains (Du, Jura, En); 20 – Alps (Savoy, Haute-Savoy); **Germany**: 21 – Northern Schleswig (Schleswig-Holstein); 22 – Sauerland (North Rhine-Westphalia); 23 – Hessen; 24 – Saxony; 25 – Baden-Württemberg (Freiburg, south of Karlsruhe); 26 – Odenwald, Spessart, Rhen: Hesse, Rhine-Pfalz, Lower Franconia; 27 – Bavaria (Bavarian Alps, Bavarian Forest); 28 – **Switzerland** (only the alpine part: Vaud, Berne, Valais, Ticino, Graubünden); 29 – **Italy** (eastern Alps: Lombardy, Trentino-Alto-Adige, Veneto, Friuli-Venezia-Giulia); 30 – **Austria** (Carinthia, Tyrol, Salzburg, Styria); 31 – **Slovenia** (whole country); 32 – **Czech Republic** (only mountain areas: Zlínský, Moravian, South Moravian, Hradec Králové, Karlovy Vary, Liberec, Ústecký, Moravian-Silesian, Olomouc, Pardubice, Plzeň, South Bohemian districts); 33 – **Slovakia** (only mountain areas: Prešovský, Žilinský, Banskobystrický, Trenčinský, Trnavský, Nitriansky districts); **Poland**: 34 – Pomerania (Pomerania and West Pomerania voivodeships); 35 – Lubelskie, Świętokrzyskie voivodeships; 36 – **Ukraine** (Carpathians: Ivano-Frankivsk region); 37 – **Ukraine / Romania**: Bukovina (Chernivtsi region of Ukraine, Suceava județ of Romania); **Romania**: 38 – Northern and Eastern Carpathians (Alba, Vrancea, Covasna, Mureș, Bacău, Râmnic, Harghita, Maramureș, Suceava, Bistrița-Năsăud); 39 – Southern Carpathians (Argeș, Brașov, Buzău, Valcea, Gorj, Dâmbovița, Caraș-Severin, Prahova, Sibiu, Hunedoara); 40 – **Bulgaria**: Western Rhodopes (Pazardzhik region); 41 – **The Baltic States**: Estonia (whole), Latvia (Vidzeme, Zemgale, Kurzeme, Latgale), Lithuania (Alytus, Vilnius, Kaunas, Klaipėda, Marijampolė, Panevėžys, Tauragė, Telšiai, Utena, Šiauliai districts); **Belarus**: 42 – Reserve Belovezhskaya Pushcha (Kamenetsky, Pruzhany district of Brest region., Svisloch district of Grodno region); 43 – Minsk, Vitebsk regions; 44 – **Ukraine**: Polissya (Volyn, Rivne, Zhytomyr, Kiev, Chernigov, Sumy regions); **Russia**: 45 – White Sea Peninsula (Primorsky, Pinezhsky, Mezensky districts of Arkhangelsk region); 46 – North of Komi Republic and headwaters of the Vym river (Timan Mountains: Ust-Tsilemsky, Usinsk, Pechora districts); 47 – Leningrad region; 48 – Tver region; 49 – Moscow region; 50 – Ivanovo region; 51 – Oka Reserve (Spassky, Klepikovsky, Kasimovsky districts of Ryazan region); 52 – Nizhny Novgorod region (all left bank of the Volga river); 53 – Republic of Mordovia (Temnikovsky, Ichalkovsky, Bolsheignatovsky, Ardatov, Atiashevsky, Chamzinsky, Dubynsky, Bolshebereznykovsky districts); 54 – south of Komi Republic (Syktyvdinsky, Kortkerossky districts); 55 – Pechora-Ilychsky reserve (Troitsko-Pechorsky district, Komi Republic); 56 – Kirov region (Slobodskoy district); 57 – north of Sverdlovsk region. (Nizhneturinsky, Verkhoturinsky, north of Alapaevsky, Turin, Tavdin and increasingly northern districts); 58 – south of Sverdlovsk region (all other southern districts); 59 – South Ural Reserve (Beloretsky district of Bashkiria, Katav-Ivanovskiy district of Chelyabinsk region); 60 – Kuragchinsky, Arkhangelsk Regions of Bashkiria; 61 – Bashkir reserve and south of Bashkiria (Burzyan, Abzelilovsky, Beloretsky, Kugarchinsky, Zilair, Zianchurinsky districts of Bashkiria); 62 – Ob-Taz watershed (Shuryshkarsky, Priural'sky, Nadym'sky, Purov'sky districts of Yamal-Nenets Autonomous Okrug); 63 – lower reaches of the river Kureika (Turukhansk, Il'impysky, Dudinka districts of Krasnoyarsk Territory); 64 – Turukhansk district of Krasnoyarsk Territory; 65 – Turukhansk, Evenkiysky districts of Krasnoyarsk Territory; 66 – basin of the river Sym (Yenisei district of Krasnoyarsk Territory); 67 – basin of the river Lisitsa (Verkhneketskiy district of Tomsk region.); 68 – Baraba and Kulunda (Parbigsy, Bakcharsky districts, Tomsk region); 69 – Kyshtovsky district of Novosibirsk region; 70 – Ust-Tarsky, Wengerovo, Kuibyshev, Ubinsky, Kargatsky, Chulymsky and all more northern and eastern districts of Novosibirsk region; 71 – south of Yenisei plain (Ermakovsky, Karatuzsky, Minusinsk, Kuraginsky, Krasnoturansky, Idrinsky, Partizansky, Sayansky, Irbeysky, Novoselovsky, Balakhtinsky, Berezovsky, Mansky districts of Krasnoyarsk Territory); 72 – outskirts of Krasnoyarsk town; 73 – **Kazakhstan**: Glubokovsky, Leninogorsk, Zyrjanovsky, Katon-Karagai, Ulan, Kokpekty, Kurishim districts of East Kazakhstan region; **Russia**: 74 – Biysk district of Altai Territory; 75 – Altai Reserve (Turchaksky, Ulagansky districts, Republic Altai); 76 – Piy-Khem, Kaa-Khem, Kyzyl, Todzhinsky koojuns of Republic Tyva; 77 – middle flow of the Vilyui River (Suntarsky district of Yakutia); 78 – Plateau Putorana (Taimyrsky, Evenkiysky districts of Krasnoyarsk Territory); 79 – the Kochechum river basin (Evenkiysky district of Krasnoyarsk Territory); 80 – middle flow of the Vilyui River (Mirninsky / Suntarsky districts of Yakutia); 81 – the Kenkeme river basin (Gorniy district of Yakutia); 82 – Verkhoyansk district of Yakutia; 83 – middle flow of the Kolyma River (Nizhnekolym'sky district of Yakutia); 84 – the Tokko river basin (Olekminsky district of Yakutia); 85 – lower flow of the Maya River (Ust-Maysky district of Yakutia); 86 – Zabaikalsky Territory (whole); 87 – Bauntovsky, Eravinsky districts of Buryatia; 88 – **Mongolia**: Cantiy (aimak Hentiy); 89 – **Russia**: Karaginsky, Ust-Kamchatsky, Milkovsky, Elizovsky, Ust-Bolsheretsky districts of Kamchatka region. **Added points** (climatic models were not developed, see text). A – **Bosnia Herzegovina**: Chukhovitsy (Herzegovina-Neretva canton); B – **Albania**: Arret (Dibra region); **Russia**: C – Bilibino district of Chukotka; D – Srednekansky district of Magadan region; E – Tymovskiy district of Sakhalin region; F – Kirov district of Primorsky Territory; G – **China**: Jagdachi (Inner Mongolia)

Координаты популяций (широта, долгота) взяты из литературы или определены по обозначенным в ней ориентирам, с помощью которых выяснялся пространственный контур популяционного ареала и его географический центр. Долгота и широта центра считывались с изображений программы Google Earth.

Во многих случаях в литературе указаны не места, занимаемые популяциями, а регионы, в которых они располагались. В таком случае в популяционный ареал включалась вся занятая глухарем часть региона. Например, вся Карелия, но только населенный глухарем север Тувы. В отдельных случаях разные источники характеризовали близкие популяционные арены, и мы рассматривали их как единые территории. Например, все указания на Ливонию, Курляндию, Лифляндию, Эстонию, «Балтийское побережье» и т. п. объединены в регион, охватывающий все три современные прибалтийские государства (ниже именуется Прибалтикой). При указаниях на различные, хотя и перекрывающиеся пространства, например, регионы южной Норвегии (см. рис. 1, № 3 и 4) или Красноярского края (см. рис. 1, № 64 и 65), мы рассматривали их как разные популяции. В одном случае неопределенными оказались и границы всего региона – Шведской Лапландии. Ниже она рассматривается как вся лежащая к северу от полярного круга часть лена Норрботтен. При указании на расположения популяций в бассейнах рек (р. Сым, р. Токко и т. д.) к ареалу причислялся весь или почти весь бассейн. При большей конкретизации («средняя Колыма», «низовья р. Май» и т. п.) в ареал включалась соответствующая треть бассейна. Вероятные смещения популяционных центров (максимум до 2.0–2.5°, обычно гораздо меньше) из-за этих неопределенностей в рамках всего ареала *T. urogallus* и даже *T. parvirostris* представляются несущественными.

Высоты местности, занимаемые каждой популяцией, охарактеризованы единственными показателями: для каждой популяции – неким средним уровнем. Он оценивался по литературным источникам или, если такой информации найти не удавалось, по множествам высотных оценок, считанных с изображений программы Google Earth (подробнее см. ниже). Количество оценок (точек) для каждого вмещающего популяцию пространства менялось в зависимости от его размеров и характера рельефа: на равнинах

50–380 точек, в горах – 140–700. После удаления точек, лежавших за границами леса, к расчетам принято почти 12.6 тыс. оценок (точек).

Климатические показатели

Разработка моделей

Единый (и единственный) информационный источник для разработки моделей, хотя и не снимает проблем осцилляций климата, однако существенно ограничивает ее влияние на конкретные оценки. Поэтому в качестве основного информационного ресурса использован единый и единственный массив данных: материалы климатического сайта (Климатические..., 2017). На его страницах представлены: 1) географические названия конкретных точек, 2) их абсолютные высоты, 3) среднегодовые температуры воздуха и 4) годовые суммы атмосферных осадков. Эти две последние величины получены по результатам моделирования (методика не указана) данных о погоде «с тысяч метеостанций» за 1982–2012 гг. (Источник данных сайта). Географические координаты точек на данном сайте отсутствуют, поэтому каждая взятая с него точка отыскивалась по ее названию на изображениях программ Google Earth, Яндекс-Карты или OpenStreetMap (2017), откуда и считывались значения широты и долготы.

Значения и температуры, и осадков (непрерывно оба показателя) брались для каждой принятой к анализу точки. Количество точек, использованных для построения конкретных моделей, менялось в зависимости от сложности и площади региона: от 48 до 376 шт. Их суммарное количество – почти 5.6 тыс. шт. Всего для оценки климатических параметров по географическому положению 89 популяций глухаря (см. рис. 1) разработано 69 моделей температуры и 67 моделей осадков.

Для более полного представления обо всем родовом ареале глухаря в анализ добавлено несколько периферийных точек (с буквенными символами, см. рис. 1). Модели для них не разрабатывались: каждая точка представлена многолетними данными с единственной метеостанции (Климатические..., 2017). Абсолютные высоты каждой из этих станций, возможно, не адекватны средним высотам региональных мест обитания глухаря, но, безусловно, лежат в их пределах.

Границы термогумидного пространства Северной Евразии

Хотя распространение глухаря в основном определяется лесной средой (см. выше), мы попытались уточнить общие пределы доступного ему термогумидного пространства, т. е. уяснить границы этого пространства в пределах всей суши Северной Евразии. Господство степей и пустынь (жарких или арктических) в аридном секторе этого пространства (количество осадков < 150–180 мм/год) поднимало данный вопрос только в отношении гумидного сектора. Для каждого одного градусного интервала температуры с сайтов (Климатические..., 2017; Clima..., 2017) отбирались точки с предельно высоким количеством осадков. Выборка ($n > 8$ тыс. точек, к анализу принята 51) проведена только по районам с большой вероятностью сочетания низких температур и повышенного количества осадков: высокогорья Европы (Пиренеи, Альпы, Карпаты) и побережья холодных морей (от Англии и Норвегии до Чукотки и далее на юг до Приморья). Для отображения максимального количества осадков при данных температурах воздуха в пределах суши Северной Евразии использовано лишь 18 точек.

Проверка моделей

Разные источники могут давать для одних и тех же точек различные значения температуры и осадков, что возможно из-за привлечения их составителями несовпадающих хронологических отрезков, материалов с разных метеостанций (несовпадающие высоты) одного и того же населенного пункта и т. д. Ниже эти расхождения рассматриваются как информационный шум. Для его измерения мы сопоставили данные для одних и тех же точек ($n = 27$), взятых из двух разных источников (Термограф..., 2017; Clima..., 2017).

Эти же два сайта использованы для проверки адекватности моделей. К ним добавлены полученные от коллег (см. Благодарности) данные с семи метеостанций Русской равнины. Всего для проверки температурных моделей использовано 100 географических точек, для моделей осадков – 97. Каждая из них характеризовалась значениями температуры, осадков, широты, долготы и высоты. Все эти оценки не привлекались к разработке моделей и рассматривались как ожидаемые, или контрольные.

Из 69 температурных и 67 моделей осадков тестировалось лишь 49 наиболее проблемных: горные и/или крупные по площади

регионы. Модели, полученные для небольших равнинных регионов (Ленинградская, Тверская, Московская обл....), не проверялись.

Методы

Высоты местности в популяционных центрах

Эти показатели оценивались двумя методами. Первый – только для средне- и высокогорных районов. Из публикаций выбирались показатели высотного размещения глухаря в конкретных горных системах: обычно указываются предельные или предпочитаемые уровни. Высота расположения всей популяции оценивалась как среднее арифметическое из двух значений того или иного интервала. Сообщения о вертикальных миграциях птиц, гендерные предпочтения высотных ярусов и т. п. во внимание, к сожалению, не принимались. При наличии нескольких публикаций для одной и той же популяции с несовпадавшими указаниями на занимаемые высоты использован интервал перекрывавшихся значений. Если указаний на высотное размещение глухаря в горной местности найти не удавалось, использовались данные о высотном интервале лесной растительности. Он устанавливался по общегеографическим (Добрынин, 1948; Мильков, Гвоздецкий, 1976; Гвоздецкий, Михайлов, 1978) или региональным источникам (Чернов, 1964; Васильев и др., 1980; Романов, 2004; Горичев, 2008 и др.), по электронным справочникам и личным сообщениям коллег.

Второй метод использован при работе с равнинами и низкогорьями. В программе Google Earth на изображение всего регионального ареала глухаря наносились линии географической сетки и с нескольких точек их пересечения считывались значения высот: точки включались в выборки через равномерные интервалы. Средняя арифметическая величина из этих оценок характеризовала абсолютную высоту местности для всей конкретной популяции. Этот же метод использован в работе с горными районами, если для них был получен только высотный интервал лесной растительности. Фактически таким способом оценивался средний уровень абсолютных высот, занимаемых глухарем в лесном поясе конкретной горной системы.

При считывании высот использованы изображения местности в масштабе 1:400 000–1:700 000 для равнин и 1:100 000–1:500 000 для горных районов.

Климатические модели

Смысл создания этих моделей определялся необходимостью получить региональные зависимости (формулы) температуры и осадков от трех пространственных показателей (широты, долготы и высоты) только внутри популяционных арен глухаря или для групп некоторых из них. По этим формулам рассчитаны значения температуры и осадков для центра каждой популяции, показанной на рис. 1.

Работа с материалом сводилась к отбору некоего множества пространственно взаимодаленных точек, достаточного для выявления региональных закономерностей изменения температуры и осадков в зависимости от расположения оценок, принимаемых к анализу. Поскольку пространственное расположение точек с оценками температуры и осадков оказалось крайне неравномерным (см. Введение), особое внимание уделялось поиску точек с предельными значениями (единицы из сотен просматривавшихся нами). Такие точки в дополнение к множеству других давали необходимые «опоры» для аппроксимирующих кривых наших моделей.

Все региональные модели построены с помощью множественного линейного регрессионного анализа (пакет Statistica 6.0), для чего в качестве зависимых переменных использованы ряды климатических показателей, в качестве независимых (объясняющих) переменных – ряды пространственных оценок:

$$Y = ln + b \cdot La + c \cdot Lo + d \cdot Al,$$

где Y – значение температуры или осадков, ln – свободный член, La – широта, Lo – долгота, Al – высота местности; b , c , d – расчетные коэффициенты для широты, долготы и высоты. Попытки нелинейного моделирования дали неудовлетворительные результаты, и мы к ним больше не возвращались.

При хорошей аппроксимации зависимых рядов только одной или двумя переменными (например, только значениями Al или только Lo и Al) к работе принимались соответственно одно- или двухмерные модели, но в большинстве случаев они базировались на всех трех переменных. Если совместное влияние двух или трех переменных было и достоверным, и сильным, но воздействие одной из них оказывалось недостоверным, в модель включались все две или три переменные, при условии, что исключение недостоверных влияний не приводило к увеличе-

нию силы связей (контроль по $\text{multiple } R^2_{\text{adj}}$). При получении альтернативных вариантов предпочтения отдавались моделям с наиболее сильными связями.

Модели температуры и осадков разработаны для каждого из этих параметров отдельно, но по одним и тем же региональным данным за исключением редких случаев, когда первоначальный анализ не давал достоверных связей или их сила оказывалась слабой. В таком случае мы либо увеличивали, либо уменьшали масштаб исследования. Так, достоверных связей для Кантабрийских гор (см. рис. 1, № 15) найти не удалось ни для температуры, ни для осадков. Однако они выявлены для территорий внутри этого региона: для провинций Астурия, Леон (вместе с соседними участками Паленсии, Самора и Бургоса), Кантабрия и Луго. Модели построены для каждой из четырех провинций и для каждой рассчитаны значения температуры и осадков; весь регион (№ 15) в целом охарактеризован средней величиной из четырех субрегиональных оценок. Однако чаще приходилось увеличивать площадь региона. Для точек № 8–11 (см. рис. 1) использованы данные по всей Финляндии в целом, для № 14 и 45 – по всей Архангельской обл., для точек № 46, 54 и 55 – по всей территории Коми, для точек № 42 и 43 – по всей Белоруссии, для № 57 и 58 – по всей Свердловской обл., для № 63–66, 71, 72, 78 и 79 – по всему Красноярскому краю, для № 74 и 80–85 – по всей Якутии.

Для некоторых регионов использован «смешанный» подход, например, Башкирия (№ 59–61) разделена на три части: запад, центр и восток. Для точки № 59 взяты данные только с севера центральной Башкирии (с добавлением соседних участков Челябинской обл.), для точки № 60 – только с ее западной части, для точки № 61 – и с востока, и из центра республики. Температурная модель для Мордовии построена только по данным с ее собственной территории, но для модели осадков дополнительно привлечены материалы из соседней Рязанской области.

В процессе **проверки моделей** выяснялось, выходят ли контрольные оценки за крайние значения вариационных рядов, использованных для построения этих моделей. Например, ряд, взятый для моделирования количества осадков в Баварии ($n = 82$) на высотах в 318–1043 м, дает вариацию в пределах 634–1337 мм. Но одна из трех контрольных точек этого региона (Цугшпитце, абс. вы-

сота 2960 м), выходя за пределы высотного ряда, показывает количество осадков в 2004 мм, что превышает максимальное значение ряда осадков на 961 мм (отклонение на 92 %). При невозможности объяснить такие отклонения модель рассматривалась как некорректная.

Результаты

Качество климатических моделей

Все модели **температуры** показали адекватность исходным данным ($p < 0.001$) и сильную зависимость от мест расположения (для 90 % моделей $r > 0.9$, для остальных $r > 0.7$). Большинство (83 %) моделей **осадков** также демонстрировали высокую зависимость ($r > 0.7$), связи средней силы ($r = 0.40–0.69$) получены для 14 % моделей и лишь две (3 %) показали слабые зависимости: Италия (№ 29, $r = 0.25$) и Австрия (№ 30, $r = 0.22$). Почти для всех моделей характерен высокий уровень адекватности ($p < 0.001$) за исключением четырех: Италии ($p = 0.001$), Австрии ($p = 0.005$), Словении (№ 31: $p = 0.011$) и Бурятии (№ 87: $p = 0.012$). Как и предполагалось (см. Введение), на региональном уровне широта, долгота и высота местности жестче связаны с температурой, чем с режимом осадков.

Для Северного Шлезвига (№ 21) силу связи в температурной модели удалось существенно повысить при его объединении с Померанией (№ 34). Но достоверной зависимости осадков от расположения точек в Северном Шлезвиге не выявлено. Для него рассчитано среднее ($n = 12$) из количества осадков, выпадающих в интервале высот 0–32 м, при средней высоте региона в 16 м. Для Забайкальского края (№ 86) также не получено достоверной связи по осадкам, и этот показатель тоже рассчитан как среднее ($n = 12$) для интервала высот в 900–1000 м, при средней высоте лесного пояса в 948 м.

Изучение информационного шума показало ожидаемое несовпадение значений температуры и осадков в разных источниках. Наибольшие расхождения дали оценки температуры: максимум – до 60 % от сравниваемых величин. Но только для двух точек из 27 (8 % парных сравнений) величины расхождений превышали 20 %. По осадкам максимальные расхождения любых парных сравнений достигали лишь 20 %. Следовательно, основной уровень шума расположен в пределах ± 20 % от абсолютных значений, содержащихся в информационных источниках, и при оценке корректности моделей мы

пренебрегали такими расхождениями.

Проверка **температурных** моделей показала выход только четырех контрольных оценок за пределы эмпирических вариационных рядов (модели по французским Альпам, Саксонии, Вестфалии и Болгарии). Одна из контрольных оценок (по Болгарии) получена для абсолютной высоты, которая не попадает в интервал высотного ряда, использованного для построения данной модели, и, следовательно, не может быть аргументом ее некорректности. Отклонения трех остальных контрольных оценок от крайних значений вариационного ряда составляют $\pm 0.2–0.5$ °C, что не превышает 5 % крайних величин, использованных для моделирования. Следовательно, все реальные отклонения укладываются в рамки информационного шума, и все модели температуры можно рассматривать как корректные.

За пределы вариационных рядов наших моделей **осадков** выходит 13 контрольных оценок (к 12 моделям). Три из них характеризуют точки, лежащие за пределами абсолютных высот, использованных для разработки моделей (по южной Норвегии, Ивановской обл. и особенно по Баварии, см. выше). Десять остальных контрольных оценок выходят за пределы крайних значений вариационных рядов на 6–177 мм, т. е. на 1–17 %. Такие отклонения не превышают уровня шума, и, следовательно, все модели могут также рассматриваться как корректные.

Два других подхода к функциональной проверке моделей – по отклонениям проверяемых оценок от кривой, аппроксимирующей контрольные значения (с и без учета информационного шума), – также реализованы нами и также показали поректность моделей. В данной работе их результаты не представлены (слишком громоздкие).

Температура и осадки в пределах родового ареала

В пределах всего родового ареала глухаря обе изучаемые переменные – температура и осадки – показали достоверные зависимости от широты и долготы, а осадки еще и от высоты местности (табл. 1). Кроме того, для наших выборок (популяции на рис. 1: $n = 89$) характерны достоверные связи всех географических переменных: широты с долготой ($r = 0.39$ $p < 0.001$), широты с высотой ($r = -0.68$ $p < 0.001$) и долготы с высотой ($r = -0.21$ $p = 0.05$). По-видимому, именно такие не-сильные, латентные связи создают существенные проблемы при реализации тради-

ционного анализа адаптивных реакций птиц по осям пространственных переменных (см. Введение), от которого мы отказались. Ви-

зуальный анализ взаимного расположения популяций в осях температуры и осадков индифферентен к этим связям.

Таблица 1. Зависимость температуры и осадков от географических переменных в родовом ареале глухаря

Table 1. Dependence of temperature and precipitation on geographic variables within the genus range of capercaillie

	Температура / Temperature		Осадки / Precipitation	
	r	p	r	p
Широта / Latitude	– 0.62	< 0.001	– 0.59	< 0.001
Долгота / Longitude	– 0.86	< 0.001	– 0.67	< 0.001
Высота / Altitude	0.17	0.113	0.55	< 0.001

Все обсуждаемое термогумидное пространство (рис. 2) разбито на четыре части, разделительные линии проведены через центры интервалов, образованных крайними значениями региональных климатических оценок. Для всех принятых к анализу популяций глухаря эти крайние значения составляют: температуры – от –13.4 до +8.5 °С, осадков – от 196 до 1426 мм. В верхнюю правую четверть попадают группировки, живущие в теплых и влажных условиях, в нижнюю правую – в теплых и сухих, в нижнюю левую – в холодных и сухих; пространство в верхней левой четверти (холодные и влажные условия) на суше Северной Евразии, по-видимому, практически отсутствует. Хотя в верхнем правом секторе это пространство выходит далеко за указанные нами пределы, простираясь (по мере нарастания температур) вдоль шкалы осадков от 1200–1300 (отдельные точки в Норвегии и на о. Сахалин) до 2000–3100 мм/год (Норвегия, Швейцария, Бавария, Австрия, Италия). Многоступенчатый характер всей работы (см. Введение) и невысокое качество описаний популяционных ареалов в некоторых первоисточниках позволяет рассматривать конечные результаты моделирования лишь как приближение к реальности. Поэтому конечные оценки не сопровождаются индексами вариации (см. рис. 2), которые могли вызвать иллюзию высокой точности, чего нет в реальности.

Область перекрывания термогумидного пространства обыкновенного и каменного глухарей представляется существенной, о чем говорят крайние видовые значения: по оси температуры от –8.5 до +3.0 °С. И такой размах занимает 52–53 % всего родового ареала по оси температуры. Перекрывание по оси осадков – от 260 до 839 мм (47 %). В

зоне перекрывания интересно размещение отдельных популяций. В область холодного и сухого климата, занятую преимущественно каменным глухарем, попадает, например, точка № 8 (см. рис. 2) – северо-восток финской Лапландии, – лежащая всего в ~250 км от морского побережья. Температурная оценка для популяции *T. parvirostris* из Приморского края (точка F, см. рис. 2) лежит недалеко от оценок, полученных для группировок *T. urogallus* из Ленинградской области (№ 47) и даже с юга Норвегии (№ 4). Камчатская популяция (№ 89) обитает в условиях примерно такого же количества осадков, что и группировки *T. urogallus* из украинских (№ 36) и румынских Карпат (№ 38) и даже из Германии (№ 26). Близким оказывается количество осадков и для таких удаленных регионов, как, с одной стороны, Якутия (№ 80, 81, 85), Южная Сибирь (№ 86, 87), Монголия (№ 88), так и, с другой стороны, ...шведская Лапландия (№ 5).

Несмотря на такой разброс оценок, хорошо просматриваются и межвидовые различия: *T. urogallus* населяет в основном регионы более теплого климата, как сухого, так и влажного, *T. parvirostris* – более холодного и, главным образом, сухого. За самый низкий (сухой) предел ареала *T. urogallus* (№ 75, см. рис. 2) выходят всего две популяции *T. parvirostris*: колымская (№ 83) и чукотская (точка С). Заселенное этим видом пространство с количеством осадков > 600 мм, по-видимому, ограничено. В наш анализ попало всего три точки: Камчатка (839 мм: № 89), Приморье (702 мм: точка F) и Сахалин (662 мм: точка E). Похоже, что по оси осадков ареал каменного глухаря занимает в основном сухую часть ареала *T. urogallus*, почти полностью уместаясь в пределы последнего и за-

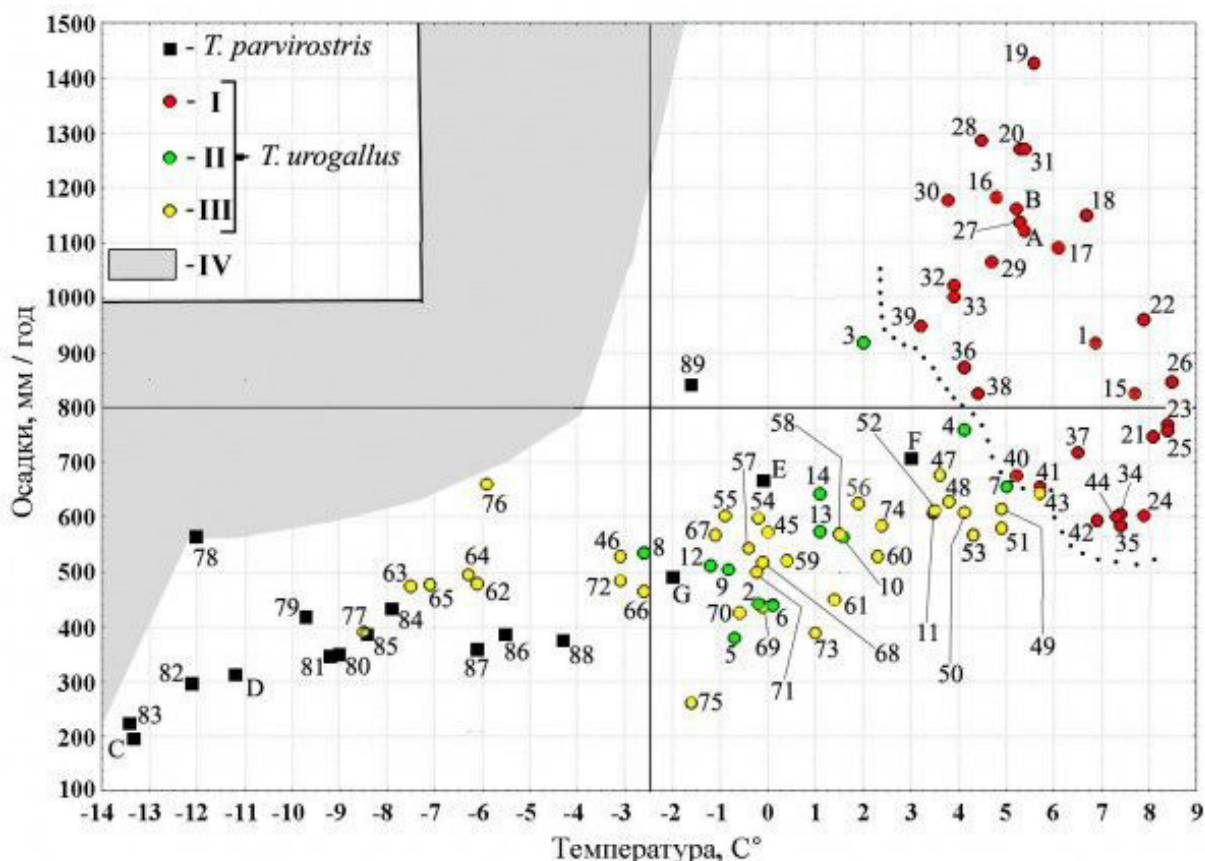


Рис. 2. Расположение мест обитания некоторых популяций глухаря в осях температуры воздуха и количества атмосферных осадков (расчетные значения). Группы популяций: I – западноевропейских (*T. u. major*, *T. u. cantabricus*, *T. u. aquitanicus*, *T. u. rudolfi*), II – фенноскандийских (*T. u. urogallus*, *T. u. lonnbergi*, *T. u. karelikus*), III – всех остальных популяций *T. urogallus*. IV – термогумидное пространство, которое, по-видимому, отсутствует на суше Северной Евразии. Пунктир – граница группы I (проведена вручную). Номера и символы возле точек те же, что на рис. 1

Fig. 2. Location of habitats of some capercaillie populations in axes of air temperature (X) and precipitation (Y) (calculated values). The population groups: I – in southern and central parts of Western Europe (*T. u. major*, *T. u. cantabricus*, *T. u. aquitanicus*, *T. u. rudolfi*), II – fennoscandian (*T. u. urogallus*, *T. u. lonnbergi*, *T. u. karelikus*), III – all the rest of *Tetrao urogallus*, IV – thermohumid space seems to be absent on land of Northern Eurasia. Dotted line is the boundary of group I. The signs next to circles and squares are the same as in figure 1

нимая его меньшую часть.

Полученные оценки позволяют частично разграничить даже ареалы подвидов. В пределах термогумидного пространства *T. urogallus* территориально единую, целостную группу образует несколько западноевропейских подвидов: *T. u. major* (23 точки: № 1, 18–35, 37, 41, 42, 44, см. рис. 2), *T. u. cantabricus* (№ 15), *T. u. aquitanicus* (16, 17) и *T. u. rudolfi* (36, 38, 39, 40). Они вполне ожидаемо занимают самую теплую и влажную часть всего ареала рода *Tetrao* и на рис. 2 отделены от остальных подвидов точечным пунктиром. Самую теплую часть ареала этой группы используют четыре немецкие популяции (№ 21, 23, 25, 26, см. рис. 2), самую холодную – группировки из Румынии (39), Австрии (30), Словакии (32) и Чехии (33). В

самую сырую часть – с максимальным количеством осадков для всего родового ареала в целом – попадают популяции из Юры (№ 19), французских Альп (20), Швейцарии (28) и Словении (31). Термогумидная область западноевропейской группы, по-видимому, почти не перекрывается с аналогичными областями других подвидов (см. рис. 2). Напротив, объединенное термогумидное пространство трех фенноскандийских подвидов (*T. u. urogallus*, *T. u. lonnbergi*, *T. u. karelikus*, 13 точек: № 2–14, см. рис. 2) сильно перекрывается с пространством не только восточно-европейских, уральских и западносибирских подвидов (№ 43, 45–62, 67–70), но и приближается к центрально-сибирским условиям (окрестности Красноярска: № 72). Оконтурировать собственное термогумидное простран-

ство только феноскандийской группы (без включения других подвидов) непрерывной и/или слабо извилистой линией не удается.

В ареале каменного глухаря явно обособленное положение занимает камчатская популяция (*T. p. camtschaticus*, № 89, рис. 2), которая по шкале осадков попадает в область распространения западноевропейских подвидов *T. urogallus* и лежит в более теплой зоне, чем, например, все феноскандийские популяции за исключением одной из норвежских (№ 3). *T. p. stegmanni* (точки 86–88, G), по-видимому, располагается на сухой периферии теплой области видовой ареала. Положение подвида *T. p. parvirostris* не выяснено, т. к. для населенных им Хабаровского и Приморского краев региональные модели не разрабатывались.

Для всего родового ареала в целом прослежена прямая, но **не линейная** связь температуры (x) и осадков (y): $r_s = 0.77$ $p < 0.001$, т. е., чем теплее места обитания, тем больше в них выпадает осадков. И общее размещение глухаря в термогумидном пространстве удастся охарактеризовать зависимостью осадков от температуры: $y = 605.78 + (32.94x) + (0.70x^2)$. Детализация общей картины показывает, что нелинейность этой связи возникает из двух противоположных трендов. Для термогумидного ареала западноевропейской группы подвидов характерна линейная **обратная** связь: чем теплее, тем меньше осадков (рис. 3); удаление из расчета равнинных популяций приводит к потере ее достоверности: $r = -0.07$ $p = 0.78$. Пространства всех остальных подвидов демонстрируют **прямые** линейные связи между теплом и осадками: чем теплее, тем больше осадков. Связи эти не сильные, но достоверные. Для феноскандийской группы: $r = 0.61$ $p = 0.03$; для всех других подвидов *T. urogallus*, обитающих восточнее Бреста, Санкт-Петербурга и Онеги: $r = 0.48$ $p = 0.004$; для всего ареала *T. parvirostris*: $r = 0.70$ $p = 0.02$. Вполне ожидаемо, что и вся территория в целом, занятая не западноевропейскими подвидами обыкновенного и всеми подвидами каменного глухаря, также показала прямую связь между теплом и осадками: $r = 0.64$ $p < 0.001$. Следовательно, закономерность пространственных изменений двух важнейших климатических показателей (их интегральный градиент) в ареале западноевропейских подвидов кардинальным образом отличается от аналогичной закономерности на территории всех остальных подвидов рода *Tetrao*: в первом случае количество осадков нарастает по

мере снижения температур воздуха, во втором – уменьшается.

Удается также заметить, что по мере продвижения от низких к высоким значениям температуры область обитания рода *Tetrao*, по-видимому, расширяется по оси осадков (см. рис. 2). Для проверки этого предположения мы сопоставили значения размахов вариации осадков, в которые попадают популяции птиц, с соответствующими оценками температур (разбив их на интервалы в 1 °C, т. е. от –13.5 °C до –12.5 °C, от –12.4 °C до –11.5 °C... и от +7.5 °C до +8.5 °C). Результаты подтверждают предположение: температура определяет вариацию осадков в местах обитания всего рода в целом на 45 % ($r = 0.67$ $p = 0.003$), в местах обитания *T. urogallus* на 55 % ($r = 0.75$ $p = 0.003$); для *T. parvirostris* достоверной связи не выявлено, возможно, из-за небольшой выборки. При этом максимальные значения интервала осадков для всех принятых к анализу популяций в целом увеличиваются быстрее ($y = 843.6 + 42.0x$; $r = 0.81$ $p < 0.001$, где x – температура, y – осадки), чем минимальные ($y = 482.6 + 16.7x$; $r = 0.88$ $p < 0.001$). Следовательно, в более холодных условиях среды птицы осваивают места с более узким диапазоном осадков: низкая температура, по-видимому, повышает зависимость глухаря от атмосферных осадков и тем самым ограничивает использование пространства.

Обсуждение

Очевидно, что в пределах популяционных границ животные способны выбирать самые оптимальные участки, характеристики которых могут отличаться от средней величины для всего популяционного ареала. Поэтому использование в нашей работе именно средних популяционных значений температуры и осадков, возможно, несколько сместило расчетные оценки относительно реальности. Безусловно, однако, что эти смещения могут быть весомыми лишь для сравнений соседних или близких группировок, но почти или совсем незаметными на уровне крупных регионов и, тем более, подвидовых и видовых ареалов. Однако уточнение наших термогумидных оценок видится одной из неперенных задач будущих исследований.

Анализ географических и климатических переменных показал достоверные, хотя и не самые сильные зависимости между ними ($r = 0.55–0.86$, см. табл. 1), а также выявил связи между самими географическими переменными ($r = 0.21–0.68$, Результаты). Даже

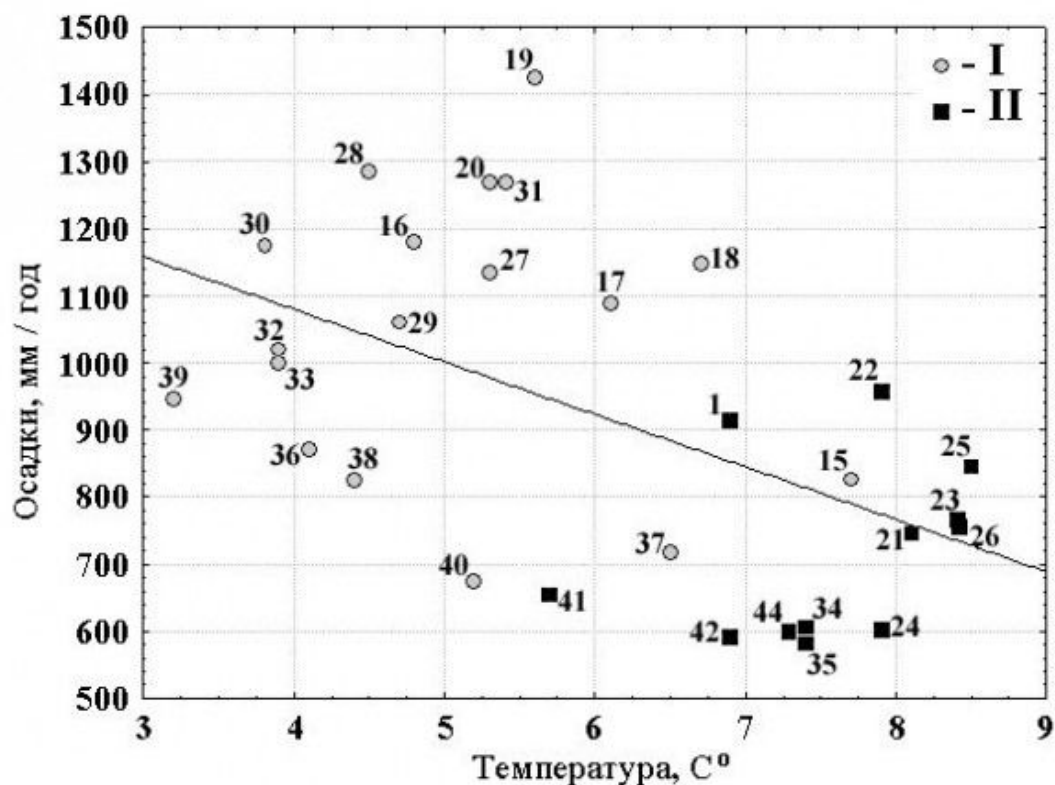


Рис. 3. Связь между температурой воздуха и количеством атмосферных осадков (расчетные значения) в ареале западноевропейских подвидов *T. urogallus* ($R^2 = 0.267$ $r = -0.516$ $p = 0.004$; $y = 1393.3 - 78.3 x$). I – горы (абс. высоты 700–1825 м), II – равнины и низкогорья (16–485 м). Номера возле точек те же, что на рис. 1 и 2

Fig. 3. Connection between air temperature (axis X) and precipitation (Y) (calculated values) inside the range of *T. urogallus* in southern and central parts of Western Europe ($R^2 = 0.267$ $r = -0.516$ $p = 0.004$; $y = 1393.3 - 78.3 x$). I – mountains (700–1825 m), II – plains and lowlands (16–485 m). The numbers next to circles and squares are the same as in figures 1 and 2

эти немногочисленные факты свидетельствуют о проблемах в интерпретации результатов при использовании лишь географических переменных для изучения адаптаций птиц (см. Введение). В этом случае можно лишь предполагать воздействие целого ряда важных и второстепенных факторов, которые полностью или частично аккумулируются переменными широта, долгота и высота местности. Наш подход не оставляет сомнений: взаимное расположение популяций глухаря охарактеризовано именно в осях температуры и осадков.

Общая картина варьирования этих величин в пределах всего родового ареала видится вполне адекватной. Западный перенос воздушных масс над Евразией определяет снижение количества осадков и зимних температур воздуха по мере удаления от Атлантики (Алисов, Полтарус, 1974), что делает вполне логичным расположение большинства западноевропейских популяций в наиболее теплой и влажной области ареала, большинства восточносибирских – в холод-

ной и сухой, остальные группировки занимают промежуточное положение (см. рис. 2).

Незаянтость глухарем области низких температур и большого количества осадков (левая верхняя четверть на рис. 2) определяется тривиальным отсутствием такого типа термогумидного пространства: холодный воздух менее влагоемок относительно теплого. Этот же фактор диктует существенное и резкое сужение потенциально пригодного пространства и в левой нижней четверти (холодной и сухой). В этой четверти хорошо заметен зазор между большинством точек и границей реально существующего термогумидного пространства (см. рис. 2). По всей видимости, этот зазор маркирует территории равнинных тундр и горной растительности выше линии леса: в холодных условиях увеличение влажности подавляет лесную растительность (Пузаченко, 1985), блокируя распространение глухаря, т. к. данный род представлен дендрофильными видами (см. Введение). По всей видимости, узость термогумидного пространства каменного глу-

харя по оси осадков определяется весьма скромными размерами такого пространства, реально существующего в холодной зоне Северной Евразии. Развитие в этом секторе беслесных сообществ дополнительно ограничивает потенциально пригодное для птиц термогумидное пространство. На его пределы выходят всего две популяции из противоположных частей географического родового ареала: с плато Путорана и из горных районов северной Тувы (точки 78 и 76, см. рис. 2). На их склонах действительно отмечается повышенное количество осадков (Гвоздецкий, Михайлов, 1978). Вероятно, это один из наиболее восточных пиков осадков, обусловленных одновременно и орографией, и западным переносом атлантических воздушных масс. Значительное количество осадков на Камчатке, Сахалине и в Приморье (точки 89, Е, F) определяется уже влиянием Тихого океана. Таким образом, относительная узость термогумидного пространства каменного глухаря по сравнению с обыкновенным – следствие объективных причин: в ареале первого вида условия среды более однообразны. И *T. parvirostris* осваивает, по-видимому, все потенциально пригодное для него пространство. Просматривается лишь единственное ограничение, имеющее отношение к термогумидным условиям: наличие лесной среды.

Географические ареалы обыкновенного и каменного глухарей перекрываются (см. рис. 1), что определяет и отмеченное нами перекрывание их термогумидного пространства (см. Результаты). Однако в осях температуры и осадков это перекрывание оказывается очень большим. Так, расположение крайних восточных точек ареала *T. parvirostris* в этих осях (№ 89, Е и F, см. рис. 2) указывает на его потенциальную способность осваивать обширные территории, занятые сегодня только обыкновенным глухарем, включая Среднюю и Западную Сибирь (№ 67, 71, 74), Урал, Предуралье (54–56, 58, 60), и даже многие районы Фенноскандии (2, 9, 10, 12–14). Весьма вероятно, что современный адаптивный потенциал *T. parvirostris* к термогумидным условиям среды вполне позволяют ему занять значительную часть колоссальных пространств современного распространения «русских» и фенноскандийских подвидов *T. urogallus* (группы I и III на рис. 1). Напротив, потенциальное продвижение *T. urogallus* в термогумидное пространство *T. parvirostris* представляется ограниченным: максимум до юго-востока Якутии (№ 85), северное,

северо-восточные и даже юго-восточные направления, по-видимому, исключены.

Следовательно, зона межвидового перекрывания термогумидного пространства показывает на явное неравенство двух видов по возможностям к потенциальному расселению: они огромны у каменного глухаря и очень невелики у обыкновенного. Такие различия позволяют предположить, что восточная граница видового ареала *T. urogallus* находится недалеко от предельной черты, возле которой его видовые адаптации к изученным нами переменным оказываются исчерпанными; для дальнейшего продвижения на север, восток и юго-восток необходимы дополнительные приспособления, выходящие, по-видимому, за рамки видовых возможностей. Не исключено, что вопрос о восточной границе ареала *T. urogallus* будет решен при более детальном изучении его адаптаций именно к термогумидным условиям среды. Напротив, современные знания биологии *T. parvirostris* (Исаев, 2014) не показывают явных абиотических или ценотических ограничений для экспансии вида в западном направлении, т. е. к более благоприятным условиям (мягче климат, разнообразнее растительность). Факторы, блокирующие такую экспансию, с уровня современных познаний просматриваются очень смутно. Возможно, что один из них – межвидовые отношения: в местах совместного обитания обыкновенный глухарь способен вытеснять каменного (Кирпичев, 1974).

Несколько неожиданным представляется взаимное расположение некоторых популяций в термогумидном пространстве *T. urogallus*. Так, максимального количества осадков следовало ожидать для крайних западных регионов, т. е. для Шотландии (№ 1, см. рис. 1), Норвегии (№ 3, 4) и Кантабрийских гор (№ 15). Однако расчетные значения показали умеренные оценки для этих точек и их близость к линии, разделяющей весь массив данных на сухие и влажные регионы (см. рис. 2). Среди рассмотренных популяционных арен максимальное количество осадков получают Юрские горы (№ 19, рис. 2), Французские Альпы (№ 20), Швейцария (№ 28), в меньшей мере Италия (№ 29), Австрия (№ 30), Словения (№ 31), Бавария (№ 18), а также Пиренеи (№ 16 и 17).

Равнинные районы Франции не препятствуют проникновению влажного воздуха вглубь континента. Хорошо выраженный орографический генезис большого количества осадков в этом регионе просматривает-

ся по Вогезам (№ 18), представляющим собой пусть невысокую, но первую преграду на пути господствующих западных ветров. Обширные и высокие горные массивы – Пиренеи и Альпы, встающие на пути влажных морских воздушных масс, получают и наибольшее количество осадков. Эти же массы, переваливая через невысокие горы Шотландии (максимум < 1400 м), по-видимому, теряют большую часть влаги на западных склонах (см. Moss, 2015), что определяет и меньшее количество осадков в Восточной Шотландии, в том числе и по сравнению с Альпами и Пиренеями. Однако не привлеченные к нашему анализу популяции Западной Шотландии и, вероятно, юго-западной Норвегии все же существуют в условиях не меньшего количества осадков, чем альпийские и пиренейские.

Вопреки ожиданию, предполагавшему общее планетарное нарастание температуры от полюсов к экватору, самыми теплыми местами обитания глухаря (> +7.9 °C) оказались регионы Германии: (№ 21–26, см. рис 3). Эти далеко не самые южные точки ареала (см. рис. 1) лежат на низких гипсометрических уровнях (16–483 м), что, по всей видимости, и является основной причиной полученных для них высоких температурных показателей. Европейские популяции из южных широт (№ 15–17, 20, 29, 36–40) располагаются гораздо выше (1200–1825 м) и вполне логично получают меньше тепла: от +3.2 до +7.7 °C (см. рис. 3). То есть фактор «высота местности» полностью нивелирует влияние фактора «географическая широта».

Поражает разнообразие условий обитания фенноскандийских популяций (№ 1–11, см. рис. 2). Располагаясь географически компактно (см. рис. 1), они охватывают почти весь термический интервал, занятый популяциями Русской и Западно-Сибирской равнин (№ 49–66, см. рис. 2). По оси осадков фенноскандийские группировки занимают пространство, вмещающее почти все популяции *T. urogallus* за исключением некоторых западноевропейских. Такая вариация наших оценок для Фенноскандии – очевидное следствие повышенного разнообразия ее климатических условий.

Следует особо отметить несколько точек, лежащих одновременно и в самой теплой, и относительно сухой области родового ареала: Саксония (№ 24, см. рис. 3), Померания (№ 34), Люблин (№ 35), Беловежская Пуща (№ 42) и Украинское Полесье (№ 44). По всей видимости, примерно эта территория рас-

сматривалась как место обитания глухарей с максимальным для всего ареала весом тела самцов (Zedlitz, 1924; Couturier, Couturier, 1980) и противопоставлялась популяциям с мелкими особями, в основном из австрийских (№ 30) и Баварских (№ 27) Альп (Zedlitz, 1933). Наш материал позволяет предположить, что одной из причин обозначенных различий веса может быть не только и не столько межрегиональное расхождение показателей температуры (всего на 1.5–2.0 °C), но почти двукратная разница по осадкам (580–605 мм против 1140–1180 мм, см. рис. 3). По-видимому, сочетание этих двух факторов способно прямо или косвенно влиять на рост и развитие глухаря. Вероятно, что его оптимальные условия обитания лежат в области относительно высоких температур с небольшим количеством осадков. Возможно, однако, что это справедливо лишь для группы западноевропейских подвидов или только для *T. u. major*.

Негативное влияние повышенного количества осадков на глухаря обычно рассматривается с позиций выживания птенцов и обновления популяций (Теплов, 1947; Гаврин, 1956; Lindén, 1981; Ménoni, 1991; Watson, Moss, 2008). Наш материал показал, что в местах его обитания интервал осадков сокращается по мере снижения температуры. Этот факт позволяет предполагать общее негативное воздействие сырого климата на население рода *Tetrao*, включая взрослых особей: и на них большое количество осадков, в основном дождей, вероятно, также оказывает отрицательное влияние. Например, через увеличение термозатрат на просушивание оперения и/или сокращение бюджетов времени на кормодобывание из-за необходимости укрываться от сильных дождей и некоторое время после них.

Интересной находкой нашей работы представляется принципиальная разница между ареалом западноевропейской подвидовой группы (*T. u. major*, *T. u. cantabricus*, *T. u. aquitanicus*, *T. u. rudolfi*) и, похоже, всех остальных популяций рода *Tetrao* по **закономерности пространственного изменения температуры и осадков**. Основными причинами этого видятся относительно небольшая площадь западноевропейского ареала и сильная вариация рельефа в его пределах. Первый фактор позволяет лишь в очень слабой мере проявиться как широтным закономерностям изменчивости климата, так и всем следствиям западного переноса воздушных масс в Евразии. Обе эти

закономерности, по-видимому, просто не обнаруживаются в заметной мере из-за тривиального отсутствия места, арены их реализации в Западной Европе. В такой ситуации возрастает роль рельефа: пространственные изменения и температуры, и осадков порождаются в основном гипсометрическими причинами, которые и диктуют обратную связь температуры с осадками: чем выше в горы, тем меньше тепла и больше влаги. По-видимому, именно высокая неоднородность рельефа западной Европы является главной причиной обсуждаемых различий, т. к. для ареала фенноскандийской группы, населяющей в основном равнины и низкогорья, отмечена иная закономерность, присущая для обширных пространств центральных и восточных частей родового ареала. В их пределах циркуляция воздушных масс по долготе отодвигает на второстепенный план влияние даже крупных горных систем, демонстрируя прямую связь между температурой и осадками: чем восточнее и дальше от Атлантики с ее Гольфстримом, тем меньше тепла и меньше влаги.

Эти закономерности мало интересны для систем с жесткой фиксацией объектов в пространстве. Но птицы мобильны, и перемещения, включая дальние, часто нецеленаправленные, способны выводить их в пессимальные условия среды, например в холодные. Важно, что живые организмы обычно легче переносят холод в условиях сухости. И в таком контексте выявленные нами пространственные различия термогумидных изменений приобретают особое значение. Для его демонстрации выделим два типа климатических градиентов. Один из них характерен для западной, центральной и южной Европы в целом: смещение от высоких температур к низким сопровождается увеличением количества осадков, что дополнительно (к низким температурам) затрудняет условия существования. Поскольку ужесточение условий среды требует повышения энергозатрат на обеспечение жизни (Дольник, 1995), назовем такой градиент «жестким». Противоположный тип – «мягкий» градиент – характерен для большинства мест Северной Евразии: смещение вниз по шкале температур сопровождается нарастанием сухости, что должно определять менее ощутимое ухудшение жизненных условий; существенных климатических барьеров на ее колоссальных пространствах почти нет, изменения плавные, постепенные.

Напомним, что иерархичность простран-

ственной структуры популяций диктует универсальность групповых адаптаций: для всей популяции в целом отбор закрепляет те из них, которые адекватны на всем ее ареале, прочие, менее значимые, адаптации жизнеспособны лишь на локальных уровнях (Северцов, 2013). Следовательно, в условиях жесткого градиента среды даже ограниченные пространственные экспансии должны сопровождаться существенными адаптивными перестройками. Мягкий градиент, вероятно, более толерантен к иммигрантам и требует от них заметных адаптивных сдвигов лишь при колонизации очень удаленных пространств.

В условиях крайне жесткого градиента среды локальные адаптации должны быть выражены четко, пространства, осваиваемые их носителями, – небольшими, а сами популяции обречены, по-видимому, представлять собой относительно изолированные группировки специалистов-стенотопов; межвидовое скрещивание и инбридинг вполне реальны, т. к. дальние миграции успешны лишь для особей с широчайшей нормой реакции. Противоположная крайность (самый мягкий градиент среды) предполагает функциональную близость локальных и более общих климатических адаптаций. Внутривидовая пространственная структура должна быть расплывчатой, с нечеткими границами соседних территориальных группировок и постепенными пространственными изменениями генотипов. Межвидовое скрещивание вероятно лишь в условиях низкой численности, а дальние миграции вполне обычны и могут быть успешными для широкого круга особей.

Такой взгляд на климатические градиенты позволяет понять, в частности, сильный разброс по термогумидному пространству фенноскандийских популяций: миграции даже из районов Сибири в европейскую часть России и далее к северо-западу, равно как и в обратном направлении, не требуют существенных адаптивных перестроек. Мягким градиентом среды удобно объяснить поразительное генетическое единство населения русского глухаря на колоссальных пространствах от Архангельска и Твери до Красноярска (Duriez et al., 2007), а также пошаговые изменения гаплотипов: различия между западноевропейскими (включая шведских) и русскими глухарями больше, чем между финскими и русскими (Liukkonen-Anttila et al., 2004). Понятнее становятся и различия в миграционной активности глухаря, повы-

шенной в северо-западной части России (Borchtchevski, Moss, 2014) или в Швеции (K. Sjöberg, цит. по: Åhlen et al., 2013) и весьма скромной в центре Западной Европы (Storch, 1993). Без представлений о разных климатических градиентах среды все эти факты – лишь перечень несвязанных явлений. Предлагаемый нами взгляд позволяет заметить в беспорядочном нагромождении таких фактов определенную систему: разные, возможно, несколько непривычные адаптивные комплексы (по-видимому, территориальные) поведенческих, физиологических, генетических и, вероятно, иных реакций теплокровных животных на несовпадающие тренды среды обитания.

К сожалению, подробное обсуждение термогумидных градиентов, которое непременно должно включать уточнение границ выделенных нами подвидовых групп и их списки, выходит за рамки данной работы. Заметим лишь, что сам феномен разнонаправленных связей между температурой и осадками, который, по-видимому, пока не попадал в поле зрения специалистов, безусловно, нуждается в проверке и осмыслении.

Заключение

Общее расположение центров реально существующих и недавно вымерших популяций глухаря в осях температуры и осадков выглядит вполне закономерным: в наиболее теплой и влажной области родового ареала располагаются группировки центральных и южных районов Западной Европы, в холодной и сухой – большинство восточносибирских, остальные популяции занимают промежуточное положение. Такое размещение подтверждает корректность большинства климатических моделей, созданных для описания общего термогумидного пространства рода *Tetrao*.

Глухарь практически полностью отсутствует в области отрицательных среднегодовых температур со значительным количеством осадков (>800–900 мм/год), что, по-видимому, связано с крайней ограниченность такого типа термогумидного пространства на суше Северной Евразии.

По мере продвижения от максимальных к минимальным температурам занимаемое родом термогумидное пространство сжимается по оси осадков, показывая тренд к более широкому использованию местообитаний с большим количеством осадков при нарастающей температур.

Перекрытие видовых зон термогумидного пространства представляется су-

щественно шире перекрытия видовых географических ареалов. Пределы занятого обыкновенным глухарем термогумидного пространства примерно соответствуют современным границам его географического распространения, что позволяет рассматривать тепло и осадки в качестве ограничителей его потенциальной экспансии в восточном направлении. Однако эти же факторы, по всей видимости, не препятствуют встречной экспансии каменного глухаря в западном и северо-западном направлениях вплоть до Фенноскандии.

Разные популяции глухаря обитают в условиях несовпадающей пространственной ковариации тепла и влаги. На площади обитания большей части родового населения количество осадков сокращается при движении от теплых районов к холодным. Однако по тому же градиенту на территории южного и центрального секторов Западной Европы количество осадков не снижается, а нарастает. Эти ранее не отмечавшиеся различия, вероятно, способны формировать комплексы несовпадающих групповых адаптаций. Обнаруженные различия, возможно, позволят подобрать ответы к известным, но труднообъяснимым сходствам и различиям пространственных группировок глухаря по генетике, морфологии, экологии, пространственной подвижности и, вероятно, каким-то иным признакам.

Ранжирование конкретных популяций в термогумидном пространстве показало, что вопреки ожиданию в наиболее теплых условиях видового ареала расположены не самые южные группировки (испанские, балканские, болгарские), а популяции северо-западной Германии. Также вопреки ожиданию климатические модели показали максимальное количество осадков в не местах обитания приатлантических группировок (Кантабрия, вост. Шотландия, Норвегия), а в основном в биотопах птиц из северо-западных предгорий Альп (Вогезы, Юра), из центральных и южных районов этой горной страны (Швейцария, Австрия, Бавария, Словения, Италия), а также из испанских Пиренеев. Хотя не включенные в анализ популяции из западной Шотландии и, вероятно, с юго-запада Норвегии существуют, по-видимому, в условиях максимального количества осадков. Фенноскандийские подвиды осваивают обширную часть термогумидного пространства, заходя далеко в сухую зону низких температур, занятую «русскими» популяциями, в том числе и сибирскими.

Библиография

- Алисов Б. П., Полтараус БВ. Климатология . М.: МГУ, 1974. 299 с.
- Васильев Н. Г., Горин Д. А., Рашек В. Л., Рогачева Э. В., Русанова О. М., Скокова Н. Н., Сыроечковский Е. Е., Чумакова А. В., Язан Ю. П. Заповедники СССР . М.: Лесная промышленность, 1980. 240 с.
- Гаврин В. Ф. Экология тетеревиных птиц Беловежской Пуши: Дис. ... канд. биол. наук . Алма-Ата, 1956. 352 с.
- Гвоздецкий Н. А., Михайлов Н. И. Физическая география СССР. Азиатская часть . М.: Мысль, 1978. 512 с.
- Горичев Ю. П. Природные особенности Южно-Уральского государственного природного заповедника // Труды Южно-Уральского государственного природного заповедника. Вып. 1. Уфа, 2008. С. 13–56.
- Добрынин Б. Ф. Физическая география Западной Европы . М.: Учпедгиз, 1948. 416 с.
- Дольник В. Р. Ресурсы энергии и времени у птиц . СПб.: Наука, 1995. 360 с.
- Исаев А. П. Тетеревиные птицы Якутии: распространение, численность, экология: Дис. ... д-ра биол. наук . Якутск, 2014. 463 с.
- Кириков С. В. Род Глухари *Tetrao* Linnaeus. 1758 // Птицы Советского Союза / Ред. Г. П. Дементьев, Н. А. Гладков. М., 1952. Т. 4. С. 84–107.
- Кирпичев С. П. О распространении каменного и обыкновенного глухарей в Заенисейской Сибири // Материалы 6-й Всесоюзной орнитологической конференции. Ч. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974. С. 63–64.
- Климатические данные городов по всему миру . URL: <http://climate-data.org> (дата обращения 05.12.2017).
- Милюков Ф. Н., Гвоздецкий Н. А. Физическая география СССР. Общий обзор. Европейская часть. Кавказ . М.: Мысль, 1976. 448 с.
- Нейфельд Н. Д., Бобрецов А. В. О гнездовании глухаря в горнотундровом поясе Северного Урала // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Вып. 7. Екатеринбург, 2002. С. 207.
- Островский А. И. Некоторые материалы к размножению карпатского глухаря // Вестник зоологии № 4. Киев: Наукова думка, 1973. С. 21–24.
- Пузаченко Ю. Г. Климатическая обусловленность южной границы тундры // Сообщества Крайнего Севера и человек / Под ред. Ю. И. Чернова. М.: Наука, 1985. С. 22–56.
- Равкин Е. С., Равкин Ю. С. Птицы равнин Северной Евразии. Численность, распределение и пространственная организация сообществ . Новосибирск: Наука, 2005. 303 с.
- Романов А. А. (ред.) Фауна позвоночных животных плато Путорана . М., 2004. 457 с.
- Северцов А. С. Эволюционная экология позвоночных животных . М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 347 с.
- Теплов В. П. Глухарь в Печеро-Ыльчском заповеднике // Труды государственного Печеро-Ыльчского заповедника. Вып. 4. Ч. 1. М., 1947. С. 3–76.
- Термограф: архивные данные температуры воздуха и количества осадков . URL: <http://thermograph.ru> (дата обращения 05.12.2017).
- Хромов С. П., Петросянц М. А. Метеорология и климатология . М.: Наука, 2006. 582 с.
- Чернов Е. Г. Что растет на Кольской земле // Природа Мурманской области. Мурманск: Мурманское книжное изд-во, 1964. С. 185–224.
- Åhlen P.-A., Willebrand T., Sjöberg K., Hörnel-Willebrand M. Survival of female capercaillie *Tetrao urogallus* in northern Sweden // Wildlife Biology. 2013. Vol. 19. P. 368–377.
- Balasubramaniam P., Rotenberry J. T. Elevation and latitude interact to drive life-history variation in precocial birds: a comparative analysis using galliformes // Journal of Animal Ecology. 2016. Vol. 85. P. 1528–1539.
- Bears H., Martin K., White G. C. Breeding in high-elevation habitat results in shift to slower life-history strategy within a single species // Journal of Animal Ecology. 2009. Vol. 78. P. 365–375.
- Beniston M. Mountain weather and climate: a general overview and focus on climatic change in the Alps // Hydrobiologia. 2006. Vol. 562. P. 3–16.
- Borchtchevski V., Moss R. Age structure of Capercaillie males (*Tetrao urogallus*) in NW Russia may reflect two-way movements – a hypothesis // Ornis Fennica. 2014. Vol. 91. P. 14–28.
- Boyle W. A., Sandercock B. K., Martin K. Patterns and drivers of intraspecific variation in avian life history along elevational gradients: a meta-analysis // Biological Reviews. 2016. Vol. 91. P. 469–482.
- Čas M. Disturbances and predation on capercaillie at leks in Alps and Dinaric mountains // Šumavski list. 2010. № 9–10. CXXXIV. P. 487–495.
- Clima Temps.com. URL: <http://www.climatemp.com/countries-a.php> (дата обращения 05.12.2017).
- Couturier M., Couturier A. Les coqs de bruyère. Le grand coq de bruyère *Tetrao urogallus urogallus* L. Ed.

- F. Dubusc. Boulogne, 1980. Vol. 1. 656 p.
- Donazar J. A. Geographic variation in clutch and brood size of the eagle owl *Bubo bubo* in the Western Palearctic // Journal für Ornithologie. 1990. Bd. 131. S. 439–443.
- Dunn P. O., Thusis K. J., Kimber K., Winkler D. W. Geographical and ecological variation in clutch size of tree swallows // Auk. 2000. Vol. 117. P. 215–221.
- Duriez O., Sachet J.-M., Ménoni E., Pidancier N., Miquel Ch., Taberlet P. Phylogeography of the capercaillie in Eurasia: what is the conservation status in the Pyrenees and Cantabrian Mounts? // [Conservation Genetics](#). 2007. Vol. 8. P. 513–526.
- Hille S. M., Cooper C. B. Elevation trends in life histories: revising the pace-of-life framework // Biological Reviews. Cambridge Philosophical Society. 2015. Vol. 90. P. 204–213.
- Jetz W., Sekercioglu C. H., Böhring-Gaese K. The worldwide variation in avian clutch size across species and space // PLOS Biol. 2008. Vol. 6 (12): e303. DOI: 10.1371/journal.pbio.0060303.
- Lindén H. Estimation of juvenile mortality in capercaillie, *Tetrao urogallus*, and black grouse, *Tetrao tetrix*, from indirect evidence // Paper Game Research. 1981. Vol. 39. P. 35–51.
- Liukkonen-Anttila T., Rätti O., Kvist L., Helle P., Orell M. Lack of genetic structuring and subspecies differentiation in the capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Finland // Annales Zoologici Fennici. 2004. Vol. 41. P. 619–633.
- Lu X. Reproductive ecology of three Tibetan waterbird species, with special reference to life-history alterations along elevational gradients // Zoological Studies. 2011. Vol. 50. P. 192–292.
- Martin T. E. Avian life history evolution in relation to nests sites, nest predation, and food // Ecological Monographs. 1995. Vol. 65. P. 101–127.
- Martin T. E., Bassar R. D., Bassar S. K., Fontaine J. J., Lloyd P., Mathewos H. A., Niklison A. M., Chalfoun A. Life-history and ecological correlates of geographic variation in egg and clutch mass among passerine species // Evolution. 2006. Vol. 60. P. 390–398.
- McNamara J. M., Barta Z., Wikelski M., Houston A. I. A theoretical investigation of the effect of latitude on avian life histories // American Naturalist. 2008. Vol. 172. P. 331–345.
- Ménoni E. Ecologie et dynamique des populations du grand tétras dans les Pyrénées, avec des references speciales à la biologie de la reproduction chez les poules – quelques applications à sa conservations. Thèse. Université Paul Sabatier de Toulouse, 1991.
- Moss R. Global warming and grouse *Tetraoninae* population dynamics // Grouse News. 2015. № 50. P. 8–18.
- OpenStreetMap. URL: <http://www.openstreetmap.org/#map=9/47.3472/12.1014> (дата обращения 05.12.2017).
- Potapov R., Sale R. Grouse of the world. London, Cape Town, Sydney, Auckland, 2013. 408 p.
- Storch I. Habitat use and spacing of capercaillie in relation to forest fragmentation patterns. Thesis. University of Munich, 1993. 98 p.
- Watson A., Moss R. Grouse. The natural history of British and Irish species. London, Collins ed., 2008. 529 p.
- Zedlitz O. Das Gewichts als Rassenmerkmal bei *Tetrao urogallus* // Journal für Ornithologie. 1924. Bd. 72. S. 244–252.
- Zedlitz O. Das Gewichts als Rassenmerkmal bei *Tetrao urogallus* (II. Teil) // Berichte des Vereins Schlesischer Ornithologen (Breslau). 1933. Bd. 18. S. 7–14.

Благодарности

Авторы признательны А. С. Северцову, не пожалевшему времени на неоднократные замечания к структурной организации исходного текста, А. В. Артемьеву, А. В. Коросову и трем анонимным рецензентам за конструктивную критику рукописи, а также М. В. Яковлевой, В. А. Алексею, С. В. Буслаеву, А. С. Гилязову, В. П. Иванчеву, Н. Д. Нейфельду и А. В. Сивкову за климатические данные и координаты метеостанций. Отдельная благодарность В. Н. Алексею, А. С. Гилязову, В. Leclercq, R. Moss и Т. К. Spidsø за содействие в оценке границ высотного размещения глухаря и помощь в библиографических исследованиях.

ASSESSMENT OF THERMOHUMID CONDITIONS WITHIN GEOGRAPHICAL RANGES OF WIDESPREAD BIRD SPECIES (ON THE EXAMPLE OF CAPERCAILLIE: *TETRAO UROGALLUS*, *T.PARVIROSTRIS*)

BORSHCHEVSKY
Vladimir Georgievich

Skryabin Moscow State Academy of Veterinary Science, Medicine and Biotechnology, megra@mail.ru

KOSHEVOY
Vladimir Aleksandrovich

Moscow Pedagogical State University, v_koshevoi@mail.ru

Key words:

precipitation
climate of Eurasia
air temperatures
latitude
longitude
altitude
Tetrao urogallus
T.parvirostris

Summary: Clear insight of the impact of climatic factors on animals is necessary to understand their adaptive reactions to the changes in the environment. However, it is difficult to cover all the complex of climatic factors influencing the animals. We studied the dependency of the mean annual air temperature and the total amount of precipitation on latitude, longitude and altitude in the area of wide-spread bird genus – capercaillie. More than 70 plots from 20 to 2.670 ths km² in Eurasia were investigated with the help of linear regression models. Each of these plots was entirely or partly the habitat of one of the 89 regional populations of western (*Tetrao urogallus*) or black-billed capercaillie (*T.parvirostris*). For each of these populations the values of temperature and precipitation were calculated by mean of these models, which showed quite expected location of populations on the thermo humid plane (X – temperature, Y – precipitation). In warmer conditions, the capercaillie occupy the spaces with wider range of precipitation. Along the axis of precipitation, almost all the populations of *T.parvirostris* lie inside the range of extreme values obtained for populations of *T.urogallus* and occupy a smaller part of this range. The revealed regularity of the spatial variation of temperature and precipitation (their integral gradient) within geographical range of the Western-European subspecies (*T.u.major*, *T.u.cantabricus*, *T.u.aquitanicus*, *T.u.rudolfi*): the warmer, the less precipitation - fundamentally differs from that in the range of the rest subspecies of genus *Tetrao* (the warmer, the more precipitation). The principles of adaptation of warm-blooded animals to different thermo humid environmental gradients are discussed.

Received on: 22 December 2017

Published on: 27 March 2018

References

- Åhlen P, A., Willebrand T., Sjöberg K., Hörnel-Willebrand M. Survival of female capercaillie *Tetrao urogallus* in northern Sweden, Wildlife Biology. 2013. Vol. 19. P. 368–377.
- Alisov B. P. Poltarau B. V. Climatology. M.: MGU, 1974. 299 p.
- Balasubramaniam P., Rotenberry J. T. Elevation and latitude interact to drive life-history variation in precocial birds: a comparative analysis using galliformes, Journal of Animal Ecology. 2016. Vol. 85. P. 1528–1539.
- Bears H., Martin K., White G. C. Breeding in high-elevation habitat results in shift to slower life-history strategy within a single species, Journal of Animal Ecology. 2009. Vol. 78. P. 365–375.
- Beniston M. Mountain weather and climate: a general overview and focus on climatic change in the Alps, Hydrobiologia. 2006. Vol. 562. P. 3–16.
- Borchtchevski V., Moss R. Age structure of Capercaillie males (*Tetrao urogallus*) in NW Russia may reflect two-way movements – a hypothesis, Ornis Fennica. 2014. Vol. 91. P. 14–28.
- Boyle W. A., Sandercock B. K., Martin K. Patterns and drivers of intraspecific variation in avian life history along elevational gradients: a meta-analysis, Biological Reviews. 2016. Vol. 91. P. 469–482.

- Chernov E. G. What grows on the Kola land, Priroda Murmanskoy oblasti. Murmansk: Murmanskoe knizhnoe izd-vo, 1964. P. 185–224.
- Clima Temps.com. URL: <http://www.climatemp.com/countries-a.php> (data obrascheniya 05.12.2017).
- Climate data of cities all over the world. URL: <http://climate-data.org> (data obrascheniya 05.12.2017).
- Couturier M., Couturier A. Les coqs de bruyère. Le grand coq de bruyère *Tetrao urogallus urogallus* L. Ed. F. Dubusc. Boulogne, 1980. Vol. 1. 656 p.
- Dobrynin B. F. Physical geography of Western Europe. M.: Uchpedgiz, 1948. 416 p.
- Dol'nik V. R. Energy and time resources in free-living birds. SPb.: Nauka, 1995. 360 p.
- Donazar J. A. Geographic variation in clutch and brood size of the eagle owl *Bubo bubo* in the Western Palearctic, Journal für Ornithologie. 1990. Bd. 131. S. 439–443.
- Dunn P. O., Thusis K. J., Kimber K., Winkler D. W. Geographical and ecological variation in clutch size of tree swallows, Auk. 2000. Vol. 117. P. 215–221.
- Duriez O., Sacht J. M., Ménoni E., Pidancier N., Miquel Ch., Taberlet P. Phylogeography of the capercaillie in Eurasia: what is the conservation status in the Pyrenees and Cantabrian Mounts?, Conservation Genetics. 2007. Vol. 8. P. 513–526.
- Gavrin V. F. Grouse ecology of the Belovezhskaya Pushcha. Alma-Ata, 1956. 352 p.
- Gorichev Yu. P. Natural features of the South Ural State Nature Reserve, Trudy Yuzhno-Ural'skogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika. Vyp. 1. Ufa, 2008. P. 13–56.
- Gvozdeckiy N. A. Mihaylov N. I. SR. Physical geography of the USSR. The Asian part. M.: Mysl', 1978. 512 p.
- Hille S. M., Cooper C. B. Elevation trends in life histories: revising the pace-of-life framework, Biological Reviews. Cambridge Philosophical Society. 2015. Vol. 90. P. 204–213.
- Hromov S. P. Petrosyanc M. A. Meteorology and climatology. M.: Nauka, 2006. 582 p.
- Isaev A. P. Grouse birds of Yakutia: distribution, numbers, ecology. Yakutsk, 2014. 463 p.
- Jetz W., Sekercioglu C. H., Böhring-Gaese K. The worldwide variation in avian clutch size across species and space, PLOS Biol. 2008. Vol. 6 (12): e303. DOI: 10.1371/journal. pbio.0060303.
- Kirikov S. V. Genus Capercaillie *Tetrao* Linnaeus. 1758, Pticy Sovetskogo Soyuz, Red. G. P. Dement'ev, N. A. Gladkov. M., 1952. T. 4. C. 84–107.
- Kirpichev S. P. On the distribution of black-billed and western capercaillies in Zayeniseyskaya Siberia, Materialy 6-y Vsesoyuznoy ornitologicheskoy konferencii. Ch. 2. M.: Izd-vo Mosk. un-ta, 1974. P. 63–64.
- Lindén H. Estimation of juvenile mortality in capercaillie, *Tetrao urogallus*, and black grouse, *Tetrao tetrix*, from indirect evidence, Paper Game Research. 1981. Vol. 39. P. 35–51.
- Liukkonen-Anttila T., Rätti O., Kvist L., Helle P., Orell M. Lack of genetic structuring and subspecies differentiation in the capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Finland, Annales Zoologici Fennici. 2004. Vol. 41. P. 619–633.
- Lu X. Reproductive ecology of three Tibetan waterbird species, with special reference to life-history alterations along elevational gradients, Zoological Studies. 2011. Vol. 50. P. 192–292.
- Ménoni E. Ecologie et dynamique des populations du grand tétras dans les Pyrénées, avec des references speciales à la biologie de la reproduction chez les poules – quelques applications à sa conservations. Thèse. Université Paul Sabatier de Toulouse, 1991.
- Martin T. E. Avian life history evolution in relation to nests sites, nest predation, and food, Ecological Monographs. 1995. Vol. 65. P. 101–127.
- Martin T. E., Bassar R. D., Bassar S. K., Fontaine J. J., Lloyd P., Mathewos H. A., Niklison A. M., Chalfoun A. Life-history and ecological correlates of geographic variation in egg and clutch mass among passerine species, Evolution. 2006. Vol. 60. P. 390–398.
- McNamara J. M., Barta Z., Wikelski M., Houston A. I. A theoretical investigation of the effect of latitude on avian life histories, American Naturalist. 2008. Vol. 172. P. 331–345.
- Mil'kov F. N. Gvozdeckiy N. A. SR. Physical geography of the USSR. General overview. European part. Caucasus. M.: Mysl', 1976. 448 p.
- Moss R. Global warming and grouse *Tetraoninae* population dynamics, Grouse News. 2015. No. 50. P. 8–18.
- Neyfel'd N. D. Bobrecov A. V. On the nesting of capercaillie in the mountain tundra belt of the Northern Urals, Materialy k rasprostraneniyu ptic na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri. Vyp. 7. Ekaterinburg, 2002. P. 207.
- OpenStreetMap. URL: <http://www.openstreetmap.org/#map=9/47.3472/12.1014> (data obrascheniya 05.12.2017).
- Ostrovskiy A. I. Some data on the reproduction of the Carpathian capercaillie, Vestnik zoologii No. 4. Kiev: Naukova dumka, 1973. P. 21–24.
- Potapov R., Sale R. Grouse of the world. London, Cape Town, Sydney, Auckland, 2013. 408 p.
- Puzachenko Yu. G. Climatic conditionality of the southern border of the tundra, Soobshchestva Kraynego Severa i chelovek, Pod red. Yu. I. Chernova. M.: Nauka, 1985. P. 22–56.

- Ravkin E. S. Ravkin Yu. S. Birds of northern Euroasian plans. Numbers, distribution and spatial organization of communities. Novosibirsk: Nauka, 2005. 303 p.
- Romanov A. A. Vertebrate fauna of the Putorana plateau. M., 2004. 457 p.
- Severcov A. S. Evolutionary ecology of vertebrate animals. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2013. 347 p.
- Storch I. Habitat use and spacing of capercaillie in relation to forest fragmentation patterns. Thesis. University of Munich, 1993. 98 p.
- Teplov V. P. Capercaillie in the Pechora-Ilychsky Nature Reserve, Trudy gosudarstvennogo Pechero-Ylychskogo zapovednika. Vyp. 4. Ch. 1. M., 1947. P. 3–76.
- Thermograph: archive data of air temperature and the amount of precipitation. URL: <http://thermograph.ru> (data obrascheniya 05.12.2017).
- Vasil'ev N. G. Gorin D. A. Rashek V. L. Rogacheva E. V. Rusanova O. M. Skokova N. N. Syroechkovskiy E. E. Chumakova A. V. Yazan Yu. P. The Nature Reserves of the USSR. M.: Lesnaya promyshlennost', 1980. 240 p.
- Watson A., Moss R. Grouse. The natural history of British and Irish species. London, Collins ed., 2008. 529 p.
- Zedlitz O. Das Gewichts als Rassenmerkmal bei *Tetrao urogallus* (II. Teil), Berichte des Vereins Schlesischer Ornithologen (Breslau). 1933. Bd. 18. S. 7–14.
- Zedlitz O. Das Gewichts als Rassenmerkmal bei *Tetrao urogallus*, Journal für Ornithologie. 1924. Bd. 72. S. 244–252.
- Čas M. Disturbances and predation on capercaillie at leks in Alps and Dinaric mountains, Šumavski list. 2010. No. 9–10. CXXXIV. P. 487–495.



УДК 597.851:576.895.122

К ЭКОЛОГИИ ТРЕМАТОДЫ *OPISTHIOGLYPHE RANAE* (TELORCHIDAE)

ВАККЕР

Виктор Георгиевич

Павлодарский педагогический институт, vgwacker@gmail.com

Ключевые слова:

трематода
Opisthioglyphe ranae
жизненный цикл
Rana arvalis
Казахстан

Аннотация: Изучена зараженность трематодой *Opisthioglyphe ranae* остромордой лягушки (*Rana arvalis*) из колочной лесостепи, правобережной и левобережной сухой степи, Казахского мелкосопочника, поймы р. Иртыш и антропогенных биотопов (Республика Казахстан). Установлено, что сосальщик реализует обе известные у него формы жизненного цикла во всех исследованных местообитаниях. Совокупность *O. ranae* в популяциях окончательного хозяина структурирована и ежегодно слагается из двух поколений половозрелых особей. Одно поколение *O. ranae* состоит из особей, образующихся по треххозяинной (триксенной), другое – по двуххозяинной (диксенной) форме цикла развития. Первое маритное поколение распространяется у всех *R. arvalis*, кроме головастика и сеголеток. Образование этого поколения марит привязано к кормовым участкам дефинитивного хозяина. Пик экстенсивности инвазии лягушек и оптимум численности гельминта в каждом сезоне достигается в августе – сентябре. После зимнего периода, в мае – июне следующего сезона триксенная генерация *O. ranae* заканчивает существование, и начинает формироваться следующая за ней. Второе поколение ежегодно закладывается в мае – июне в нерестовых водоемах, где церкарии *O. ranae* заражают головастика и взрослых *R. arvalis*. Образовавшиеся перед метаморфозом у головастика молодые мариты *O. ranae* переходят к сеголеткам. Еще одна заметная доля диксенных марит паразитирует у самцов остромордой лягушки. Прямое заражение церкариями *O. ranae* самцов *R. arvalis* происходит в течение их относительно длительного нахождения в нерестовых водоемах. Участие в диксенной форме жизненного цикла трематоды самок и неполовозрелых особей хозяина зависит от длительности их пребывания в мае – июне в нерестовых или других водоемах с инфективными церкариями сосальщика. Маритное поколение *O. ranae*, образующееся по двуххозяинному варианту жизненного цикла трематоды, охватывающее сеголеток, самцов и в некоторой степени самок *R. arvalis*, заканчивает свое развитие еще в текущем сезоне, до наступления зимнего периода. Особи с диксенной историей образования составляют 30–35 % от всех половозрелых *O. ranae*, составляющих маритный блок паразитарной системы трематоды.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: О. В. Минеева

Получена: 28 июня 2017 года

Подписана к печати: 25 марта 2018 года

Введение

Трематода *O. ranae* – обычный паразит кишечника 35 видов земноводных Евразии (Скрябин, 1971; Рыжиков и др., 1980). В Казахстане этот вид отмечен у лягушек

Rana temporaria и *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) в южных и западных частях (р. Урал) республики, в северо-восточных районах – у *R. arvalis*, в Казахстанском Алтае – у *P. ridibundus* (Исайчиков, 1926; Со-

болева, 1975; Ваккер, Тарасовская, 1988). Систематика, развитие и многие другие стороны биологии *O. ranae* изучены достаточно хорошо (Yamaguti, 1958; Гинецинская, 1968; Grabda-Kasubaska, 1969, 1976; Галлактионов, Добровольский, 1998). Первым промежуточным хозяином трематоды являются водные моллюски (*Lymnaea stagnalis*, *Galba truncatula*, *Radix ovata*, *R. auricularia*, *Stagnicola palustris*) (Скрябин, 1971; Рыжиков и др., 1980). Из проглоченных яиц со сформированными мирацидиями паразита в полости тела моллюсков последовательно развиваются материнские и дочерние спороцисты, процессы заканчиваются выделением церкарий (Добровольский, 1965). Последние констатированы у *L. stagnalis* и *R. peregra* из Коргалжинских озер в Акмолинской области Казахстана (Белякова, 1981). Церкарии *O. ranae* с помощью стилета проникают во второго промежуточного хозяина (головастики, взрослые амфибии, моллюски сем. Limnaeidae), в котором развиваются метацеркарии (Гинецинская, 1968). Дальше развитие может идти по обычному для дигеней триксенному (треххозяинному) или диксенному (двуххозяинному) жизненному циклу. Триксенный путь онтогенеза заканчивается развитием половозрелой стадии *O. ranae* (мариты) после того, как второй промежуточный хозяин, зараженный метацеркариями гельминта, будет съеден окончательным хозяином. При диксенной форме цикла церкарии *O. ranae* активно нападают на личинок земноводных, проникают через однослойный покровный эпителий в полость тела и большей частью накапливаются в богатом кровеносными сосудами хвосте. В местах локализации церкарии инцистируются и под защитой капсулы развиваются до метацеркарий. В ходе метаморфоза, перед или уже при резорбции хвоста, метацеркарии эксцистируются, перемещаются в кишечный тракт головастиков и развиваются до марит. Перкутанное заражение взрослых земноводных невозможно, так как их многослойный кожный покров для личинок дигеней непроницаем (Grabda-Kasubaska, 1969; Smyth, 1994). Однако, попав с водой в ротовую полость амфибии, церкарии успешно внедряются в эпителий глотки или пищевода и там инцистируются. Через 1–3 дня цисты отделяются, проглатываются, в кишечнике хозяина из эксцистированных метацеркарий развиваются мариты. Опытным путем установлено, что молодые половозрелые трематоды появляются в кишечной трубке дефинитивного

хозяина через сутки после заражения церкариями (Grabda-Kasubaska, 1969). Таким образом, при диксенном онтогенезе *O. ranae* происходит совмещение роли второго промежуточного и окончательного хозяина в одном, убыстренное развитие церкарий, метацеркарий и марит (Гинецинская, 1968; Grabda-Kasubaska, 1976; Poulin, Gribb, 2002).

Так как морфологических различий между маритами с разным типом развития не установлено, работ по осуществлению циклов развития *O. ranae* в естественных условиях проведено недостаточно. Цель исследования: установить зараженность *O. ranae* остромордой лягушки (*R. arvalis*) в биотопах степной зоны Казахстана; изучить инвазированность и сезонную динамику инвазии внутрипопуляционных групп маритами трематоды; на этой основе определить, какие группы хозяина охватываются трематодами с диксенным и триксенным циклами развития; с какой длительностью существуют в природных условиях поколения марит *O. ranae* с диксенной и триксенной историей образования; установить в популяциях *R. arvalis* количественное соотношение марит *O. ranae*, возникших по диксенному и триксенному вариантам цикла развития.

Материалы

Гельминтологический материал получен от *R. arvalis*, собранных на территории Павлодарской области Республики Казахстан. Пункты ручного отлова лягушек охватывают три ландшафтные провинции: Западно-сибирскую, Предалтайскую и Казахстаномелкосопочную, и две природные зоны Северной Евразии: лесостепную и степную (Чибилёв, 1998). Многолетние выборки амфибии сделаны в пунктах Усолка, Карьер и Яблонька (Среднее Прииртышье), в остальных учетных точках взяты разовые пробы (табл. 1). Биотоп Усолка находится в 15 км от г. Павлодар, в правобережной пойме р. Иртыш, на правом берегу протоки Усолка (52°12'32.15"СШ и 77°01'05.70"ВД). Лягушек собирали на площадке размером 500 × 0.5–7.0 м, которая включает нерестовый водоем, заросший хвощем (*Equisetum* sp.), а по берегу – тростником (*Phragmites communis Trinicus*). Нерестилище и мелкие скопления воды вдоль правого берега протоки промываются холодными родниковыми водами, изливающимися на неогеновых глинах ложа реки. На площадке с 1984 по 1997 г. осуществляли гельминтологический мониторинг остромордой лягушки, являю-

щейся в районе исследования единственным массовым окончательным хозяином *O. ranae* (Ваккер, Тарасовская, 1988). Для изучения сезонной динамики зараженности *R. arvalis* в 1985–1988 гг. с мая по сентябрь делали по одной ежемесячной выборке. В остальные годы брали одну-четыре пробы в сезон. Судя по присутствию на берегах протоки аира (*Acorus calamus* L.), а в самой Усолке кувшинок (*Nymphaea candida* Presl.) и кубышек (*Nuphar luteum* Sm.), антропогенное загрязнение биотопа не велико. В двух километрах восточнее Усолки, в зеленом поясе г. Павлодара, находится надпойменный пункт Яблонька. Амфибий в нем отлавливали около заполненного водой понижения рельефа, оставшегося от строительства шоссе. В другой надпойменной точке с названием Карьер хозяев собирали на берегу озера, возникшего на месте отработанного песчаного карьера. Биотоп расположен в промышленной зоне в трех километрах северо-восточнее Яблоньки. Мелкие (0.3–0.8 м) антропогенные водоемы в течение сезона хорошо прогреваются и используются *R. arvalis* в качестве нерестилищ, там же вырастают головастики.

Методы

Хранение и вскрытие хозяев, сбор и обработку гельминтов проводили по общепринятым в гельминтологии методикам (Боев и др., 1962; Pritchard, Kruse, 1982). Систематическое положение *O. ranae* соответствует работе Olson et al. (2003). Анализ зараженности *R. arvalis* трематодой осуществляли в двух группах. К одной, выделенной графическим методом, отнесены сеголетки. Согласно литературным и нашим данным, длина тела лягушек первого года рождения от кончика морды до клоаки равна 13.0–20.0 мм (Банников и др., 1977; Гончаренко, 1983; Ваккер, Тарасовская, 1988). К другой группе причислены остальные лягушки (длина тела ≥ 20.1 мм), условно называемые взрослыми. У последних отдельно рассматривали инвазированность самок и самцов. Экстенсивность инвазии *R. arvalis* (P , prevalence) и индекс обилия *O. ranae* (M , mean abundance) определяли по обычным формулам. Экстенсивность инвазии хозяина при нулевой или стопроцентной зараженности подсчитывали по формуле Ван дер Вардена:

$P = (N_o + 1) / (N_j + 2)$, где N_j – объем j -й выборки *R. arvalis*, N_o – число особей хозяина в j -й выборке, свободные или стопроцентно зараженные i -м видом гельминтов (Урбах,

1963). Достоверность различий между значениями экстенсивности инвазии амфибии определяли по критерию Фишера путем преобразования долей зараженных особей хозяина в углы ϕ (Плохинский, 1970; Ивантер, Коросов, 2010). Эмпирические значения критерия Фишера ($\phi_{\text{эмп}}$), располагающиеся в зоне неопределенности, т. е. между двумя критическими значениями 1.64 ($\alpha = 0.05$) и 2.61 ($\alpha = 0.01$), позволяют отклонить нулевую гипотезу H_0 . Согласно последней, доля зараженных гельминтом особей хозяина в одной выборке не больше, чем во второй. По альтернативной гипотезе H_1 частота встречаемости зараженных хозяев в двух выборках существенно различна. H_1 принимается, если значение $\phi_{\text{эмп}}$ больше $\phi_{\text{крит}} = 2.61$. Индексы обилия паразитических организмов при нормальном распределении сравнивают при помощи критерия Стьюдента ($t_{\text{ст}}$). Распределение гельминтов обычно отклоняется от нормального, поэтому для сравнения численности паразитов прибегают к другим способам. Например, путем сравнения фактической и теоретической численности гельминта (Песенко, 1982). Подсчет последней производят, исходя из нулевой гипотезы (H_0) о равномерном распределении эмпирического обилия по сравниваемым выборкам хозяина по формуле:

$n_{ij}^* = (n_i / N) \cdot N_j$, где n_i – общее число особей i -го вида гельминтов во всех выборках хозяина, N – общее число хозяев во всех сравниваемых выборках. Отличие между фактическим и теоретическим обилиями гельминта устанавливали при помощи критерия Пирсона (χ^2) в соответствии с формулой:

$\chi^2 = (n_{ij} - n_{ij}^*)^2 / n_{ij}^*$, где n_{ij} – фактическое обилие сосальщика i -го вида в j -й пробе хозяина. Для совокупности выборок отдельные значения критериев χ^2 суммируются и сравниваются с критическим при данном числе степеней свободы (df). Последнее определяется по формуле:

$df = M - 1$, где M – число сравниваемых выборок. Степень смещения численности гельминта относительно выборок хозяина вычисляли с помощью показателя степени относительной приуроченности вида Ю. А. Песенко (1982) по формуле:

$F_{ij} = \{((n_{ij}/N_j - (n_i - n_{ij}) / (N - N_j))) / \{((n_{ij}/N_j + (n_i - n_{ij}) / (N - N_j)))\}$. Значения F_{ij} изменяются в интервале от +1 до -1. При F_{ij} равном +1, i -й вид гельминтов полностью предпочитает, а при $F_{ij} = -1$ – полностью избегает j -ю выборку хозяина. При F_{ij} , равном 0, i -й вид относится к j -й выборке нейтрально, т. е. не отвергает,

но и не предпочитает ее. Сезонную динамику численности *i*-го вида во внутривидовых группах хозяина сравнивали при помощи критерия Колмогорова – Смирнова λ (Сидоренко, 2000). Подсчет критерия проводился по формуле:

$\lambda = |\sum n_{1j}/n_1 - \sum n_{2j}/n_2| \sqrt{n_1 \cdot n_2 / (n_1 + n_2)}$, где n_{1j} , n_{2j} – число особей *i*-го вида в 1-м и 2-м сравниваемых распределениях, в *j*-й из всех *M* выделенных периодов сезона; $\sum n_{1j}/n_1$ и $\sum n_{2j}/n_2$ – доли накопленных чисел гельминта для 1-го и 2-го распределений *i*-го вида гельминтов к *j*-му периоду сезона; n_1 и n_2 – суммарное число особей *i*-го вида в 1-м и 2-м распределениях, собранных за все *M* периодов сезона; $|x|$ – абсолютное (без учета знака, по модулю) максимальное значение для пере-

менной *x*; $\sqrt{}$ – квадратный корень (Песенко, 1982; Сидоренко, 2000). Нулевая гипотеза предполагает, что между двумя сравниваемыми распределениями различий нет, например, сезонная динамика численности *i*-го вида у самок и самцов хозяина не отличается. Если максимальное значение λ превышает одно из трех стандартных значений, принимается противоположная гипотеза (H_1) о различном характере изменений численности *i*-го вида гельминтов в двух сравниваемых распределениях, например, о различии в сезонных изменениях численности трематоды у самок и самцов хозяина.

Результаты

А. Ювенильные *R. arvalis*, сеголетки (длина тела ≤ 20.0 мм)

Таблица 1. Зараженность сеголеток и взрослых *Rana arvalis* трематодой *Opisthioglyphe ranae*

Ландшафты, биотопы	Сеголетки (длина тела ≤ 20.0 мм)			Взрослые лягушки (длина тела ≥ 20.1 мм)		
	N ¹ , экз.	Параметры заражения		N ¹ , экз.	Параметры заражения	
		M ² , экз.	P ³ , %		M ² , экз.	P ³ , %
Пойменно-луговой ландшафт р. Иртыш						
Усолка	9	1.8 ± 0.3	77.8 ± 13.9	1282	2.0 ± 0.1	50.5± 1.3
Антропогенный ландшафт (г. Павлодар)						
Карьер	44	19.7 ± 2.3	97.7 ± 2.2	301	6.7 ± 0.4	79.1 ± 2.3
Яблонька	88	9.1 ± 1.2	72.7 ± 4.7	196	7.3 ± 0.8	71.9 ± 3.2
Правобережная сухая степь (Предалтайская ландшафтная провинция)						
Оз. Тлеуберды	24	12.7 ± 1.4	96.7 ± 3.7	11	4.7 ± 0.8	92.3 ± 7.1
Оз. Борли	3	0.3 ± 0.3	33.3 ± 27.2	15	5.9 ± 1.6	66.7 ± 12.2
Оз. Малыбай	24	0.2 ± 0.1	20.8 ± 8.3	15	11.5 ± 4.8	60.0 ± 12.6
Левобережная сухая степь (Казахстано-мелкосопочная ландшафтная провинция)						
Оз. Сабандыколь	1	0.0 ± 0.0	33.3 ± 23.6 ⁴	67	0.3 ± 0.1	10.6 ± 3.8
Баянаул				49	0.0 ± 0.0	2.0 ± 1.9
Лесостепь (Западносибирская ландшафтная провинция)						
Фёдоровка	5	1.2 ± 1.2	20.0 ± 17.9	20	1.3 ± 0.3	50.0 ± 11.2
Всего	198	10.1 ± 0.9	73.6 ± 3.1	1956	3.2 ± 0.1	54.9 ± 1.1
Примечание. ¹ – объем выборок хозяина, экз., ² – индекс обилия, экз., ³ – экстенсивность инвазии, %, ⁴ – подсчет сделан по формуле Ван дер Вардена.						

Во всех учетных точках у сеголеток *R. arvalis* обнаружены половозрелые *O. ranae* (табл. 1). В пунктах, расположенных на Баянаульском горном поднятии Казахского мелкосопочника (оз. Сабандыколь и Баянаул), ювенильные хозяева (длина тела ≤ 20.0 мм) представлены одной незараженной особью. Самая высокая инвазированность обсуждаемой внутривидовой группы хозяина отмечена в правобережном оз. Тлеуберды и антропогенных пунктах Карьер и Яблонька. В биотопах с многолетними сборами наибольшие значения показателей инвазии отмечены у сеголеток из Карьера. Здесь частота зараженных *O. ranae* лягушат (≤ 20.0 мм) достоверно выше, чем в Усольском биотопе ($\varphi_{\text{эмпл}} = 1.85$) и в Яблоньке ($\varphi_{\text{эмпл}} = 4.31$). В первом случае критерий превышает критическое значение при $\alpha = 0.05$, во втором – при $\alpha = 0.01$. Экстенсивность инвазии сеголеток *R. arvalis* из Усолки и Яблоньки статистически не отличается ($\varphi_{\text{эмпл}} = 0.24$). На Карьере индекс обилия трематоды почти в 11 раз больше, чем на Усолке ($t_{\text{ст}} = 7.72$), и в 2.2 раза, чем в Яблоньке ($t_{\text{ст}} = 4.09$). Среднее число парит у сеголеток из Яблоньки в 5.1 раза превышает таковое на Усолке ($t_{\text{ст}} = 5.90$). Параметры заражения ювенильных лягушат из Карьера значимо выше, чем у взрослых особей ($\varphi_{\text{эмпл}} = 4.00$, $t_{\text{ст}} = 5.57$). В пойме р. Иртыш, несмотря на небольшую выборку, экстенсивность инвазии сеголеток также больше, чем у взрослых амфибий ($\varphi_{\text{эмпл}} = 1.73$). В Яблоньке зараженность двух возрастных групп *R. arvalis* не различаются ($\varphi_{\text{эмпл}} = 0.14$, $t_{\text{ст}} = 1.25$).

Массовый метаморфоз головастики *R. arvalis*, по данным К. И. Исаковой (1959) и нашим наблюдениям, начинается в середине июня. Экстенсивность инвазии отловленных к этому времени сеголеток наиболее высокая (табл. 2). В последней декаде июня частота зараженных *O. ranae* лягушат (длина тела ≤ 20.0 мм) достоверно снижается. В последующие периоды сезона вектор данного показателя инвазии у них сохраняется. Экстенсивность заражения сеголеток *O. ranae* в августе меньше в сравнении с начальной величиной показателя в июне ($\varphi_{\text{эмпл}} = 2.00$). Снижение величины экстенсивности заражения ювенильных *R. arvalis* паритами трематоды к концу сезона описывается отрицательным линейным уравнением $y = -12.66x + 105.64$ ($R^2 = 0.8346$). Величина коэффициента детерминации (R^2), превышающая 0.80, говорит о том, что сезонная динамика частоты встречаемости зараженных

O. ranae сеголеток *R. arvalis* приемлемо моделируется приведенным уравнением (Плохинский, 1970; Ивантер, Коросов, 2010).

Теоретическое число сосальщиков в выборке сеголеток за 15 июня равняется $171.6 (1999/198) \cdot 17$ (см. табл. 2). Значение критерия хи-квадрат равняется $(327 - 171.6)^2 / 171.6 = 140.6$. Сумма χ^2 для пяти пар эмпирических и ожидаемых значений обилия трематод равна 199.6, что больше критической величины χ^2 , равной 9.49 при $df = 4$. Следовательно, H_0 о равномерном, случайном распределении числа *O. ranae* отвергается и принимается H_1 о неравномерном размещении гельминта по пробам сеголеток. В первой июньской выборке хозяина ожидаемая по нуль-гипотезе численность *O. ranae* достоверно меньше фактической в 1.9 раза. Показатель степени приуроченности относительного обилия сосальщика, рассчитанный для первой июньской выборки сеголеток, равен: $F_{ij} = (327/17 - (1999 - 327/198 - 17)) / (327/17 + (1999 - 327/198 - 17)) = (19.23 - 9.23) / (19.23 + 9.23) = 9.99/28.5 = +0.35$. Судя по положительному знаку при F_{ij} , обилие трематод достоверно смещено к этой выборке хозяина. Во второй июньской пробе отрицательное значение показателя приуроченности указывает на значимое, но очень небольшое уменьшение фактической численности по сравнению с теоретической. В июле, видимо, каких-либо смещений численности не произошло, так как F_{ij} практически равен нулю, а χ^2 меньше критического значения, равного 3.84 при одной степени свободы. В августовской пробе теоретическое обилие превышает эмпирическое в 2.3 раза. Отрицательный знак F_{ij} свидетельствует о том, что *O. ranae* избегает данную совокупность сеголеток, так же как и сентябрьскую. Полученные данные говорят о том, что фактическая численность трематоды в течение сезона изменяется от наибольшей приуроченности к самой ранней выборке хозяина (15 июня) до наименьшей к наиболее поздним выборкам сеголеток в августе и сентябре. Интересно отметить, что динамика индекса обилия *O. ranae* у сеголеток остромордой лягушки сходна по своей тенденции с сезонными изменениями их экстенсивности инвазии. После массового метаморфоза головастики остромордой лягушки в середине июня индекс обилия трематоды в 4.7 раза больше, чем в августе. Изменение данного параметра инвазии описывается линейным уравнением: $y = -4.56x + 22.52$ ($R^2 = 0.8852$).

Сезонная динамика инвазии сеголеток

другими видами гельминтов совершенно иная, чем *O. ranae*. В середине июня, т. е. сразу после метаморфоза, у сеголеток встречаются только *O. ranae*. В конце месяца отмечены единичные случаи заражения нематодами *Rhabdias bufonis* и *Oswaldocruzia filiformis*. В июле значения экстенсивности инвазии и индекса обилия *R. bufonis* повышаются ($39.1 \pm 5.6 \%$, 0.8 ± 0.2 экз.). Частота лягушат (длина тела ≤ 20.0 мм), зараженных *Os. filiformis* в этом месяце, равна $30.4 \pm 5.5 \%$, а индекс обилия – 0.6 ± 0.2 экз. В августе величина показателей ин-

вазии сеголеток первым видом возрастает до $75.0 \pm 12.5 \%$ (2.4 ± 0.7 экз.), вторым – до $50.0 \pm 1.4 \%$ (1.4 ± 0.7 экз.). Эти данные подчеркивают сезонную направленность зараженности сеголеток – освобождение от *O. ranae* и отсутствие новых заражений сосальщиком. Если бы наблюдались новые заражения сеголеток маритами *O. ranae*, то эти процессы также должны быть похожи на сезонные изменения экстенсивности инвазии хозяина и численности зараженности другими видами гельминтов.

Таблица 2. Сезонная динамика зараженности сеголеток *Rana arvalis* трематодой *Opisthioglyphe ranae*

Время взятия проб	N ¹	Численность, экз.		χ^2	F _{ij} ³	Параметры инвазии		$\phi_{\text{эмп}}^6$	t _{st} ⁶
		n _{ij} ²	n _{ij} [*]			P ⁴	M ⁵		
15 июня	17	327	171.6	140.6	+0.35	94.4 ± 5.3	20.4 ± 3.6	2.45	2.98
20–30 июня	99	905	999.5	8.9	-0.09	71.7 ± 4.5	9.1 ± 1.2	0.11	0.68
10–13 июля	69	715	696.6	0.5	+0.02	72.5 ± 5.4	10.4 ± 1.5	0.40	2.44
02–17 августа	12	52	121.2	39.5	-0.45	66.7 ± 13.6	4.3 ± 2.0		
20 сентября	1	0	10.1	10.1	-1.00	33.3 ± 23.6^7			
Итого	198	1999	1999.0	199.6					

Примечание. ¹– объем проб хозяина, экз.; ²– фактическая и ^{*} – теоретическая численности гельминта, экз.; ³ – показатель степени относительной приуроченности вида; ⁴– экстенсивность инвазии, %; ⁵– индекс обилия, экз.; ⁶– значения критериев получены при сравнении показателей инвазии в выше- и нижележащей строке; ⁷ – подсчитано по формуле Ван дер Вардена.

Зараженность ювенильных *R. arvalis* дигенеей также зависит от их возраста (длины тела). Наибольшая величина экстенсивности инвазии установлена в первой линейновозрастной группе сеголеток, длина тела 13.0–14.9 мм (рис. 1). По сравнению с последними значение показателя у самых крупных особей (длина 20.0 мм) в 1.6 раза достоверно меньше. Критерий $\phi_{\text{эмп}} = 2.26$. Линейное уравнение, отражающее отрицательную зависимость между возрастом (длиной тела) и экстенсивностью инвазии сосальщиком ювенильных *R. arvalis*, приведено на графике 2. Тенденция уменьшения средней численности марит *O. ranae* с возрастом сеголеток описывается линейным уравнением: $y = -1.3857x + 16.229$ ($R^2 = 0.8197$), величина коэффициента детерминации свидетельствует

о хорошем соответствии модели с фактическими данными.

Из рис. 1 видно, что если с возрастом экстенсивность инвазии сеголеток *O. ranae* понижается, то у других видов гельминтов величина этого показателя, наоборот, повышается. Так, у лягушат первой размерной группы (длина тела 13.0–14.9 мм.) кроме *O. ranae* другие виды гельминтов не отмечены. Нематоды *R. bufonis* и *Os. filiformis* впервые появляются у сеголеток длиной 15.0 мм. Доля зараженных нематодами самых крупных ювенильных *R. arvalis* (длина тела 20.0 мм) довольно высока и равна соответственно 58.8 ± 11.9 и $41.2 \pm 11.9 \%$. Полученные данные свидетельствуют о том, что сообщества гельминтов с возрастом сеголеток пере-страиваются: на фоне исчезновения трема-

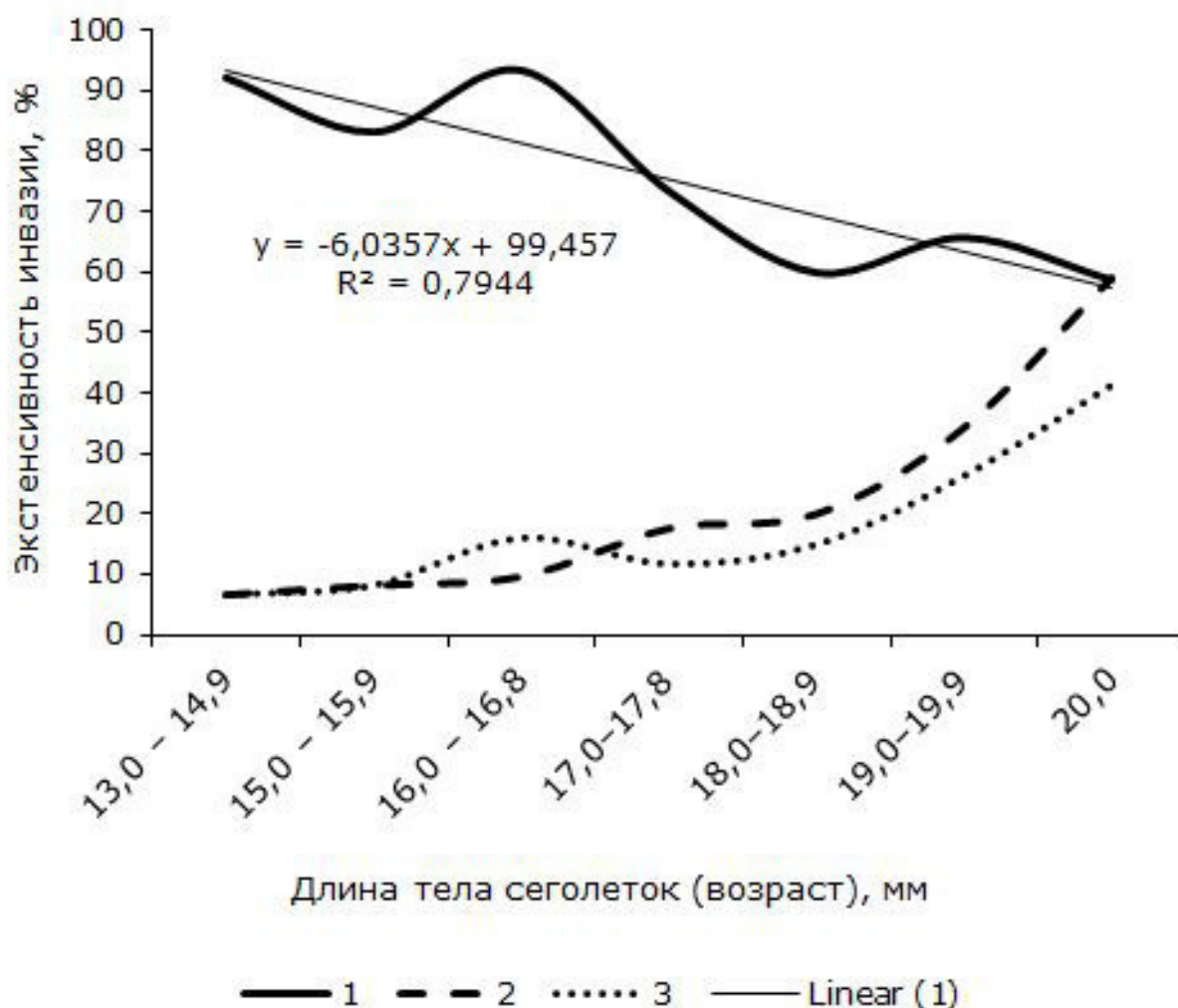


Рис. 1. Возрастная динамика зараженности сеголеток остромордой лягушки гельминтами *Opisthioglyphe ranae* (1), *Rhabdiasbufonis* (2) и *Oswaldocruzia filiformis* (3), %

Fig. 1. Age-related dynamics of infestation of moor frog froglets with helminths *Opisthioglyphe ranae* (1), *Rhabdiasbufonis* (2) и *Oswaldocruzia filiformis* (3), %

тоды возрастает роль нематод. Нарастание доли последних к концу сезона и уменьшение доли дигении указывают на отсутствие в течение первого года жизни новых заражений сеголеток маритами *O. ranae*.

Личинки *R. arvalis* питаются зелеными, диатомовыми и высшими водорослями, детритом, к концу развития мелкими беспозвоночными (Банников и др., 1977; Вершинин, 2007). В пищевом рационе сеголеток остромордой лягушки указываются клещи, колемболы и другие мелкие членистоногие. Отсутствие в составе пищи моллюсков исключает участие названных внутривидовых групп остромордой лягушки в триксенном цикле развития *O. ranae*. Очевидно, что головастики *R. arvalis* напрямую заражаются церкариями трематоды в возрастных водоемах, так как это характерно для диксеного варианта жизненного цикла

сосальщика (Галактионов, Добровольский, 1998). Молодые мариты, найденные нами у сеголеток в середине июня, сразу после метаморфоза, являются наследием, полученным от головастика, и, следовательно, тоже имеют диксеное происхождение. В Польше В. Grabda-Kasubska (1969) в июле находила у *R. terrestris* и *R. temporaria* сразу после метаморфоза многочисленные экземпляры *O. rastellus*.

Экстенсивность инвазии сеголеток *R. arvalis* в наших сборах в 1.3 раза превышает таковую взрослых особей ($\Phi_{\text{эмп}} = 5.27$). Каждый лягушонок первого года рождения в среднем содержит в 3.2 раза больше *O. ranae*, чем одна взрослая особь остромордой лягушки (длина тела ≥ 20.1 мм). Во всех выборках сеголеток, по нашим данным, сосредоточен 24.1 ± 3.1 % *O. ranae*, собранных у всех вскрытых *R. arvalis*. Сле-

довательно почти четвертая часть данного вида гельминтов представлена в популяциях остромордой лягушки у сеголеток мари́тами, образовавшимися по диксенному циклу развития. Черты сезонной и возрастной динамики параметров зараженности лягушат *R. arvalis* (длина ≤ 20.0 мм) *O. ranae* указывают на то, что: 1) они получили мари́т от личинок остромордой лягушки; 2) после метаморфического климакса новых заражений сеголеток трематодой не происходит, 3) сосальщики диксенного происхождения относительно быстро заканчивают свое развитие к концу текущего сезона. Последний процесс связан, вероятно, не только с ускоренным развитием мари́т с диксенной историей образования, но и с повышенной внутривидовой конкуренцией в инфрапопуляциях гельминта – эффект скученности, по К. Кеннеди (1978). Эта форма конкуренции имеет, видимо, наибольшее значение сразу же после метаморфического климакса, когда у сеголеток отмечена самая высокая численность мари́т. Ближе к концу сезона, возможно, добавляется отрицательное влияние на *O. ranae* нематоды *Os. filiformis*, которая с течением времени заселяет кишечник *R. arvalis* в нарастающем количестве. У данных видов установлены конкурентные межвидовые отношения (Ваккер, 1991).

В работе Т. М. Будаловой с соавт. (1984) моллюски и водные насекомые регистрируются ими в желудках лягушек из антропогенных биотопов почти в три раза чаще, чем в естественных. Очевидно, прирост численности трематод в Костромском разливе произошел за счет мари́т триксенного генезиса. В собранных нами материалах различий в пищевом рационе *R. arvalis* из пойменного и надпойменных местообитаний не отмечено (Ваккер, Тарасовская, 1988). Поэтому мы полагаем, что значения параметров инвазии хозяина в антропогенных биотопах и некоторых степных озерах Казахстана повышены за счет более высокой зараженности сеголеток и самцов остромордой лягушки мари́тами *O. ranae* с диксенной историей возникновения.

Таким образом, в ходе работы установлено, что в степной зоне Казахстана трематода *O. ranae* реализует диксенную форму жизненного цикла, используя для этого головастики и сеголеток *R. arvalis*. Наибольшая зараженность обнаружена у ювенильных лягушат (длина тела ≤ 20.0 мм), обитающих на побережье правобережных степных озер и антропогенных водоемов. Максимальные

значения параметров инвазии в данной внутривидовой группе остромордой лягушки зарегистрированы сразу после метаморфоза и у самых молодых особей (длина тела 13.0–14.9 мм). Сосальщики, обнаруженные у сеголеток и образовавшиеся по диксенному варианту цикла развития *O. ranae*, представляют почти четвертую часть от всех мари́т данного вида, найденных в популяциях остромордой лягушки. К концу сезона количество зараженных сеголеток и численность у них мари́т снижаются, что свидетельствует об окончании существования трематод с диксенной историей возникновения. Это, возможно, облегчает сеголеткам перенесение первой в их жизни зимовки.

Б. Взрослые *R. arvalis* (длина тела ≤ 20.0 мм)

Взрослые *R. arvalis* (длина ≥ 20.1 мм), отловленные около антропогенных водоемов и правобережных степных озер, имеют самый высокий уровень зараженности *O. ranae*, средний отмечен в пойме р. Иртыш и колочной лесостепи, минимальный – в пунктах из Казахского мелкосопочника (см. табл. 1). Так, по биотопам с многолетними данными, экстенсивность инвазии *R. arvalis* в Яблоньке и Карьере превышает таковую на Усолке, эмпирические значения критерия Фишера равны соответственно 5.78 и 9.54 и находятся в зоне значимости. Встречаемость зараженных трематодой лягушек, обитающих около водоема Карьер, выше ($\phi_{\text{эмп}} = 1.83$), чем у амфибий из Яблоньки. Параметры инвазии взрослых лягушек из побережий правобережных озер, несмотря на разовые выборки, по величине показателей заражения хозяина близки к пробам из Карьера и Яблоньки (см. табл. 1).

Установлено, что у амфибий, ведущих наземный образ жизни (*Bufo bufo*, *R. arvalis*, *R. temporaria*), самцы заражены гельминтами, в том числе *O. ranae*, больше и чаще, чем самки (Plasota, 1969; Кудинова с соавт., 1985; Frandsen, 1974; Spieler, 1990). Реже встречаются сообщения о преобладании зараженности у самок земноводных (Марков, Рогоза, 1949; Lees, Bass, 1960) или об отсутствии межполовых различий, как, например, по *O. ranae* у сибирской лягушки в Якутии (Однокурцев, Седалищев, 2008). На подопытной притеррасной площадке р. Иртыш зараженность *O. ranae* половых групп остромордой лягушки статистически не отличается ($\phi_{\text{эмп}} = 1.03$), так же как на Карьере и в Яблоньке ($\phi_{\text{эмп}}$ соответственно 0.83 и 0.74).

Таблица 3 Сезонная динамика зараженности самок остромордой лягушки (длина тела ≥ 20.1 мм)
Opisthioglyphe ranae

Биотопы, периоды сезона	N^1	n_{ij}^2	n_{ij}^*	χ^2	F_{ij}^3	P^4	$\pm^5$	M^6	$\pm^5$
Усолка									
V	121	127	222.5	41.0	-0.31	38.0	4.3	1.0	0.2
VI	132	108	242.7	74.8	-0.44	29.5	3.7	0.8	0.2
VII	156	313	286.8	2.38	+0.06	53.8	3.5	2.0	0.3
VIII	143	328	262.9	16.1	+0.14	60.1	4.1	2.3	0.2
IX	124	367	228.0	84.7	+0.30	62.1	4.1	3.0	0.4
Итого	676	1243	1243.0	219.0		47.2	1.8	1.7	0.1
Карьер									
V	20	54	133.1	47.0	-0.46	60.0	8.9	2.7	0.7
VI	14	76	93.2	3.16	-0.11	78.6	12.1	5.4	2.3
VII	17	130	113.1	2.52	+0.08	88.2	12.1	7.6	1.4
VIII	41	345	272.8	19.1	+0.17	73.2	7.7	8.4	1.6
IX	47	320	312.8	0.17	+0.02	83.0	7.3	6.8	0.9
Итого	139	925	925.0	71.9		77.0	4.2	6.7	0.6
Яблонька									
V	26	135	157.0	3.07	-0.10	69.2	6.3	5.2	1.1
VI	5	47	30.2	9.37	+0.23	85.7	12.4	9.4	4.4
VII	9	87	54.3	19.6	+0.26	66.7	13.9	9.7	4.6
VIII	47	304	283.7	1.45	+0.06	74.5	7.2	6.5	1.0
IX	21	79	126.8	18.0	-0.27	76.2	10.6	3.8	0.8
Итого	108	652	652.0	51.5		74.1	4.7	6.0	0,7

Примечание. ¹ – объем проб хозяина, экз.; ² – фактическая и ^{*} – теоретическая численности гельминта, экз.; ³ – показатель степени относительной приуроченности вида; ⁴ – экстенсивность инвазии, %; ⁵ – ошибка параметра инвазии; ⁶ – индекс обилия, экз.

Таблица 4 Сезонная динамика зараженности самцов остромордой лягушки (длина тела ≥ 20.1 мм)
Opisthioglyphe ranae

Биотопы, периоды сезона	N^1	n_{ij}^2	n_{ij}^*	χ^2	F_{ij}^3	P^4	$\pm^5$	M^6	$\pm^5$
Усолка									
V	109	216	228.8	0.72	-0.03	56.9	4.1	2.0	0.3
VI	95	100	199.4	49.6	-0.37	41.1	4.5	1.1	0.2
VII	129	251	270.8	1.44	-0.05	45.0	3.8	1.9	0.3
VIII	131	341	275.0	15.9	+0.14	64	4.1	2.6	0.3
IX	142	364	298.1	14.6	+0.13	50	3.4	2.6	0.3
Итого	606	1272	1272.0	82.2					
Карьер									
V	40	209	272.8	14.9	-0.17	82.5	7.8	5.2	0.8
VI	31	273	211.5	17.9	+0.16	93.5	8.7	8.8	2.2
VII	5	32	34.1	0.13	-0.03	80.0	0.0	6.4	2.6
VIII	43	345	293.3	9.11	+0.11	83.7	7.5	8.0	1.1
IX	43	246	293.3	7.63	-0.12	67.4	7.5	5.7	1.0
Итого	162	1105							
Яблонька									
V	29	352	253.8	38.0	+0.26	82.8	8.8	12.1	3.5
VI	4	5	35.0	25.7	-0.76	50	25.0	1.3	0.9
VII	12	53	105.0	25.8	-0.36	41.7	12.5	4.4	1.7
VIII	31	287	271.3	0.91	+0.04	71	8.4	9.3	2.0
IX	12	73	105.0	9.75	-0.20	66.7	13.6	6.1	2.7
Итого	88	770	770.0	100.2		69.3	5.2	8.8	1.4

Примечание. ¹—объем проб хозяина, экз.; ²—фактическая и ^{*}—теоретическая численности гельминта, экз.; ³—показатель степени относительной приуроченности вида; ⁴—экстенсивность инвазии, %; ⁵—ошибка параметра инвазии; ⁶—индекс обилия, экз.

Анализ сезонной динамики зараженности *O. ranae* половых групп остромордой лягушки указывает на достоверно неравномерное распределение трематоды у самок и самцов хозяина, как в пойменном, так и в надпойменных биотопах. Суммы критериев χ^2 , полученные при сравнении пяти пар значений фактической и теоретической численностей *O. ranae*, у обеих половых групп *R. arvalis* в каждом биотопе превышают критическое, равное 9.49 при $df = 4$ и $\alpha = 0.05$ (табл. 3, 4). Так, у самок из Усолки и Карьера марины избегают май и июнь, предпочитая август и сентябрь. В Яблоньке май также относится к периоду, в котором показатель приуроченности паразита имеет знак минус. Июнь и июль относятся к месяцам, предпочитаемым трематодой. У самцов в Усольской популяции июнь является наиболее избегаемым сосальщиком, август и сентябрь – наиболее предпочитаемыми. На Карьере характер размещения численности марины в данной группе хозяина носит двухвершинный характер – гельминт отдает предпочтение июньской и августовской выборкам самцов (F_{ij} положителен), а пробы за остальные месяцы гельминт избегает. В Яблоньке численность дигенеи распределена так, что обилие гельминта у самцов *R. arvalis* приурочено к маю, *O. ranae* заметно сторонится трех проб хозяина – июньской, июльской и сентябрьской. Данные табл. 3 и 4 показывают, что размещение обилия *O. ranae* в половых группах в каждом из биотопов имеет свои особые черты.

Наибольшие межполовые расхождения выявляются при сравнении экстенсивности инвазии *R. arvalis* трематодой весной (май) и осенью (сентябрь). Так, во-первых, величина показателя у самок в каждом биотопе в мае меньше, чем в сентябре. На Усолке и Карьере различия достоверны. Значения критерия $\phi_{эмп}$ равны соответственно 3.81 и 1.95 и превышают критическое при $\alpha = 0.05$ ($\phi_{крит} = 1.64$). В Яблоньке $\phi_{эмп} = 0.54$. Во-вторых, весной экстенсивность инвазии самцов *O. ranae* выше, чем самок. На Усолке и Карьере отличия достоверны, $\phi_{эмп}$ равны соответственно 2.88 и 1.86. В Яблоньке $\phi_{эмп} = 1.19$. В-третьих, если весной по сравнению с осенью доля зараженных *O. ranae* самок *R. arvalis* достоверно уменьшается, то экстенсивность инвазии самцов хозяина в каждом биотопе повыша-

ется. Однако этот рост проявляется только на качественном уровне, а статистически не подтверждается.

Сравнение сезонных изменений численности *O. ranae* у самок с таковыми у самцов *R. arvalis*, проведенное при помощи критерия «лямбда» Колмогорова – Смирнова, свидетельствует о том, что максимальные значения критерия в трех биотопах приурочены к маю или июню (табл. 5). Например, в Усольской выборке *R. arvalis* в июне 1987 г. доля накопленного числа *O. ranae* у самок остромордой лягушки (распределение 1) равна $\sum n_{1j}/n_1 = 190/272 = 0.70$, где $190 = n_{1j}$, а $272 = n_1$. У самцов (распределение 2) $\sum n_{2j}/n_2 = 163/302 = 0.52$, где $163 = n_{2j}$, а $302 = n_2$. Разница между полученными величинами равна 0.17. Выражение $\sqrt{n_1 n_2 / (n_1 + n_2)}$ равняется $\sqrt{(272 \times 302) / (272 + 302)} = 12.02$. Умножение последней величины на разницу между долями накопленных чисел дает максимальное значение критерия Колмогорова – Смирнова – 2.04 (см. табл. 5). В Яблоньке наибольшая величина λ равна 2.697 (май, 1988), на Карьере – 5.766 (июнь, 1987). Как известно, максимальное значение λ берется по модулю и оценивается по трем постоянным стандартным значениям критерия: 1.36 при $\alpha = 0.05$, 1.63 при $\alpha = 0.01$, 1.95 при $\alpha = 0.001$ (Песенко, 1982). В каждом из биотопов значение критерия превосходит критическое при $\alpha = 0.001$, что указывает на значимые различия в сезонном движении численности *O. ranae* в половых группах остромордой лягушки, особенно в мае или июне.

Неравномерность распределения обилия *O. ranae* в половых группах хозяина, несоответствие сезонных движений численности *O. ranae* у самок относительно таковых у самцов, выявленные с помощью критерия Колмогорова – Смирнова, так же как приведенные выше осенне-весенние различия в экстенсивности инвазии представителей половых группировок *R. arvalis*, с одной стороны, иллюстрируются, а с другой – конкретизируются периодическими колебаниями параметров заражения самок и самцов в пойменном (Усолка, см. рис. 2, 3) и надпойменном биотопах (Карьер, рис. 4, 5). Малое число самок в сборах из Яблоньки за июнь и июль 1987 г. и отсутствие в этих выборках самцов не позволили провести подобный анализ в этом биотопе.

Таблица 5. Сезонная динамика фактических и накопленных чисел *Opisthioglyphe ranae* у самцов и самок *Rana arvalis* в пойме р. Иртыш (Среднее Прииртышье, Республика Казахстан)

Год	Месяцы	N_1/N_2^1	N_{1j}^2	N_{2j}^3	Σn_{1j}^4	Σn_{2j}^5	$\Sigma n_{1j}/n_1^6$	$\Sigma n_{2j}/n_2^7$	λ^8
1985	V	21/19	6	7	6	7	0.02	0.02	-0.01
	VI	14/14	0	13	6	20	0.02	0.06	-0.52
	VII	9/18	4	16	10	36	0.04	0.12	-0.96
	VIII	15/14	17	31	27	67	0.10	0.22	-1.42
	IX	33/37	60	27	87	94	0.32	0.31	0.18
1986	V	15/11	8	9	95	103	0.35	0.33	0.18
	VI	18/8	8	9	103	112	0.38	0.36	0.18
	VII	11/7	2	2	105	114	0.39	0.37	0.19
	VIII	18/14	21	18	126	132	0.46	0.43	0.42
	IX	14/10	37	8	163	140	0.60	0.45	1.74
1987	V	18/12	17	18	180	158	0.66	0.51	1.79
	VI	20/7	10	5	190	163	0.70	0.53	2.04
	VII	8/16	3	15	193	178	0.71	0.58	1.58
	VIII	10/15	17	22	210	200	0.77	0.65	1.47
	IX	8/18	10	24	220	224	0.81	0.73	0.98
1988	V	8/7	5	21	225	245	0.83	0.80	0.38
	VI	15/12	0	2	225	247	0.83	0.80	0.30
	VII	16/10	11	2	236	249	0.87	0.81	0.71
	VIII	13/19	11	41	247	290	0.91	0.94	-0.40
	IX	12/12	25	18	272	308	1	1	0

Примечание. ¹ – число самок хозяина N_1 в распределении 1 и самцов N_2 в распределении 2, экз.; ² – фактическое число трематод в распределении 1, экз.; ³ – фактическое число трематод в распределении 2, экз.; ⁴ – накопленное число трематод в распределении 1, экз.; ⁵ – накопленное число трематод в распределении 2, экз.; ⁶ – доли накопленных чисел в распределении 1; ⁷ – доли накопленных чисел в распределении 2; ⁸ – значения критерия Колмогорова – Смирнова.

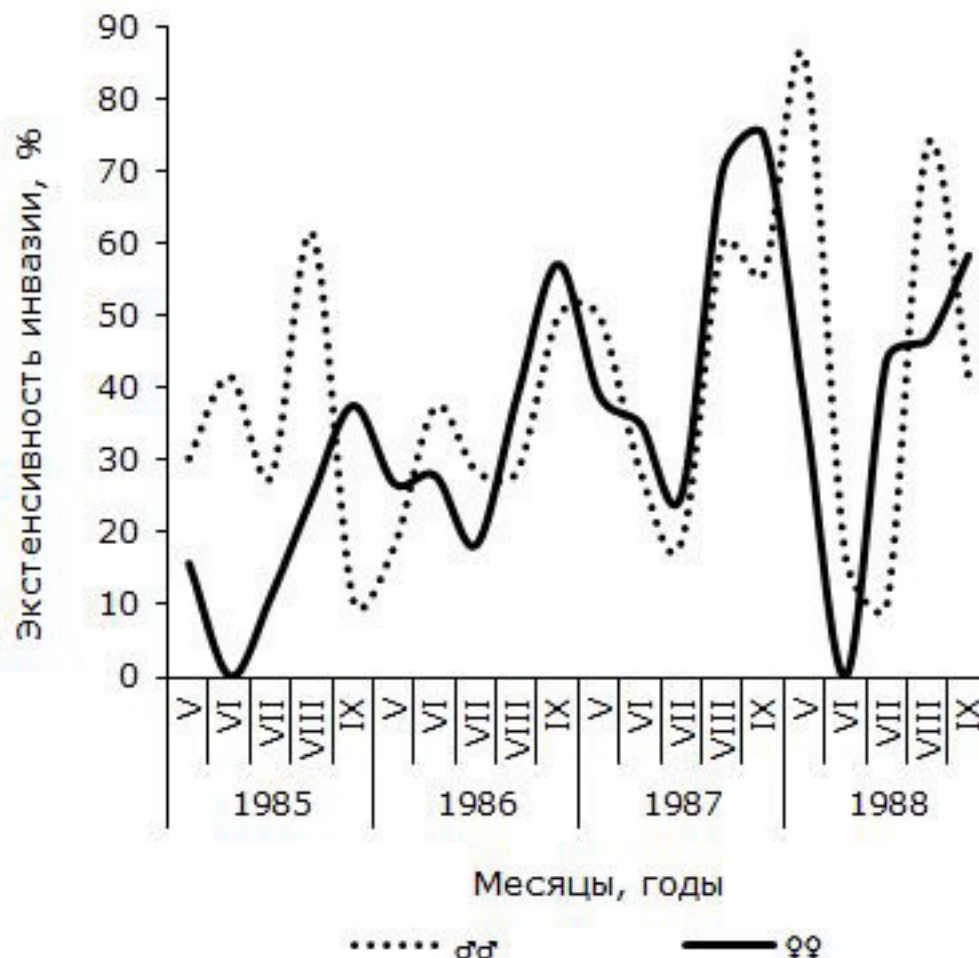


Рис. 2. Сезонная динамика экстенсивности инвазии самцов и самок остромордой лягушки трематодой *Opisthioglyphe ranae* (Усолка)

Fig. 2. Seasonal dynamics of invasion of trematodes *Opisthioglyphe ranae* (Ussolka) in males and females of moor frogs

Как следует из графика 2, в пойменной популяции *R. arvalis* экстенсивность инвазии самок трематодой в течение четырех сезонов изменяется волнообразно – от минимальной в июне или июле (1986 и 1987 гг.), до максимальной – в сентябре каждого сезона. Отличия между наименьшим и наибольшим значениями показателя в каждом сезоне достоверны. Величина критерия Фишера изменяется от 2.06 до 3.22. В данной половой группе *R. arvalis* в течение каждого сезона наблюдается одна волна заражения с осенним максимумом. Весной или в начале лета следующего активного периода хозяина инвазированность этой группы хозяина спадает до минимума. Значения индекса обилия *O. ranae* колеблются синфазно с сезонными флуктуациями экстенсивности заражения лягушек, оптимум численности отмечается осенью одного сезона, а пессимум – после зимнего периода, весной или в начале лета

следующего сезона (см. рис. 3). Изменения среднего числа сосальщиков на самку хозяина на Карьере сходны с таковыми на Усолке (см. рис. 4). В течение двух лет минимум численности отмечен в мае, а максимум – в августе (1987) или сентябре (1988). Критерии различий между наименьшими и наибольшими значениями показателя существенны, как в 1987 г. ($t_{st} = 2.27$, $df = 24$), так и в 1988 г. ($t_{st} = 3.60$, $df = 65$). Сезонные колебания экстенсивности заражения самок *R. arvalis* в 1987 г. напоминают таковые в Усольской популяции (см. рис. 5). Отличия между меньшим майским и большим августовским значениями достоверны ($\Phi_{эмп} = 1.76$). В 1988 г. в августе замечен спад величины параметра (57.1 ± 13.2 %) по сравнению с июлем (83.3 ± 14.1 %) и сентябрем (84.6 ± 10.0 %), что создает впечатление о наличии двух волн заражения самок хозяина. Пик одной из них приурочен к майской, а второй к сентябрьской

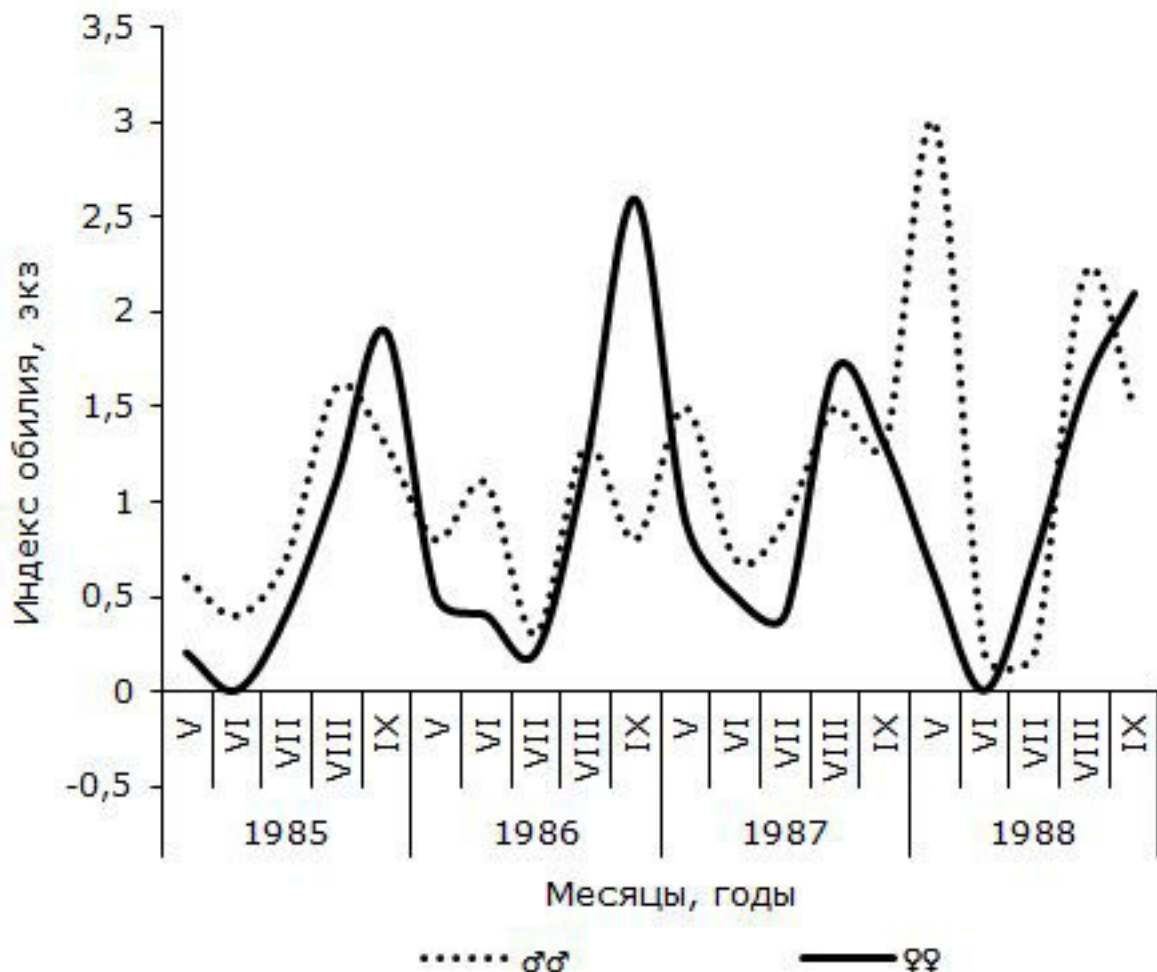


Рис. 3. Сезонная динамика индекса обилия *Opisthioglyphe ranae* у самцов и самок остромордой лягушки (Усолка)

Fig. 3. Seasonal dynamics of abundance index of *Opisthioglyphe ranae* in males and females of moor frogs (Ussolka)

выборке обсуждаемой половой группы *R. arvalis*. Интересно, что это падение частоты встречаемости зараженных *O. ranae* самок совпадает с таковым, наблюдаемым в августе у представителей другого пола (см. рис. 5). Следует, однако, подчеркнуть, что различия величинами экстенсивности инвазии в августе и июле, августе и сентябре не достоверны ($\phi_{\text{эмп}} = 1.03$ и $\phi_{\text{эмп}} = 1.08$ соответственно).

В отличие от самок, у самцов остромордой лягушки в Усольской популяции в течение сезона наблюдается по два повышения и снижения экстенсивности инвазии (см. рис. 2). Отличия между минимальными и максимальными значениями показателя достоверны не в каждый период сезона. Однако можно отметить, что в августе 1985 г. экстенсивность инвазии самцов лягушек трематодой достоверно выше, чем в июле ($\phi_{\text{эмп}} = 1.90$), и ниже, чем в сентябре ($\phi_{\text{эмп}} = 3.51$),

т. е. в 1985 г. второе повышение экстенсивности инвазии подтверждается не только на качественном, но и на количественном уровне. Летне-осенний подъем зараженности представителей мужского пола достоверен и в 1987 г. ($\phi_{\text{эмп}} = 2.43$). В июле 1988 г. частота зараженных *O. ranae* самцов минимальна и существенно меньше по сравнению с максимальной в мае ($\phi_{\text{эмп}} = 3.20$). Повышение величины показателя в августе также достоверно ($\phi_{\text{эмп}} = 3.64$). Таким образом, в 1988 г. наблюдалось два всплеска заражения самцов, отделенные друг от друга достоверным снижением в июле. Согласно графику 5, у самцов *R. arvalis* из Карьера в течение двух сезонов также наблюдалось по два всплеска и спада зараженности. В 1987 г. один всплеск и падение величины экстенсивности инвазии охватывает май и июнь, второй – август и сентябрь, в июле частота заражения самцов хозяина минимальна. В

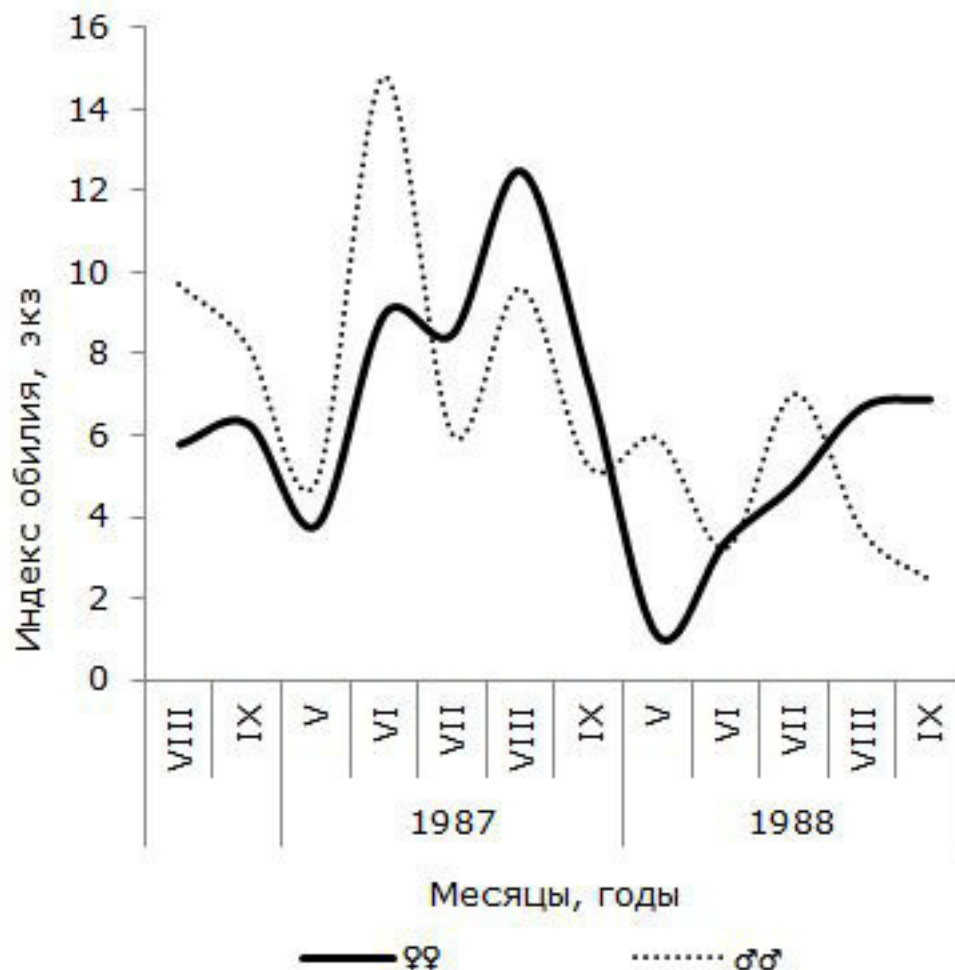


Рис. 4. Сезонная динамика экстенсивности инвазии самцов и самок остромордой лягушки трематодой *Opisthioglyphe ranae* (Карьер)

Fig. 4. Seasonal dynamics of invasion of trematodes *Opisthioglyphe ranae* (Karjer) in males and females of moor frogs

1988 г. черты изменений параметра сходны, но отличаются меньшими абсолютными значениями. Из-за недостаточного объема сезонных выборок наличие на Карьере двух волн заражения трематодой самцов остромордой лягушки проявляются только на качественном уровне.

Обсуждение

Особенности зараженности половых групп взрослых особей остромордой лягушки паритами *O. ranae* предоставляют возможность разобраться в том, как трематода реализует оба своих цикла развития в природных условиях. Межполовые особенности в зараженности *O. ranae* взрослых особей остромордой лягушки (длина тела ≥ 20.1 мм) мы связываем, с одной стороны, с различиями в поведении самцов и самок хозяина в период размножения. С другой стороны, с

тем, что трематода способна реализовывать у взрослых лягушек обе формы жизненного цикла. Известно, что миграция половозрелых *R. arvalis* к нерестилищам, спаривание и икрометание происходят в мае и начале июня (Искакова, 1959; Банников и др., 1977; наши наблюдения). Самцы остромордой лягушки появляются в местах нереста раньше самок и находятся там до 25 дней. В это время у них наблюдается «брачный пост» и они почти не питаются. Поэтому установленный по нашим материалам весенне-раннелетний подъем экстенсивности инвазии самцов нельзя объяснить поступлением инвазионного начала с пищей, как это происходит при триксенном цикле развития. Мы полагаем, что относительно длительная экспозиция самцов в нерестовом водоеме приводит к их прямому заражению церкариями *O. ranae* и тем самым вовлечению в диксенную форму

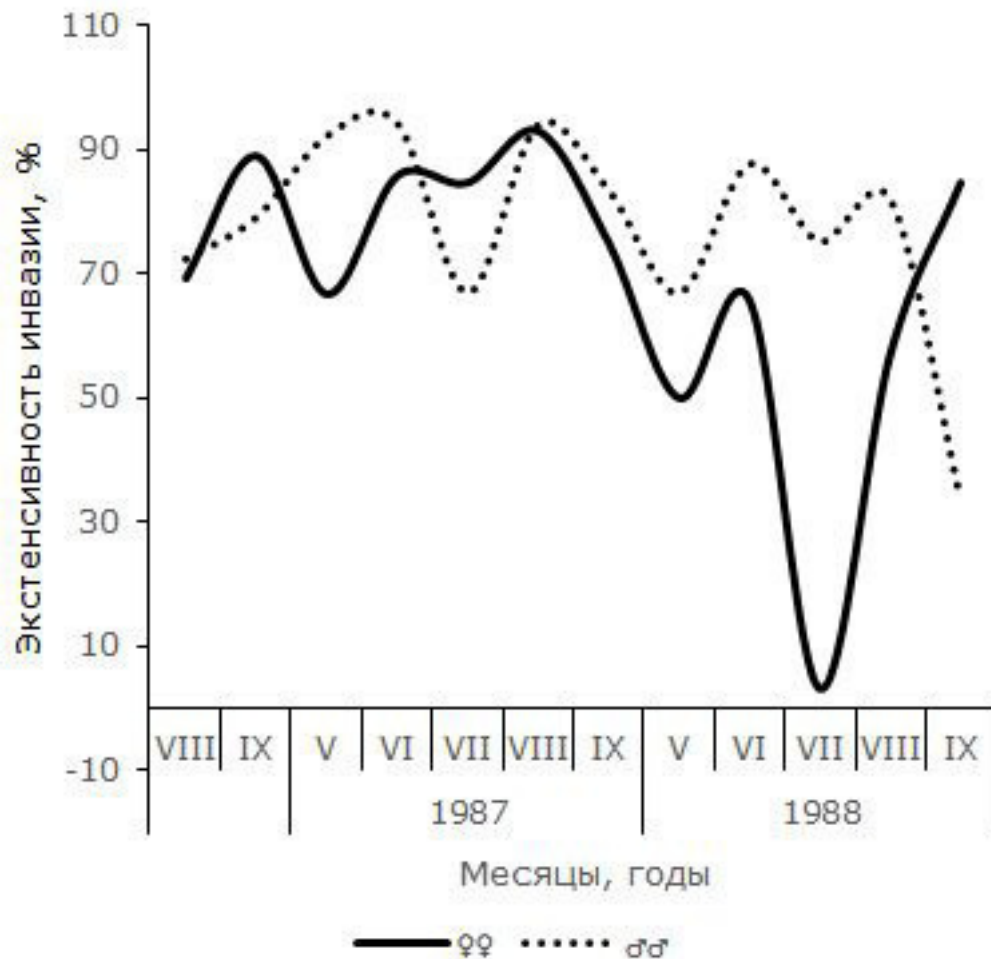


Рис. 5. Сезонная динамика индекса обилия *Opisthioglyphe ranae* у самцов и самок остромордой лягушки (Карьер)

Fig. 5. Seasonal dynamics of abundance index of *Opisthioglyphe ranae* in males and females of moor frogs (Karjer)

развития гельминта. Очевидно, что всплеск зараженности самцов *R. arvalis* в мае – июне вызывается поколением марит, образовавшихся по диксенному варианту цикла развития *O. ranae*. По данным Т. А. Гинецинской (1968), при диксенном цикле темпы развития личинок и марит *O. ranae* повышены. Быстрое (к середине лета, в июле) снижение показателей инвазии у представителей мужского пола *R. arvalis* указывает на завершение развития у них марит диксенного поколения. С окончанием размножения и «брачного поста» самцы начинают усиленно питаться. Это создает условия для реализации трематодой и в этой группе амфибии триксенного цикла развития. Мы считаем, что вторая, летне-осенняя волна инвазии самцов *R. arvalis* вызывается поколением марит с триксенной историей образования. По сведениям Y. Manga-Gonzalez et al. (1994), наибольшая масса церкарий *O. ranae*, вы-

деляемая моллюском *Lymnaea truncatula* = *Galba truncatula*, приходится на май. В июле, сентябре и октябре зараженность первого промежуточного хозяина невысока, а в остальные месяцы года он вообще свободен от спороцист и церкарий сосальщика. Вполне возможно, что и в условиях Среднего Прииртышья в июле – сентябре церкарии сосальщика в водоемах отсутствуют или встречаются в очень незначительном количестве, поэтому прямое заражение амфибий церкариями в эти периоды сезона не может играть заметной роли.

Половозрелые самки *R. arvalis*, в отличие от самцов, присутствуют в нерестилище всего несколько суток и после откладки икры покидают его (Банников и др., 1977). В связи с кратковременным пребыванием в водоеме вероятность прямого заражения самок церкариями *O. ranae* мала, поэтому их зараженность в мае по сравнению с сентябрем

не растет, как у самцов, а наоборот, падает. Это снижение мы связываем с постепенным окончанием существования прошлогодних сосальщиков. Совершив икрометание, самки остромордой лягушки приступают к активному питанию, что приводит к их заражению новым поколением марит, образующихся по триксенному варианту жизненного цикла. Они, очевидно, составляют основу инфрапопуляций трематоды в этой половой группе амфибии. Однако полностью участие самок остромордой лягушки в диксенном онтогенезе *O. ranae* исключать, видимо, нельзя. По ряду причин, например недостаток убежищ, давление хищников, засушливый сезон, пребывание в водоемах в мае и июне представителей данного пола *R. arvalis* может удлиниться. В результате увеличивается вероятность контакта с инфективными церкариями *O. ranae* и самки остромордой лягушки могут статистически заметно вовлекаться в диксенный цикл развития гельминта. Скорее всего, именно эти процессы отразились в виде небольших всплесков величины показателей инвазии самок *R. arvalis* в июне 1986 и 1987 гг. на Усолке и в июне 1987 г. и августе 1988 г. на Карьере, которые заметны на графиках (см. рис. 2, 4, 5). Включение в диксенный цикл развития трематоды лягушек (длина тела ≥ 20.1 мм), не участвующих в размножении, также может иметь место при их длительном нахождении в водоемах с инвазионными личинками *O. ranae*.

Особые черты заражения самцов *R. arvalis* приводят к тому, что у них инфрапопуляции *O. ranae* весной и в начале лета имеют смешанный состав. С одной стороны, как было показано выше, в них входят сосальщики, образовавшиеся по диксенной форме жизненного цикла. С другой стороны, присутствуют перезимовавшие в хозяине прошлогодние дигенеи второй, летне-осенней волны заражения. Поскольку они возникли по триксенному варианту цикла развития гельминта, то, очевидно, так же как у самок, после зимнего периода заканчивают существование. Сборный характер инфрапопуляций трематоды у самцов в мае – июне позволяет очень приблизительно подсчитать долю марит с диксенной историей возникновения, паразитирующих у самцов *R. arvalis*. Так, в объединенной выборке взрослых лягушек (длина тела ≥ 20.1 мм) из трех биотопов число *O. ranae* у самцов в мае – июне на 605 экз. больше, чем у самок (см. табл. 4, 5). Эти «дополнительные» особи, как мы полагаем, имеют, скорее всего, диксенное происхождение. Они

составляют 10.1 % от суммарного числа трематод, собранных у остромордой лягушки.

У сеголеток доля марит с диксенной историей возникновения равна 24.1 % от всех *O. ranae*. Если учитывать носительство диксенных марит самцами и реально возможное – самками, то в названных внутривидовых группах *R. arvalis*, по приблизительным оценкам, сосредоточено 30–35 % *O. ranae*, образующихся по диксенной форме жизненного цикла гельминта. Остальные 65–70 % сосальщиков, паразитирующих у остромордой лягушки из степной и лесостепной зон Казахстана, представлены трематодами триксенного происхождения. Наши расчеты не расходятся с распространенным мнением о том, что триксенный цикл развития играет ведущую роль в экологии сосальщика (Grabda-Kasubska, 1976; Галактионов, Добровольский, 1998; Poulin, Gribb, 2002).

В работе О. В. Минеевой, И. А. Евланова (2009) морфометрическим методом показана смена двух генераций *O. ranae* у *P. ridibundus* из Саратовского водохранилища. С учетом полученных нами данных о механизмах заражения внутривидовых групп *R. arvalis* маритами разного генезиса можно предположить, что первая генерация сосальщиков в работе названных авторов имеет диксенное происхождение. В пользу такого вывода говорит то, что поедание головастика (внутривидовой каннибализм) является главным способом заражения озерной лягушки (Галактионов, Добровольский, 1998). Вполне возможно, что после метаморфоза личинок и расселения сеголеток база для каннибализма сокращается и создаются условия для вовлечения озерной лягушки в триксенный цикл развития трематоды. В таком случае вторая генерация марит в работе названных выше авторов, вероятнее всего, соответствует *O. ranae* с треххозяйной историей образования.

Согласно исследованию R. Poulin, T. Gribb (2002), возникновение диксенного жизненного цикла из триксенного путем совмещения роли второго промежуточного и окончательного хозяина в одном, кроме *Opisthioglyphe*, характерно для трематод, относящихся к родам *Haplometra*, *Glypthelmis*, *Cephalogonimus* и *Alaria*. Мы надеемся, что проведенный нами анализ может помочь в планировании объема выборок при полевых исследованиях механизмов реализации двух форм цикла развития у видов из названных родов гельминтов.

Заключение

Половозрелые *O. ranae* обнаружены в популяциях *R. arvalis*, населяющих колочную лесостепь, правобережную и левобережную степь, пойму р. Иртыш и антропогенные биотопы Республики Казахстан. Самая высокая зараженность *O. ranae* отмечена у *R. arvalis*, обитающих около антропогенных водоемов и некоторых правобережных степных озер. Средние по величине параметры заражения трематодой характерны для амфибии из поймы р. Иртыш и лесостепи. Невысокие значения показателей инвазии дигенеей характерны для выборок из Казахского мелко-сопочника.

O. ranae в условиях лесостепной и степной зоны Казахстана реализует обе формы своего жизненного цикла. Различия в механизмах осуществления двух типов циклов развития трематоды и особенности экологии внутрипопуляционных групп дефинитивного хозяина являются в природных условиях причиной структурирования маритного блока паразитарной системы *O. ranae*. Совокупность *O. ranae* в популяциях окончательного хозяина складывается из двух поколений половозрелых особей. Одно поколение *O. ranae* состоит из трематод, образующихся по треххозяинному (триксенному) циклу развития. Оно охватывает всех *R. arvalis*, кроме головастиков и сеголеток. Образование этого поколения связано с кормовыми участками дефинитивного хозяина. Пик экстенсивности инвазии лягушек и оптимум численности гельминта в каждом сезоне достигается в августе – сентябре. После зимнего периода, в мае – июне другого сезона, триксенная генерация *O. ranae* заканчивает свое существование, и начинает формироваться следующая за ней. Трематоды триксенного происхождения составляют около 65 % от общего числа *O. ranae*, паразитирующих у *R. arvalis* из Среднего Прииртышья.

Маритное поколение диксенного (двуххозяинного) происхождения закладывается ежегодно в мае – июне в нерестовых водоемах, где церкарии *O. ranae* заражают головастиков и взрослых лягушек. Образовавшиеся у личинок *R. arvalis* молодые мариты после метаморфоза переходят к сеголеткам. Заметная доля диксенных марит паразитирует самцов остромордой лягушки. Из-за относительно длительного нахождения в нерестовых водоемах данная половая группа хозяина подвергается прямому заражению церкариями *O. ranae*. Мариты с диксенной

историей образования вызывают всплеск зараженности самцов хозяина весной и в начале лета каждого сезона. Церкариоз самок и неполовозрелых особей лягушки, как и дальнейшее развитие в этих группах *R. arvalis* трематод с диксенной формой жизненного цикла, полностью зависит от длительности пребывания в мае – июне в нерестовых или других водоемах с инфективными церкариями сосальщика. Паразитические особи *O. ranae*, образующиеся по двуххозяинному варианту жизненного цикла, заканчивают свое развитие еще в текущем сезоне, до наступления зимнего периода. В популяциях остромордой лягушки из Казахстана доля марит с диксенной историей возникновения составляет 30–35 % от общего числа *O. ranae*.

Диксенный цикл развития расширяет видовую, популяционную и организменную экологические ниши *O. ranae* по трофическому, пространственному и временному измерениям. Этим достигается более тонкая адаптация паразита к внутрипопуляционной структуре и другим чертам биологии дефинитивного хозяина. Данный способ индивидуального развития, являясь проявлением г-стратегии, позволяет гельминту дополнительно и в короткие сроки наращивать численность марит у окончательного хозяина и, следовательно, инвазионных яиц в биоценозах. Реализация обеих форм цикла развития обеспечивает не только более интенсивное, но и равномерное насыщение биотопов яйцами *O. ranae* в течение всего активного сезона дополнительных и окончательного хозяев.

Повышенная зараженность сосальщиками диксенного генезиса сеголеток и самцов *R. arvalis* в биотопах антропогенного происхождения свидетельствует о том, что эта форма жизненного цикла развития способствует успешному освоению *O. ranae* вновь формирующихся биотопов. Вполне возможно, что в эволюционном прошлом диксенный онтогенез облегчил выход гельминта из экологических желобов (речных систем Урала и Иртыша) в бессточные водоемы лесостепной и степной зон Казахстана.

Библиография

- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 415 с.
- Белякова Ю. В. Церкарии Кургальджинских озер // Паразиты – компоненты водных и наземных биоценозов Казахстана / Ред. Е. В. Гвоздев. Алма-Ата: АН Казахской ССР, 1981. С. 28–58.
- Боев С. Н., Панин В. Я., Соколова И. Б. Гельминты копытных животных Казахстана. Алма-Ата: АН Казахской ССР, 1962. Т. 1. 271 с.
- Будалова Т. М., Радченко Н. М., Марков Г. С. Влияние антропогенных факторов на состав гельминтоценоза и зараженность озерной и прудовой лягушек гельминтами // Фауна и экология амфибий и рептилий / Ред. Л. С. Шалдыбин. Горький, 1984. С. 78–84.
- Ваккер В. Г. Разделение и перекрывание пространственно-временной ниши у имагинальных форм пяти видов гельминтов в популяциях остромордой лягушки в Среднем Прииртышье // Эволюция паразитов: Материалы 1 Всесоюз. симпозиума / Ред. Г. П. Краснощёков, В. А. Ройтман, М. Д. Сонин, Л. В. Чеснова. Тольятти, 1991. С. 83–88.
- Ваккер В. Г., Тарасовская Н. Е. Биология *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) (Plagiorchidae) в Среднем Прииртышье. Деп. в ВИНТИ 1988. № 4148-в88. анн. в РЖБ, 6к-121, 1988. 21 с.
- Вершинин В. Л. Определитель земноводных и рептилий Среднего Урала. Екатеринбург, 2007. 125 с.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб.: Наука, 1998. 404 с.
- Гинецинская Т. А. Трематоды. Их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука, 1968. 411 с.
- Гончаренко А. Е. Экология и закономерности размножения лягушки (*Rana arvalis*) в условиях бассейна реки Южный Буг // Вид и его продуктивность в ареале / Ред. В. Е. Соколов. М.: Наука, 1983. С. 82–88.
- Добровольский А. А. Некоторые новые данные о жизненном цикле сосальщика *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) (Plagiorchidae) // Helminthologia. 1965. VI. 3. 205–221.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Элементарная биометрия. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 104 с.
- Исайчиков И. М. К фауне паразитических червей Омской губернии // Известия Западно-сибирского отделения Русского географического общества. 1926. № 5. С. 219–224.
- Искакова К. И. Земноводные Казахстана. Алма-Ата: АН Казахской ССР, 1959. 145 с.
- Кеннеди К. Экологическая паразитология. М.: Мир, 1978. 230 с.
- Кудинова М. А., Жерихова Г. В., Петрова О. Е. Гельминтофауна лягушки травяной в Южной Карелии // Гельминты и их промежуточные хозяева / Ред. Л. С. Шалдыбин. Горький, 1985. С. 24–27.
- Марков Г. С., Порожа М. Л. Паразитофауна самцов и самок травяной лягушки // Доклады АН СССР. 1949. Т. 65. № 3. С. 417–420.
- Минеева О. В., Евланов И. А. Возрастная структура и динамика численности гемипопуляции трематоды *Opisthioglyphe ranae* (Plagiorchidae) у озерной лягушки из Саратовского водохранилища // Паразитология. 2009. Т. 43. № 6. С. 473–477.
- Однокурцев В. А., Седалищев В. Г. Гельминтофауна сибирской лягушки Якутии, ее половозрелая и сезонная изменчивость // Поволжский экологический журнал. 2008. № 2. С. 112–119.
- Плохинский Н. А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 359 с.
- Рыжиков К. М., Шарпило В. П., Шевченко Н. Н. Гельминты амфибий фауны СССР. М.: Наука, 1980. 276 с.
- Скрябин К. И. Подсемейство *Opisthioglyphinae* Dolfus, 1949. Трематоды животных и человека. М.: Наука, 1971. Т. 24. С. 25–67.
- Соболева Т. Н. К гельминтофауне водных амфибий и рептилий Казахстана // Экология водных животных / Ред. Е. В. Гвоздев. Алма-Ата: АН Казахской ССР, 1975. С. 186–192.
- Чибилёв А. А. Степи северной Евразии (Эколого-географический очерк и библиография). Екатеринбург, 1998. URL: <http://artlib.osu.ru/web/books/chibilev/book0115.pdf>.
- Frandsen F. A study of Danish amphibians parasitic fauna // Acta Parasitol. Pol. 1974. Vol. 22. P. 49–66.
- Grabda-Kazubska B. Studies on abbreviation of the life-cycle in *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) and *O. rastellus* (Olsson, 1876) (Trematoda: Plagiorchidae) // Acta Parasitol. Pol. 1969. Vol. XVI. Fasc. 27. P. 249–269.
- Grabda-Kazubska B. Abbreviation of the life cycles in plagiorchid trematodes. General remarks. // Acta Parasitol. Pol. 1976. Vol. 26. Fasc. 3. P. 125–141.

- Manga-Gonzalez Y., Gonzales-Lanza C., Kanev I. *Lymnaea truncatula*, intermediate host of some Plagiochiidae and Notocotylidae species in Leon, NW Spain // J. of Helminthology. 1994. Vol. 68. P. 135–141.
- Lees E., Bass L. Sex hormones as a possible factor influencing the level of parasitism in frogs. // Nature (L.). 1960. P. 1207–1208.
- Plasota K. The effect of some ecological factors on the parasitofauna of frogs // Acta Parasit. Pol. 1969. Vol. XVI. Fasc. 6. P. 47–60.
- Poulin R., Gribb T. H. Trematode life cycles: short is sweet? // Trends in Parasitology. 2002. Vol. 18. No 4. P. 176–183.
- Pritchard M. H., Kruse G. O. W. The Collection and Preservation of Animal Parasites // Tech. Bull. No 1. The Harold W. Manter Laboratory. University of Nebraska Press., 1982. P. 19–30, 41–44.
- Olson P. D., Gribb T. H., Tkach V. V., Bray R. A., Littlewood D. T. J. Phylogeny and classification of the Digenea (Platyhelminths: Trematoda) // Intern. J. for Parasitology. 2003. Vol. 33. P. 733–755.
- Smyth J. D. Introduction to Animal Parasitology. Cambridge University Press, 1994. P. 219–224.
- Spieler M. Parasitologische Untersuchungen an einheimischen Moorfroschlurchen // Duisburg. Jahrbuch f. Feldherpetologie, 1994. Beiheft 2. S. 25–112.

Благодарности

Автор сердечно благодарит зав. кафедрой зоологии Prof. S. Berking, доцента кафедры Dr. F. Fedder, ст. лаборанта кафедры I. Brockhaus (Кёльнский университет), профессора, д. б. н. И. Б. Кнора и к. б. н. Н. И. Юрлову (ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск), профессора, д. б. н. Н. Е. Тарасовскую (Павлодарский педагогический институт), ведущего инженера фирмы Yazaki A. M. Бурчакова за помощь в подготовке материалов к публикации.

TO THE ECOLOGY OF TREMATODES *OPISTHIOGLYPHE RANAE* (TELORCHIDAE)

WAKKER
Viktor Georgievich

Pavlodar Pedagogical Institute, vgwacker@gmail.com

Key words:
trematode
Opisthioglyphe ranae
life cycle
Rana arvalis
Kazakhstan

Summary: The trematode *Opisthioglyphe ranae* is a usual intestine parasite contaminating 35 species of reptiles in Eurasia. However, the differences between marites having various development types have not been established. We studied the contamination of the moor frog (*Rana arvalis*) with the trematode *Opisthioglyphe ranae* in the dry steppe, the floodplain of the Irtysh River and anthropogenic biotopes of Kazakhstan. It was established that the *O. ranae* realizes both forms of its life cycle in all the studied habitats. The complex of *O. ranae* in the populations of the final host is structured and annually composed of two generations of mature individuals: the first has a three-host (trixenous) history of the development, but the second is formed according to the two-host (dixenous) variant of its life history. The first generation of trematodes is distributed in all *R. arvalis*, except for tadpoles and young-of-the-years. The formation of this generation of trematodes is connected with the feeding sites of a definitive host. The second generation is annually formed in May-June in spawning reservoirs, where *O. ranae* cercariae infect tadpoles and frogs' males. Individuals with a dixenous history of formation account for 30-35% of all sexually mature *O. ranae*.

Reviewer: O. V. Mineeva

Received on: 28 June 2017

Published on: 25 March 2018

References

- Bannikov A. G. Darevskiy I. S. Ischenko V. G. Rustamov A. K. Scherbak N. N. The identification guide of amphibians and reptiles of the USSR. M.: Prosveschenie, 1977. 415 p.
- Belyakova Yu. V. Cercariae of the Kurgaldzhinsky lakes, Parazity – komponenty vodnyh i nazemnyh biocenozov Kazahstana, Red. E. V. Gvozdev. Alma-Ata: AN Kazahskoy SSR, 1981. P. 28–58.
- Boev S. N. Panin V. Ya. Sokolova I. B. Helminths of hoofed animals in Kazakhstan. Alma-Ata: AN Kazahskoy SSR, 1962. T. 1. 271 p.
- Budalova T. M. Radchenko N. M. Markov G. S. The influence of anthropogenic factors on the composition of the helminthocenosis and the contamination of the marsh and pool frogs by helminths, Fauna i ekologiya amfibiyy i reptiliy, Red. L. P. Shal'dybin. Gor'kiy, 1984. P. 78–84.
- Dobrovol'skiy A. A. Some new data on the life cycle of the flukes *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) (Plagiorchiidae), Helminthologia. 1965. Yl. 3. 205–221.
- Frandsen F. A study of Danish amphibians parasitic fauna, Acta Parasitol. Pol. 1974. Vol. 22. P. 49–66.
- Galaktionov K. V. Dobrovol'skiy A. A. The origin and evolution of the life cycles of trematodes. SPb.: Nauka, 1998. 404 p.
- Ginecinskaya T. A. Trematodes. Their life cycles, biology and evolution. L.: Nauka, 1968. 411 p.
- Goncharenko A. E. Ecology and regularities of reproduction of frogs (*Rana arvalis*) in conditions of the Yuzhny Bug river basin, Vid i ego produktivnost' v areale, Red. V. E. Sokolov. M.: Nauka, 1983. P. 82–88.
- Grabda-Kazubska B. Abbreviation of the life cycles in plagiorchid trematodes. General remarks., Acta Parasitol. Pol. 1976. Vol. 26. Fasc. 3. R. 125–141.
- Grabda-Kazubska B. Studies on abbreviation of the life-cycle in *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) and *O. rastellus* (Olsson, 1876) (Trematoda: Plagiorchiidae), Acta Parasitol. Pol. 1969. Vol. XVI. Fasc. 27. R. 249–269.
- Isaychikov I. M. To the fauna of parasitic worms of Omsk province, Izvestiya Zapadno-sibirskogo otdeleniya Russkogo geograficheskogo obschestva. 1926. No. 5. P. 219–224.
- Iskakova K. I. Amphibians of Kazakhstan. Alma-Ata: AN Kazahskoy SSR, 1959. 145 p.
- Ivanter E. V. Korosov A. V. Elementary biometrics. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2010. 104 p.
- Kennedi K. Ecological animal parasitology. M.: Mir, 1978. 230 p.
- Kudinova M. A. Zherihova G. V. Petrova O. E. Helminthofauna of the European grass frog in South Karelia, Gel'minty i ih promezhutochnye hozyaeva, Red. L. P. Shal'dybin. Gor'kiy, 1985. P. 24–27.

- Lees E., Bass L. Sex hormones as a possible factor influencing the level of parasitization in frogs., *Nature* (L.). 1960. P. 1207–1208.
- Manga-Gonzalez Y., Gonzales-Lanza C., Kanev I. *Lymnaea truncatula*, intermediate host of some Plagiorchiidaevand Notocotylidae species in Leon, NW Spain, *J. of Helminthology*. 1994. Vol. 68. P. 135–141.
- Markov G. S. Rogoza M. L. Parasitofauna of males and females of the European grass frog, *Doklady AN SSSR*. 1949. T. 65. No. 3. P. 417–420.
- Mineeva O. V. Evlanov I. A. Age structure and dynamics of abundance of the adult trematode *Opisthioglyphe ranae* (Fasciolida, Plagiorchiidae) hemipopulation in lake frog from the Saratov reservoir, *Parazitologiya*. 2009. T. 43. No. 6. P. 473–477.
- Odnokurcev V. A. Sedalischev V. G. Helminth fauna of the Siberian frog of Yakutia, its sex-age and seasonal variability, *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2008. No. 2. P. 112–119.
- Olson P. D., Gribb T. H., Tkach V. V., Bray R. A., Littlwood D. T. J. Phylogeny and classification of the Digenea (Platyhelminths: Trematoda), *Intern. J. for Parasitology*. 2003. Vol. 33. P. 733–755.
- Plasota K. The effect of some ecological factors on the parasitofauna of frogs, *Acta Parasit. Pol.* 1969. Vol. XVI. Fasc. 6. P. 47–60.
- Plohinskiy N. A. *Biometrics*. M.: Izd-vo MGU, 1970. 359 p.
- Poulin R., Gribb T. H. Trematode life cycles: short is sweet?, *Trends in Parasitology*. 2002. Vol. 18. No 4. P. 176–183.
- Pritchard M. H., Kruse G. O. W. The Collection and Preservation of Animal Parasites, *Tech. Bull. No 1. The Harold W. Manter Laboratory*. University of Nebraska Press., 1982. P. 19–30, 41–44.
- Ryzhikov K. M. Sharpilo V. P. Shevchenko N. N. Helminths of amphibians in fauna of the USSR. M.: Nauka, 1980. 276 p.
- Skryabin K. I. Subfamily Opisthioglyphinae Dolfus, 1949. Trematodes of animals and humans. M.: Nauka, 1971. T. 24. P. 25–67.
- Smyth J. D. *Introduction to Animal Parasitology*. Cambridge University Press, 1994. P. 219–224.
- Soboleva T. N. To helminth fauna of aquatic amphibians and reptiles of Kazakhstan, *Ekologiya vodnykh zhivotnykh*, Red. E. V. Gvozdev. Alma-Ata: AN Kazahskoy SSR, 1975. P. 186–192.
- Spieler M. Parasitologische Untersuchungen an einheimischen Moorfroschlurchen, *Duisburg. Jahrbuch f. Feldherpetologie*, 1994. Beiheft 2. S. 25–112.
- Steppes of northern Eurasia (Ecological-geographical sketch and bibliography). Ekaterinburg, 1998. URL: <http://artlib.osu.ru/web/books/chibilev/book0115.pdf>.
- Vakker V. G. Tarasovskaya N. E. Biology of *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) (Plagiorchiidae) in the Middle Irtysh river basin. *Dep. v VINITI* 1988. No. 4148-v88. ann. v RZhB, 6k-121, 1988. 21 p.
- Vakker V. G. Separation and overlapping of the space-time niche in the imaginal forms of the five species of helminths in populations of the moor frog in the Middle Irtysh river basin, *Evolyuciya parazitov: Materialy 1 Vsesoyuzn. simpoziuma*, Red. G. P. Krasnoschekov, V. A. Roytman, M. D. Sonin, L. V. Chesnova. Tol'yatti, 1991. P. 83–88.
- Vershinin V. L. The identification guide of amphibians and reptiles of the Middle Urals. Ekaterinburg, 2007. 125 p.



УДК УДК 574.5:504.45.058(282.247.363.6)

ДИНАМИКА ЗАРАСТАНИЯ ЦИМЛЯНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

КОЧЕТКОВА Анна Игоревна	<i>Волжский филиал Волгоградского государственного университета, aikochetkova@mail.ru</i>
БРЫЗГАЛИНА Елена Сергеевна	<i>Волжский филиал Волгоградского государственного университета, bryzgalina_elena@mail.ru</i>
КАЛЮЖНАЯ Ирина Юрьевна	<i>Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, kalioujnaia@yandex.ru</i>
СИРОТИНА Светлана Леонидовна	<i>Волжский филиал Волгоградского государственного университета, s.siroтина29@mail.ru</i>
САМОТЕЕВА Вера Васильевна	<i>Волгоградское отделение ФГБНУ «Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства», vo-akva@mail.ru</i>
РАКШЕНКО Елена Павловна	<i>ООО «Эко-34», rakshenko.elena@mail.ru</i>

Ключевые слова:

Цимлянское
водохранилище
высшая водная
растительность
мелководья
картографирование
зарастания
динамика зарастания
уровенный режим воды
водохранилища
космические снимки
ГИС-технологии

Аннотация: В статье представлены предварительные результаты оценки пространственно-временной динамики зарастания мелководий Цимлянского водохранилища высшей водной растительностью за период с 1987 по 2017 г. Цимлянское водохранилище отличается наличием обширных прибрежных мелководий с глубинами до 5 м (около 30 % общей площади водохранилища), что создает благоприятные условия для развития высшей водной растительности. Зарастание, при чрезмерном его развитии, способно оказывать существенное негативное воздействие на экосистемы водоемов и условия естественного воспроизводства промысловых видов рыб. Проведен анализ данных натурных исследований, тематической обработки разновременных мультиспектральных космических снимков и картографического анализа процессов зарастания с использованием ГИС-технологий для водохранилища в целом и 13 модельных участков. Выявлена общая многолетняя тенденция, выраженная в последовательной смене двух фаз зарастания мелководий водохранилища: 1-я фаза медленного зарастания (1953–1998 гг.), на протяжении которой процессы зарастания были слабо выражены, а общая площадь заросших мелководий едва достигала 1.3 % акватории водохранилища, 2-я фаза быстрого импульсивного зарастания (1998–2017 гг.), когда общая площадь заросших мелководий увеличилась до 5.5–5.8 %. При этом установлено, что динамика зарастания в значительной степени связана с уровнем режимом водохранилища, морфологическими усло-

виями формирования мелководий и процессами переформирования берегов. Выделены типы мелководий, наиболее подверженные зарастанию: защищенные от ветроволнового воздействия мелководья карманного типа, образованные на месте затопленных озер поймы и I террасы Дона, с площадью зарастания до 60–90 %; крупные заливы на месте устьевых областей боковых притоков, для которых характерны намыв обширных отмелей и конусов выноса, с практически сплошным типом зарастания. Полученные результаты подтвердили перспективность использования ГИС-технологий и космических снимков в гидробиологических исследованиях.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 14 декабря 2017 года

Подписана к печати: 02 апреля 2018 года

Введение

Высшая водная растительность (ВВР) – один из главных компонентов аквального ландшафта, поддерживающий в нем геоэкологическое равновесие. Она играет важную средообразующую роль, участвуя в процессах самоочищения воды и обеспечивая новообразование органического вещества в процессе фотосинтеза (Катанская, 1981; Папченков, 2001; Кочеткова и др., 2016а; и др.).

Как известно, на формирование ВВР в литоральной зоне водохранилищ влияет ряд факторов – природных (географическое положение водного объекта и его морфологические особенности; гидрологический, в частности уровенный режим воды; экзогенные геодинамические процессы, в т. ч. заиления и абразии; трофические свойства грунтов и вод; наличие зачатков гидрофитов и др.) и антропогенных (зарегулирование и изъятие стока для хозяйственных нужд; поступление биогенных веществ с окультуренных площадей и пр.). При этом значение отдельных факторов может существенно отличаться для разных водоемов и периодов процесса образования зарослей (Цимлянское водохранилище..., 2011; Novikova et al., 2012; Поддубный, 2013; Папченков, 2001; Кочеткова и др., 2016а; и др.).

Результаты исследований ряда авторов свидетельствуют, что зарастание, при чрезмерном его развитии, способно оказывать существенное негативное воздействие на экосистемы водоемов, в т. ч. крупных равнинных водохранилищ юга России (Архипов, 2002; Калинина, 2013; Кочеткова и др., 2016а, б; Разработка рекомендаций по улучшению..., 2017).

Несмотря на обширный материал, свидетельствующий, что ухудшение условий естественного воспроизводства водных биоресурсов и снижение общего рыбохозяйственного потенциала Цимлянского водохранилища во многом связаны с усилением

процессов зарастания ВВР (Лапицкий, 1970; Архипов, 2002; Горбунова, 2002; Калинина, 2013; Калюжная и др., 2017; Разработка рекомендаций..., 2017; и др.), специальных исследований по оценке степени зарастания мелководий здесь не проводилось. В связи с этим целью данной работы являлось изучение пространственно-временной динамики зарастания мелководий Цимлянского водохранилища за период 1987–2017 гг.

Материалы

Цимлянское водохранилище – один из крупнейших искусственных водоемов на юге России, созданный в 1952–1953 гг. в долине р. Дон на территории Ростовской и Волгоградской областей. Полный объем водохранилища при НПУ 36.0 м БС составляет 23.86 км³, площадь водного зеркала – 2702 км². Общая площадь водосбора – 255 тыс. км², или 60 % водосборного бассейна р. Дон (Правила использования..., 2016).

За 65-летний период существования водохранилища здесь сформировался и функционирует сложный многоотраслевой комплекс, важную роль в котором играет рыбное хозяйство (Цимлянское водохранилище..., 2011; Novikova et al., 2012; Правила использования..., 2016). Рыбохозяйственный потенциал водохранилища обусловлен его высокой биопродуктивностью, в значительной степени связанной с наличием обширных мелководий – естественных нерестилищ промысловых видов рыб (Лапицкий, 1970; Архипов, 2002; Разработка рекомендаций..., 2016). По некоторым данным (Вехов и др., 2014), доля мелководий с глубинами до 5 м составляет 28.7 %, с глубинами до 10 м – 61.9 %.

Настоящими исследованиями были охвачены зарастающие ВВР прибрежные мелководья водохранилища от уреза воды до глубины 4 м, наиболее пригодные для нереста рыб и нагула молоди.

В ходе исследования использовались следующие материалы:

- данные полевых исследований с использованием НИС «Профессор Лапицкий», маломерных судов и лодок, проведенных в весенне-летние периоды 2016–2017 гг. на 13 участках Цимлянского водохранилища, из которых 10 участков – в границах Волгоградской области, 3 участка – в Ростовской области (рис. 1);

- сканерные многозональные космические снимки Landsat TM за 1987, 1998, 2006, 2010–2011 и Landsat OLI за 2014–2017 гг. с пространственным разрешением 30 м в оптическом и ближнем инфракрасном диапазоне;

- крупномасштабные топографические и навигационные карты;

- литературные данные, интернет-ресурсы и иные источники информации.

Методы

Для оценки степени зарастания использовались методы натурных наблюдений, дистанционного зондирования и ГИС-технологий.

Натурное изучение процессов зарастания проводилось в 2016–2017 гг. в наиболее благоприятные для этого периоды максимальной физиологической активности гидробионтов (июль – август), включало описание и полевое картографирование ВВР, а также типизацию мелководий. При описании растительности использовались общепринятые методики В. М. Катанской (1981) и В. Г. Папченкова (2001, 2003). Картографирование осуществлялось с лодки маршрутным методом и основывалось на сплошном оконтуривании растительных группировок с помощью GPS-приемников. Большое значение также придавалось фотографированию растительных сообществ в фиксированных GPS-приемником точках, что, по мнению ряда авторов (Лабутина, Серапинас, 2000; Высоцкий и др., 2012), облегчает камеральную обработку материалов и позволяет более объективно оценивать динамику растительных сообществ. Типизация мелководий опиралась на классификацию С. А. Поддубного (2013), предложенную для верхневолжских водохранилищ, и проводилась по космическим снимкам и картам с верификацией в полевых условиях.

Дистанционные методы исследования зарастания включали тематическую обработку и анализ космических снимков Landsat, которые не позволяют в полной мере рас-

познавать структуру сообществ ВВР, но обеспечивают надежное определение их распространения, в связи с чем могут успешно использоваться для картографирования зарастания и выявления многолетних изменений (Кочеткова и др., 2016а).

На начальном этапе исследования для предварительной оценки процессов зарастания мелководий ВВР отбирались общедоступные снимки с радиометров TM (Landsat 4–5) и OLI (Landsat 8) с примерно 10-летними интервалами, начиная с 1987 г. В связи с выявленными тенденциями для детального изучения зарастания было решено использовать снимки за июль – август 1987, 1998, 2006, 2010–2011, 2014–2017 гг. с облачностью менее 10 %. Более детально рассматривался период с 2010 по 2017 г., включавший разные по водности годы.

Для оценки зарастания был выбран часто используемый для дешифрирования растительности синтез каналов 4–3–2 (TM) и 5–4–3 (OLI), в котором растительные сообщества представлены многообразием оттенков красного цвета. Корректность результатов дешифрирования проверялась данными полевого картографирования участков зарастания.

Для анализа снимков использовали неуправляемую классификацию ISODATA в программе ScanEX IMAGE Processor 3.6.9 (Кравцова, Шуматиев, 2005), которая базируется на кластеризации изображения по разнице между средними значениями кластеров (минимальном спектральном расстоянии между центрами классов). Обработке подвергались 3 канала, выделялось 20 классов пикселей. Затем все пиксели, относящиеся к водной растительности, объединялись в один класс для последующей векторизации. Полученные векторные слои переносились в программу ArcMap 10.2 для картометрического анализа степени и динамики зарастания водохранилища в целом и его отдельных участков.

Оценка степени зарастания основывалась на сопоставлении полученных расчетных величин с классификацией В. Г. Папченкова (2001), выделявшего 8 классов зарастания водоемов: 1) не заросшие или почти не заросшие с площадью зарастания менее 1 % от площади акватории; 2) очень слабо заросшие – 1–5 %; 3) слабо заросшие – 6–10 %; 4) умеренно заросшие – 11–25 %; 5) значительно заросшие – 26–40 %; 6) сильно заросшие – 41–65 %; 7) очень сильно заросшие – 66–95 %; 8) сплошь заросшие – 96–100 %.

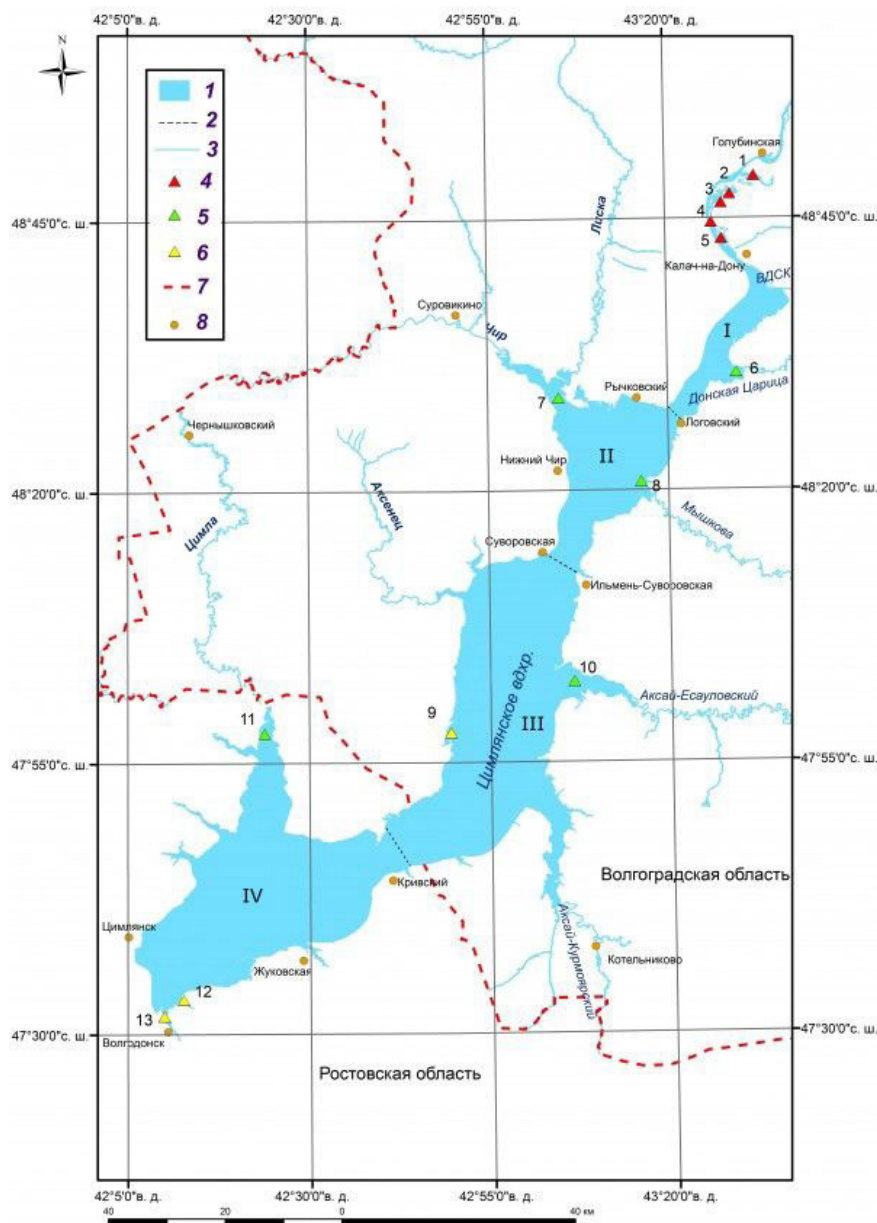


Рис. 1. Схема Цимлянского водохранилища и расположение участков исследования прибрежных мелководий: 1 – Акватория водохранилища; 2 – Плесы водохранилища – Верхний (I), Чирской (II), Потемкинский (III), Приплотинный (IV); 3 – Основные реки; 4–6 – Участки исследований прибрежных мелководий: 4 – карманного типа, на месте затопленных озер и протоков поймы Дона, защищенных от ветро-волнового воздействия – оз. Некрасово (1), оз. Бугаково (2), оз. Среднее (3), оз. Нижнее (4), оз. Аннушкино (5); 5 – крупных заливов на месте затопленных устьевых областей рек, с сочетанием защищенных и открытых участков – р. Донская Царица (6), р. Чир и р. Лиска / Чирской залив (7), р. Мышкова (8), р. Аксай-Есауловский / Ромашкинский залив (10), р. Цимла и б. Россось / Новотсимлянский залив (11); 6 – заливов на месте низовых оврагов, преимущественно защищенных – Балобановский залив (9), б. Мокро-Соленовская (12), б. Сухо-Соленовская (13); 7 – Административно-территориальные границы; 8 – Крупные населенные пункты

Fig. 1. Map of the Tsimlyanskoe Reservoir and location of the shallow near-shore case-study sites: 1 – Surface water area of the reservoir ; 2 – Reservoir sections – Verkhniy (I), Chirskoy (II), Potyomkinskiy (III), Priplotinnyy (IV); 3 – Main rivers; 4–6 – Near-shore shallow case-study sites: 4 – Sheltered “pocket-type” shallows on locations of currently inundated Don River floodplains lakes and river distributaries – Nekrasovo Lake (1), Bugakovo Lake (2), Sredneye Lake (3), Nizhneye Lake (4), Annushkino Lake (5); 5 – Large shallow bays of flooded estuaries of large lateral tributaries – Donskaya Tsaritsa River (6), Chir and Liska Rivers / Chirskoy Bay (7), Myshkova River (8), Aksay-Esaulovskiy River / Romashkinskiy Bay (10), Tsimla River & Rossosh Gally / Novotsimlyanskiy Bay (11); 6 – Shallow bays on locations of currently inundated downstream sections of former gullies – Balabanovskiy Bay (9), Suho-Solyonovskaya Gully (12), Mokro-Solyonovskaya Gully (13); 7 – Administrative boundaries; 8 – Large settlements

Статистическая обработка выполнялась средствами MS Excel 2010, с помощью которых были рассчитаны: проценты зарастания водохранилища и его отдельных участков, а также коэффициент корреляции между площадями зарастания и колебаниями уровня воды в водохранилище.

Результаты

Проведенный анализ позволил выявить общую многолетнюю тенденцию развития процессов зарастания на Цимлянском водохранилище (Кочеткова и др., 2016б; Разработка рекомендаций по улучшению экологического..., 2017), выраженную в последовательной смене:

– фазы медленного постепенного зарастания (1987–1998 гг.), на протяжении которой общая площадь заросших мелководий едва достигала 1.3 % акватории водохранилища, и

– фазы быстрого импульсивного зарастания (1998–2017 гг.), когда общая площадь заросших мелководий увеличилась до 4 % акватории водохранилища и более. В последние годы (2014–2017 гг.) процессы зарастания ВВР заметно активизировались, что привело к расширению площади заросших участков до 5.5–5.8 %.

В значительной степени динамика зарастания определяется колебаниями уровня воды в водохранилище (рис. 2). Относительно постоянные колебания среднегодового уровня воды на отметках 33.5–34.5 м БС вплоть до 2009 г. оказывали сдерживающее воздействие на зарастание мелководий. Это согласуется с данными исследований, полученных применительно к другим крупным равнинным водохранилищам (Поддубный, 2013; Кочеткова и др., 2016а). Постепенная регрессия уровня воды водохранилища в 2009–2014 гг. привела к образованию обширных пляжей и активизировала процесс зарастания осушенных мелководий жесткой растительностью (Кочеткова и др., 2016б), а резкое снижение уровня ниже отметки 32.0 м БС в 2015 г. привело к увеличению общей площади зарастания до 5.8 % (142.8 км²). В последние 2 года на фоне повышения среднегодового уровня воды водохранилища до отметок 33.03–33.73 м БС наблюдается незначительное сокращение площади зарастания до 5.6 % (140 км²) в 2016 г. и далее до 5.5 % (136.4 км²) в 2017 г.

Рассчитанный коэффициент корреляции между среднегодовым уровнем воды водохранилища и зарастанием мелководий

за период 1987–2017 гг. составил –0.79, что подтверждает высокую обратную зависимость между степенью зарастания и уровнем режимом воды водохранилища.

Тем не менее, несмотря на значительное увеличение площади заросших прибрежных мелководий, водохранилище по-прежнему может быть отнесено к классу очень слабо заросших водоемов. В то же время степень зарастания отдельных исследованных участков существенно выше среднего для водохранилища показателя и заметно отличается по типам мелководий.

Изученные прибрежные, в основном аккумулятивные, мелководные пространства Цимлянского водохранилища представлены 3 основными типами (рис. 3):

1) мелководья карманного типа, образовавшиеся при затоплении пойменных озер и протоков Дона, отделенные от основной акватории цепочками песчаных островов и отмелей и практически полностью защищенные от ветроволнового воздействия, со слабой проточностью (5 участков);

2) крупные заливы, сформировавшиеся при затоплении устьевых областей впадающих в водохранилище рек, с сочетанием частично защищенных и открытых участков (5 участков);

3) заливы на месте низовьев оврагов, с преимущественно защищенными мелководьями (3 участка).

В составе ВВР изученных мелководий зарегистрировано более 70 видов. Наибольшим видовым разнообразием отличаются озера и разливы рек Верхнего плеса водохранилища. Основной фон растительного покрова мелководий составляют сообщества тростника южного, рогозов и рдестов, что согласуется с данными ранее проведенных исследований (Горбунова, 2002; Калинина, 2013).

Несмотря на то, что все исследованные участки мелководий генетически связаны друг с другом, отмечаются существенные различия в характере их зарастания. Представление о пространственно-временной динамике зарастания исследованных мелководий дает рис. 3, составленный по результатам обработки данных дистанционного зондирования и натурных наблюдений. Имеющиеся пропуски в рядах наблюдений не препятствуют пониманию общей картины и тенденций зарастания водохранилища в целом и его отдельных участков в частности.

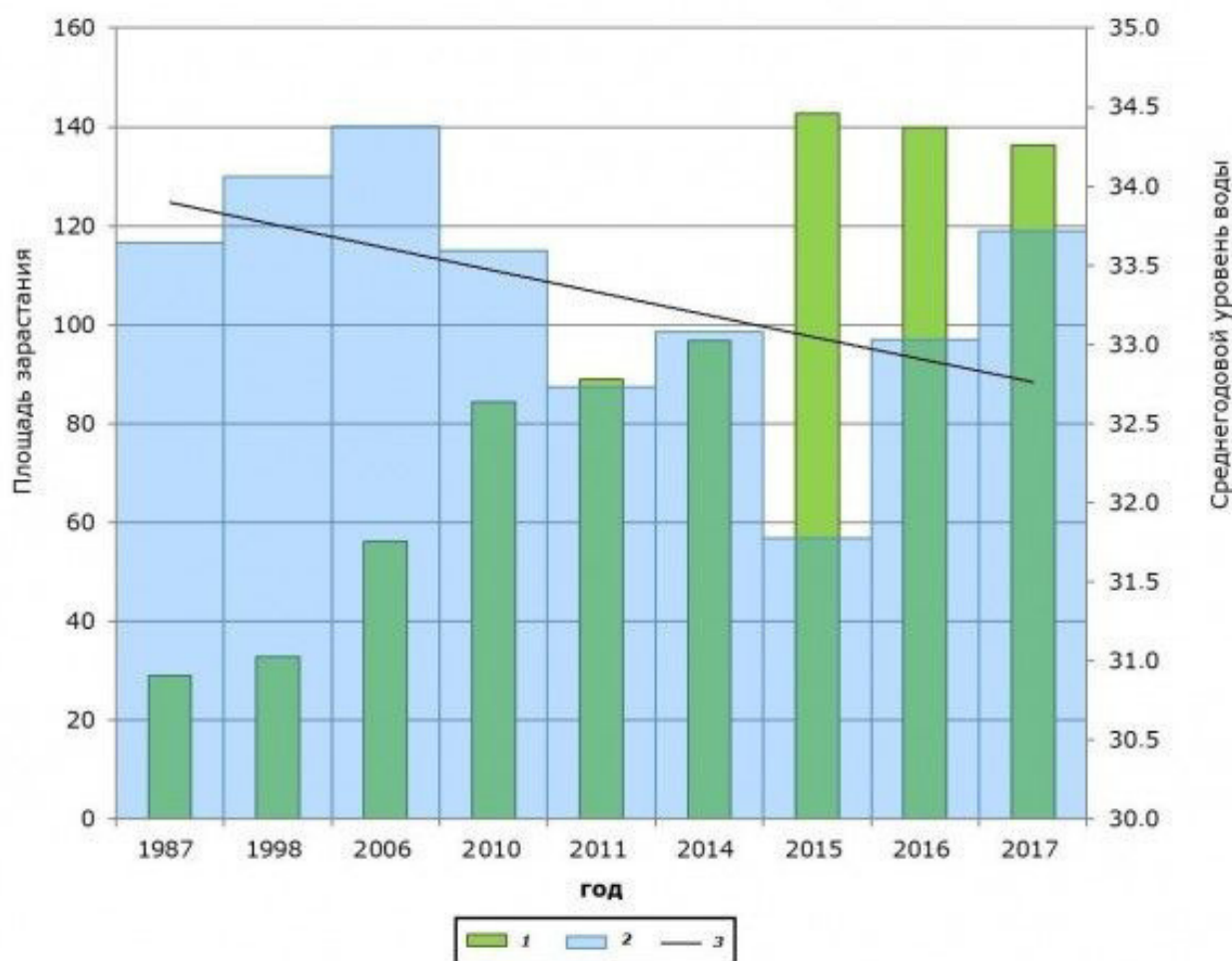


Рис. 2. Динамика зарастания мелководий Цимлянского водохранилища и его среднегодовые уровни воды: 1 – Общая площадь зарастания, км²; 2 – Среднегодовой уровень воды водохранилища, м БС; 3 – Линия тренда среднегодового уровня воды водохранилища

Fig. 2. Dynamics of the overgrowth of near-shore shallows and the average annual water levels of the Tsimlyanskoe Reservoir: 1 – Total area of overgrowth with aquatic vascular vegetation, km²; 2 – Average annual water level of the reservoir; 3 – Trend of average annual water level in the reservoir

Защищенные мелководья Верхнего плеса водохранилища и его зоны подпора – озера Некрасово, Бугаково, Среднее, Нижнее и Аннушкино – сформировались на месте затопленных пойменных озер и протоков Дона и представлены преимущественно мелководьями карманного типа, отделенными от основной акватории цепочками песчаных островов и отмелей, со слабой проточностью, практически не испытывающими ветроволнового воздействия. Процессы осадконакопления и зарастания здесь проходят с большей интенсивностью по сравнению с открытыми участками плеса (Архипов, 2002; Кочеткова и др., 2016б; Калюжная и др., 2017), как и на других крупных водохранилищах (Поддубный, 2013; Кочеткова и др., 2016а). В результате на этих участках площа-

ди зарастания за 20-летний период в среднем увеличились в 2–5 раз, за исключением оз. Некрасово, где площадь зарастания возросла более чем в 10 раз (рис. 4).

Для заливов, сформировавшихся на месте устьевых областей рек и овражно-балочной сети, характерны частично защищенные и открытые мелководья. На этих участках речной сток способствует намыву отмелей и конусов выноса, пригодных для освоения ВВР, вследствие чего заливы постепенно превратились в обширные мелководья, с практически сплошным типом зарастания на отдельных участках (рис. 5). По характеру зарастания выделяются заливы с постоянным и постепенным (Новоцимлянский, Ромашкинский и Сухо-Соленовская балка) и флуктуационным (большая часть заливов) зарастанием.

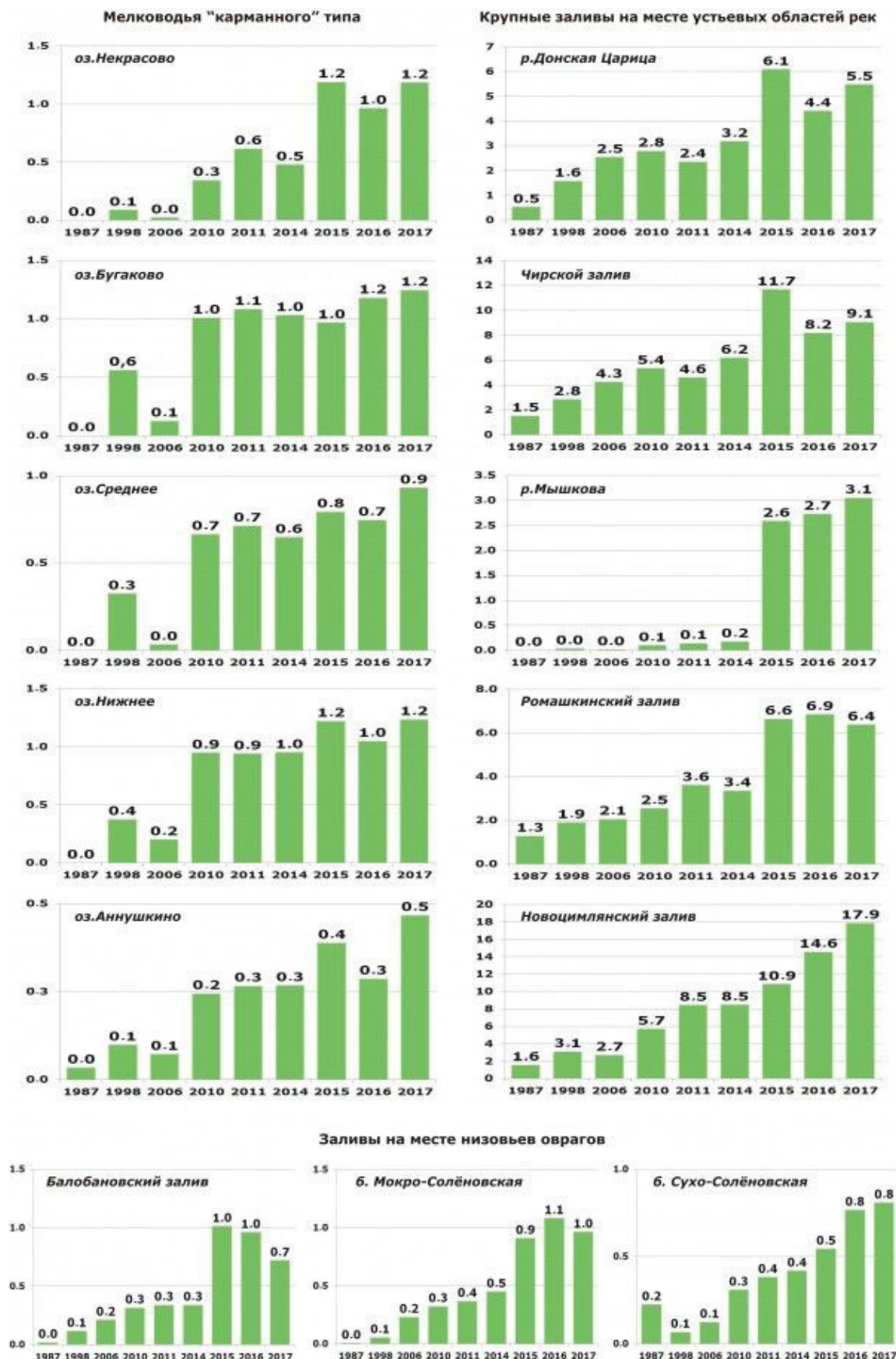


Рис. 3. Пространственно-временная динамика зарастания (км²) исследуемых прибрежных мелководий Цимлянского водохранилища за период 1987–2017 гг.

Fig. 3. Spatiotemporal dynamics of overgrowing (km²) of the shallow near-shore case-study sites within the Tsimlyanskoe Reservoir between 1987 and 2017

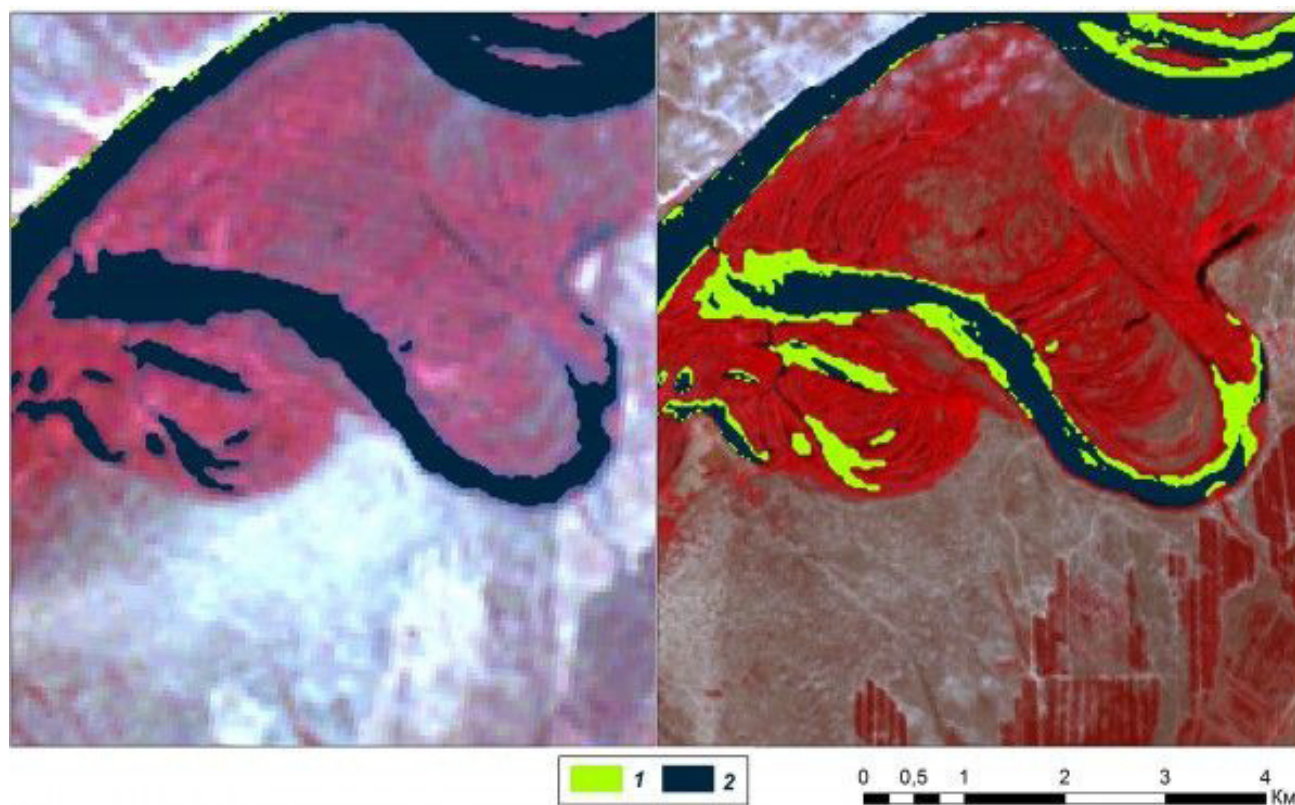


Рис. 4. Участки зарастания (1) защищенных мелководий карманного типа (2) на Цимлянском водохранилище с 1987 по 2017 гг. (оз. Некрасово)

Fig. 4. Overgrowing areas (1) of sheltered “pocket-type” shallows (2) with aquatic vascular vegetation in the Tsimlyanskoe Reservoir between 1987 and 2017 (for case-study site Nekrasovo Lake)

Исключение составляет залив в устье р. Мышкова, который на фоне общего снижения заполняемости водохранилища и высоких темпов отступления береговой линии (более 110 м за 20 лет) уже к 1987 г. был практически полностью занесен влекомыми наносами и продуктами разрушения берегов. Начиная с 2015 г. открытые мелководья конуса выноса в устье р. Мышкова стали активно зарастать ВВР (Кочеткова и др., 2016б; Сиротина, 2017).

Соответственно, исследованные участки мелководий по степени зарастания относятся к:

- очень сильно заросшим – озера Среднее (до 70 % площади участка) и Аннушкино (до 90 %);
- сильно заросшим – заливы Чирской (43 %) и Балабановский (48 %), озера Некрасово (42 %), Нижнее и Бугаково (по 62 %), устья р.

Мышкова (52 %) и р. Донская Царица (до 60 %), Мокро-Соленовская балка (60 %);

– значительно заросшим – Сухо-Соленовская балка (28 %);

– умеренно заросшим – Новоцимлянский (14 %) и Ромашкинский (18 %) заливы.

Таким образом, проведенные исследования позволили: типизировать зарастающие мелководья Цимлянского водохранилища; выявить и охарактеризовать пространственно-временную динамику процессов зарастания как для конкретных изученных участков, так и для водохранилища в целом. Однако составить достоверный прогноз развития этих процессов в настоящее время не представляется возможным в связи с повышенной флуктуационностью факторов среды, в первую очередь экзогенных, сезонной и межгодовой изменчивостью гидрологического режима.

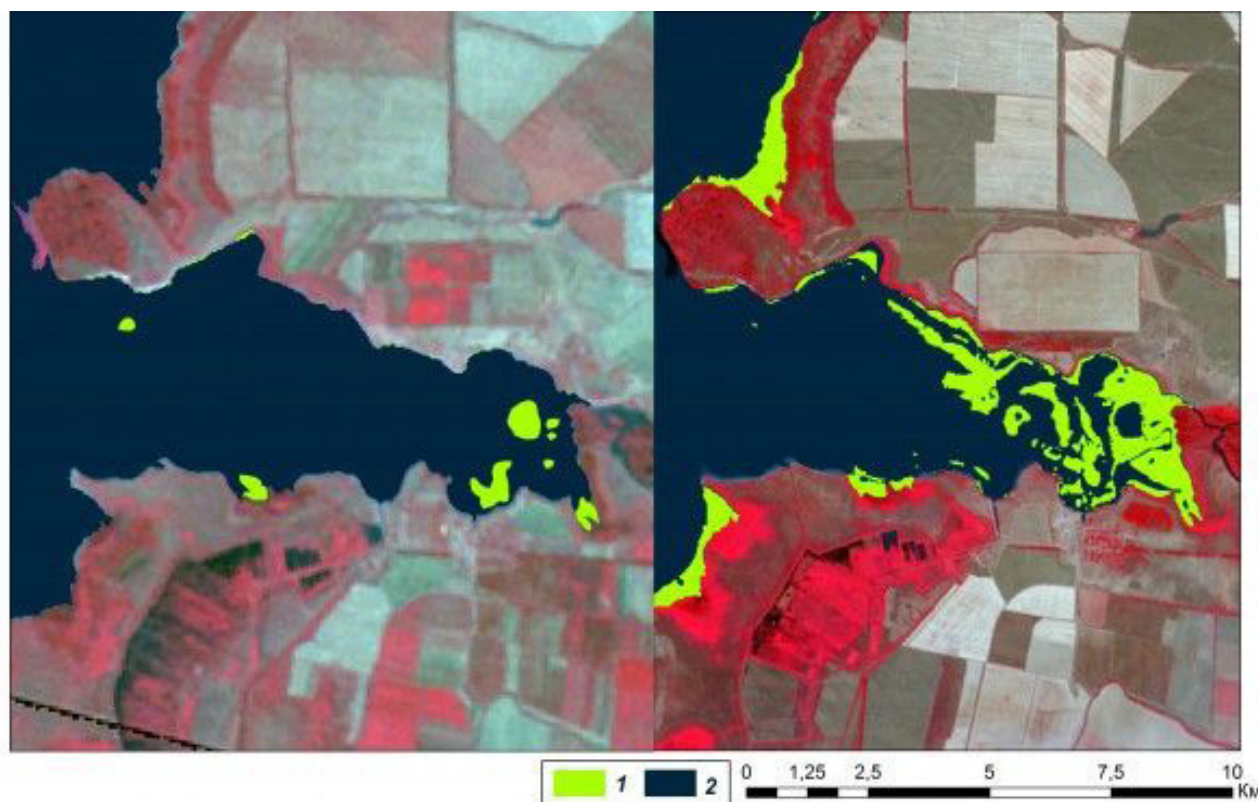


Рис. 5. Участки зарастания (1) крупных заливов на месте устьевых областей рек (2) на Цимлянском водохранилище с 1987 по 2017 гг. (Ромашкинский залив)

Fig. 5. Overgrowing areas (1) of large shallow bays (2) with aquatic vascular vegetation in the Tsimlyanskoe Reservoir between 1987 and 2017 (for case-study site Romashkinskiy Bay)

Заключение

1. Наличие обширных прибрежных мелководий на Цимлянском водохранилище создает благоприятные условия для развития высшей водной растительности и воспроизводства фитофильных рыб.

2. Для водохранилища характерны две фазы развития процессов зарастания: фаза медленного постепенного зарастания (1987–1998 гг.), сменившаяся фазой быстрого импульсивного зарастания (1998–2017 гг.).

3. Общая тенденция увеличения площади зарастания в значительной степени связана с изменениями уровня режима воды водохранилища, а также морфологическими условиями формирования мелководий и процессами переформирования берегов.

4. Исследованные участки водохранилища представлены защищенными мелководьями карманного типа и заливами с сочетанием частично защищенных и открытых участков, отличающимися по степени зарастания.

5. В наибольшей степени процессами зарастания охвачены защищенные мелководья Верхнего плеса и заливы в устьевых частях боковых притоков на Верхнем и Чирском плесах водохранилища.

6. Полученные результаты подтверждают возможность использования ГИСТехнологий и космических снимков в гидробиологических исследованиях, в частности для оценки состояния нерестовых угодий и планирования мероприятий по их улучшению.

Библиография

- Архипов Е. М. Начало трансформации Цимлянского водохранилища в водоем озерного типа и ее влияние на естественное воспроизводство рыб // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Волго-Донского междуречья на современном этапе: к 50-летию Волгоградского отделения ГосНИОРХ. СПб.: Изд-во «ГосНИОРХ», 2002. С. 69–72.
- Вехов Д. А., Науменко А. Н., Горелов В. П., Голоколенова Т. Б., Шевлякова Т. П. Современное состояние и использование водных биоресурсов Цимлянского водохранилища (2009–2013 гг.) // Рыбохозяйственные исследования на водных объектах Европейской части России. С-Пб.: Изд-во ФГБНУ «ГосНИОРХ», 2014. С. 116–145. DOI: 10.13140/2.1.2469.7289.
- Высоцкий Ю. М., Мартыненко В. П., Мерзвинский Л. М. Использование ГИС-технологий для создания электронных карт ООПТ и изучения динамики зарастания отдельных водоемов // Современные проблемы географии, экологии и природопользования: Материалы Междунар. научно-практ. конф. Волгоград: Изд-во ВолГУ, 2012. С. 129–134.
- Горбунова И. Ф. Высшая водная растительность Цимлянского водохранилища и ее продукция // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Волго-Донского междуречья на современном этапе: к 50-летию Волгоградского отделения ГосНИОРХ. СПб.: Изд-во «ГосНИОРХ». СПб., 2002. С. 39–43.
- Калинина С. Г. Эколого-флористический и рыбохозяйственный аспект высшей водной растительности Цимлянского водохранилища // Изучение, сохранение и восстановление естественных ландшафтов: Сборник статей III междунар. научно-практ. конф. М.: Планета, 2013. С. 416–430.
- Калюжная Н. С., Калюжная И. Ю., Хоружая В. В., Самотеева В. В., Сохина Э. Н. Опыт изучения состояния нерестилищ Верхнего плеса Цимлянского водохранилища с использованием ГИС // ИнтерКарто/ИнтерГИС. 2017. № 1 (23). С. 308–322. DOI: 10.24057/2414-9179-2017-1-23-308-322.
- Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР: Методы изучения. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Кочеткова А. И., Филиппов О. В., Баранова М. С. Эколого-флористическая характеристика высших водных растений Волгоградского водохранилища // Принципы экологии. 2016а. № 5. С. 17–29.
- Кочеткова А. И., Брызгалина Е. С., Сиротина С. Л. Пространственно-временной анализ зарастания Цимлянского водохранилища // Экологическая безопасность и охрана окружающей среды в регионах России: теория и практика: Материалы II Всерос. научно-практ. конф. Волгоград: Изд-во ВолГУ, 2016б. С. 211–215.
- Кравцова В. И., Шуматиев В. В. Новые подходы к мультивременным обработкам космических снимков: пример уральского речного исследования динамики дельты // Геоинформатика. 2005. № 3. С. 52–61.
- Лабутина И. А., Серапинас Б. Б. Применение GPS-приемников при создании карт рельефа дна в авандельте Волги // ГИС для устойчивого развития территорий: Материалы Междунар. конф. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2000. Т. 1. С. 84–89.
- Лапицкий И. И. Направленное формирование ихтиофауны и управление численностью популяций рыб в Цимлянском водохранилище. Волгоград: Нижне-Волжское книжное изд-во, 1970. 277 с.
- Папченков В. Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 214 с.
- Папченков В. Г. Картирование растительности водоемов и водотоков // Гидробиотаника: методология, методы: Материалы Школы по гидробиотанике. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. С. 132–136.
- Поддубный С. А. Защищенные мелководья Верхневолжских водохранилищ и их экологическое значение // Вода: химия и экология. 2013. № 11 (65). С. 34–40.
- Правила использования водных ресурсов Цимлянского водохранилища / ФГУП «РосНИИВ» (Сев-КавНИИВХ). Екатеринбург; Новочеркасск, 2016. (Утв. Приказом Росводресурсы МПР России от 02.06.2016 № 114).
- Разработка рекомендаций по улучшению экологического состояния водохранилищ Южного федерального округа. Раздел «Рекомендации по улучшению экологического состояния Цимлянского водохранилища путем рыбохозяйственной мелиорации»: отчет о НИР (заключительный) / Волгоградское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ; Отв. исп. В.В. Самотеева; исп. Н. С. Калюжная, А. В. Кочеткова, В. В. Хоружая. Волгоград, 2017. 136 с.
- Сиротина С. Л. Некоторые результаты исследования эколого-биологических проблем Цимлянского водохранилища с использованием ГИС-технологий // Сборник статей студентов и магистрантов экономико-математического факультета. Волгоград: Изд-во ВолГУ, 2017. С. 46–49.

Цимлянское водохранилище: состояние водных и прибрежных экосистем, проблемы и пути решения / Отв. ред. акад. Г. Г. Матишов. Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2011. 216 с.

Novikova N., Kalioujnaia I., Kalioujnaia N., Sokhina E., Zubov I. Identification and mapping of environmental conflicts for the Tsimlyansk water reservoir // Arid Ecosystems. 2012. Vol. 2. No 3. P. 156–164.

Благодарности

Исследования выполнялись в рамках тематического плана Волгоградского отделения ФГБНУ «Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства» (ГосНИОРХ) при участии специалистов Волжского филиала Волгоградского государственного университета и МГУ имени М. В. Ломоносова.

Авторы искренне признательны руководству и коллективу Волгоградского отделения ФГБНУ «ГосНИОРХ», в т. ч. замдиректора по науке А. Н. Науменко, вед. науч. сотр., канд. биол. наук Н. С. Калюжной, ст. науч. сотр., канд. геогр. наук Э. Н. Сохиной и ст. науч. сотр. В. В. Хоружей за содействие в проведении исследований, ценные рекомендации и замечания при анализе данных и обсуждении результатов работы.

OVERGROWTH DYNAMICS OF THE TSIMLYANSKOE RESERVOIR

KOCHETKOVA
Anna Igorevna

*Volzhskiy Branch of Volgograd State University,
aikochetkova@mail.ru*

BRYZGALINA
Elena Sergeevna

*Volzhskiy Branch of Volgograd State University,
bryzgalina_elena@mail.ru*

KALYUZHNAIA
Irina Yur'evna

*Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography,
kalioujnaia@yandex.ru*

SIROTINA
Svetlana Leonidovna

Volzhskiy Branch of Volgograd State University, s.sirotina29@mail.ru

SAMOTEYEVA
Vera Vasil'evna

*Volgograd Branch of State Research Institute for Lake and River
Fishery, vo-akva@mail.ru*

RAKSHENKO
Elena Pavlovna

ООО "ECO-34", rakshenko.elena@mail.ru

Key words:

Tsimlyanskoe reservoir
aquatic vascular
vegetation
shallows
overgrowth mapping
overgrowth dynamics
reservoir water level
regime
satellite imagery
GIS-techniques

Summary: The Tsimlyanskoe reservoir is characterized by large near-shore shallows with a depth up to 5 m covering about 30% of the reservoir and providing favorable environments for the development of aquatic vascular vegetation. Vegetation overgrowing influences negatively the water body ecosystem and natural reproduction of commercial fishery species. In this paper the preliminary results on the spatiotemporal dynamics of aquatic vascular vegetation overgrowth of the shallow water zones in the Tsimlyanskoe Reservoir from 1987 to 2017 are presented. The processing of Landsat images and GIS-based analysis supported by field research data provided insight in the features and dynamics of aquatic vascular vegetation overgrowth in the reservoir as a whole, and in case-study sites in particular. The analysis of the general long-term trend shows the successive change of two distinctive phases of near-shore zones overgrowth. In phase I (1987–1998), overgrowing processes were moderate, and annually the total area of overgrown shallows barely reached 1.3% of the total reservoir area. Subsequent phase II (1998–2017) is characterized by an explosive overgrowth, when the total area of overgrowth increased up to 5.5–5.8%. At that the overgrowth dynamics is largely related to reservoir water level regime, morphological conditions of shallows and reservoir bank transformation processes. The types of near-shore shallows the most prone to overgrowth were identified as: sheltered “pocket-type” shallows on locations of inundated the Don River floodplain lakes and distributaries, typically overgrown up to 40–70%, seldom up to 90%; and large bays of flooded estuaries of lateral tributaries with extended sand bars and alluvial fans, overgrown by 45–60% in average and almost completely overgrown in river mouth areas.

Received on: 14 December 2017

Published on: 02 April 2018

References

- Arhipov E. M. The beginning of transformation of the Tsimlyanskoe Reservoir into a lake-type water object and its influence on the natural fish recruitment, *Rybohozyaystvennye issledovaniya v bassejne Volgo-Donskogo mezhdurech'ya na sovremennom etape: k 50-letiyu Volgogradskogo otdeleniya GosNIORH*. SPb.: Izd-vo «GosNIORH», 2002. P. 69–72.
- Developing the recommendations for improving the ecological status of reservoirs of the Southern Federal District. Section «Recommendations for improving the ecological status of the Tsimlyansk Reservoir by fishery rehabilitation measures: research report (final)», Volgogradskoe otdelenie FGBNU «GosNIORH; Otv. isp. V. V. Samoteyeva; isp. N. S. Kalioujnaia, A. V. Kochetkova, V. V. Khoruzhaya. Volgograd, 2017. 136 p.
- Gorbunova I. F. The aquatic vascular vegetation of the Tsimlyansk Reservoir and its productivity, *Rybohozyaystvennye issledovaniya v bassejne Volgo-Donskogo mezhdurech'ya na sovremennom etape: k 50-letiyu Volgogradskogo otdeleniya GosNIORH*. SPb.: Izd-vo «GosNIORH». SPb., 2002. P. 39–43.
- Kalinina S. G. Ecological-floristic and fishery aspect of aquatic vascular vegetation of the Tsimlyansk Reservoir, *Izuchenie, sohranenie i vosstanovlenie estestvennykh landshaftov: Sbornik statey III mezhdunar. nauchno-prakt. konf. M.: Planeta, 2013. P. 416–430.*
- Kalioujnaia N. S., Kalioujnaia I. J., Khoruzhaya V. V., Samoteyeva V. V., Sokhina E. N. GIS-based experience of investigating the status of spawning areas within the Upper section of the Tsimlyansk Reservoir, *InterKarto/InterGIP*. 2017. No. 1 (23). P. 308–322. DOI: 10.24057/2414-9179-2017-1-23-308-322.
- Katanskaya V. M. The aquatic vascular vegetation of the USSR's continental reservoirs: Research methods.. L.: Nauka, 1981. 187 p.
- Kochetkova A. I. Bryzgalina E. S. Sirotina S. L. Spatiotemporal analysis of overgrowth of the Tsimlyansk Reservoir, *Ekologicheskaya bezopasnost' i ohrana okruzhayushey sredy v regionah Rossii: teoriya i praktika: Materialy II Vseros. nauchno-prakt. konf. Volgograd: Izd-vo VolGU, 2016b. P. 211–215.*
- Kochetkova A. I. Filippov O. V. Baranova M. S. Ecological and floristic characteristics of aquatic vascular vegetation of the Volgograd Reservoir, *Principy ekologii*. 2016a. No. 5. P. 17–29.
- Kravtsova V. I. Shumatiev V. V. New approaches to multitemporal space images processing: example of the Ural River delta dynamics investigation, *Geoinformatika*. 2005. No. 3. P. 52–61.
- Labutina I. A. Serapinas B. B. Use of GPS-trackers for creating hypsobathymetric maps in the Volga River avandelta, *GIS dlya ustoychivogo razvitiya territoriy: Materialy Mezhdunar. konf. Apatity: Izd-vo KNC RAN, 2000. T. 1. P. 84–89.*
- Lapickiy I. I. Conductive formation of ichthyofauna and management of fish populations in the Tsimlyanskoe Reservoir. Volgograd: Nizhne-Volzhskoe knizhnoe izd-vo, 1970. 277 p.
- Novikova N., Kalioujnaia I., Kalioujnaia N., Sokhina E., Zubov I. Identification and mapping of environmental conflicts for the Tsimlyansk water reservoir, *Arid Ecosystems*. 2012. Vol. 2. No 3. P. 156–164.
- Papchenkov V. G. Mapping vegetation of water bodies and streamflows, *Gidrobotanika: metodologiya, metody: Materialy Shkoly po gidrobotanike*. Rybinsk: OAO «Rybinskiy Dom pechati», 2003. P. 132–136.
- Papchenkov V. G. Vegetation cover of the Middle Volga reservoirs and streamflows. Yaroslavl': CMP MUBiNT, 2001. 214 p.
- Poddubnyy S. A. Protected shallows of the Upper Volga reservoirs and their ecological importance, *Voda: himiya i ekologiya*. 2013. No. 11 (65). P. 34–40.
- Rules for the water resources use of the Tsimlyanskoe Reservoir, FGUP «RosNIIV» (SevKavNIIVH). Ekaterinburg; Novocherkassk, 2016. (Utv. Prikazom Rosvodresursy MPR Rossii ot 02.06.2016 No. 114).
- Sirotina S. L. Some results of the research of ecological and biological problems of the Tsimlyanskoe Reservoir using GIS-technologies, *Sbornik statey studentov i magistrantov ekonomiko-matematicheskogo fakul'teta*. Volgograd: Izd-vo VolGU, 2017. P. 46–49.
- Tsimlyanskoe Reservoir: status of aquatic and riverine ecosystems, problems and solutions, Otv. red. akad. G. G. Matishov. Rostov n/D: Izd-vo YuNC RAN, 2011. 216 p.
- Vehov D. A. Naumenko A. N. Gorelov V. P. Golokolenova T. B. Shevlyakova T. P. Current state and use of aquatic biological resources of the Tsimlyanskoe reservoir (2009–2013), *Rybohozyaystvennye issledovaniya na vodnykh ob'ektah Evropeyskoy chasti Rossii*. S-Pb.: Izd-vo FGBNU «GosNIORH», 2014. P. 116–145. DOI: 10.13140/2.1.2469.7289.
- Vysockiy Yu. M. Martynenko V. P. Merzhvinskiy L. M. Implementation of GIS-technologies for digital mapping of PAs and the study of the overgrowth dynamics of several reservoirs, *Sovremennyye problemy geografii, ekologii i prirodopol'zovaniya: Materialy Mezhdunar. nauchno-prakt. konf. Volgograd: Izd-vo VolGU, 2012. P. 129–134.*



УДК 574.3+575.174.015.3+595.727

К ВОПРОСУ ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ ОКРАСКИ ЗЕЛЕННОЙ ТРАВЯНКИ (*OMOCESTUS* *VIRIDULUS*, ORTHOPTERA: ACRIDIDAE)

ОЗЕРСКИЙ

Павел Викторович

Российский государственный педагогический университет
им. А. И. Герцена, ozerski@list.ru

Ключевые слова:

саранчовые
Acridoidea
изменчивость окраски
зеленая травянка
Omocestus viridulus

Аннотация: Явление полиморфизма до сих пор весьма ограниченно учитывается при изучении жизненных форм животных, в том числе саранчовых. Однако оно может быть важным фактором, определяющим характер отношений популяции со средой ее обитания. В частности, эффективным механизмом быстрой адаптации популяции к изменениям условий обитания может являться изменение соотношений между представленными в ней фенотипами. Поэтому представляет интерес изучение полиморфизма покровительственной окраски саранчовых в разных частях их видовых ареалов. В настоящей работе приводятся результаты исследования изменчивости окраски саранчового *Omocestus viridulus*. Исследование проводилось в 2015 и 2017 гг. в Псковской и Новгородской областях. Соотношение между разными цветовыми формами определялось путем учета на трансектах, в 10 географических точках. Всего учтено 1166 особей. На Северо-Западе России для этого вида характерны три цветовые формы. Это *f. rubiginosa* (зеленых элементов в окраске нет), *f. hyalosuperficies* (зеленый только верх тела) и *f. viridis* (зеленый цвет преобладает). Установлено, что во всех точках сбора материала большинство самцов относятся к *f. rubiginosa*, а большинство самок – к *f. hyalosuperficies*. Особи, относящиеся к *f. viridis*, во всех 9 исследованных точках Псковской области найдены среди обоих полов, однако редки. В единственной исследованной точке, расположенной в Новгородской области, они вообще не обнаружены. Доля особей, относящихся к *f. viridis*, примерно одинакова во всех исследованных точках Псковской области. Она составляет от 4.8 до 11.2 % от общего количества учтенных экземпляров и не зависит от пола. Доля *f. viridis* в разных точках Псковской области не имеет статистических различий. Тем не менее она значительно отличается от результата учетов в Новгородской области, а также от литературных данных, относящихся к Скандинавии. Причина этих различий остается не вполне ясной, для ее убедительного объяснения необходимы дальнейшие исследования.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Г. А. Лада

Рецензент: А. П. Кутенков

Получена: 13 декабря 2017 года

Подписана к печати: 25 марта 2018 года

Введение

Саранчовые уже много лет являются популярным объектом экологических, в том числе эколого-морфологических, исследований. В настоящее время существует несколько систем жизненных форм этих насекомых (Бей-Биенко, Мищенко, 1951; Стебаев, 1970, 1987; Черняховский, 1970; Правдин, 1978; Стебаев, Омельченко, 1981), построенных с использованием преимущественно морфологических признаков, которым приписывается то или иное адаптивное значение.

Важным комплексом признаков, традиционно учитываемым при характеристике жизненных форм саранчовых, являются окраска и рисунок тела в целом и отдельных его частей. Речь при этом может идти как о выраженности определенных их элементов, так и об общем цвете тела. При этом функциональное значение окраски и ее элементов у саранчовых в разных случаях может быть разным. В частности, у некоторых ядовитых видов речь, по-видимому, может идти об апосематической (предостерегающей) окраске (см. обзор: Rowell, 1972). Кроме того, расположение темных и светлых пятен, полос и перевязей у саранчовых может играть роль в терморегуляции (Присный, 1988), а ярко окрашенные элементы рисунка на теле и конечностях – в визуальной коммуникации (Стебаев, 1990).

Однако наибольшее значение для этой группы имеет, несомненно, покровительственная окраска, защищающая от хищников (Morse, 1907; Rowell, 1972). В частности, принято считать, что для геофильных саранчовых характерна землистая окраска, а для обитателей толщи растительного покрова – окраска под цвет живых или высохших растений (Бей-Биенко, Мищенко, 1951; Rowell, 1972).

Следует, однако, иметь в виду, что для многих саранчовых характерна внутривидовая изменчивость, так что говорить о какой-либо видоспецифической окраске у таких видов оказывается невозможно. В разных группах саранчовых эта изменчивость характеризуется разными особенностями, как затрагивающими ее проявление, так и обуславливающими ее механизмы. В частности, изменчивы могут быть окраска задних крыльев (например, у некоторых представителей подсемейства *Oedipodinae*: *Mioscirtus wagneri*, *Angaracris barabensis*, *Celes variabilis*, *Bryodemella* spp., *Bryodemella* spp. – Бей-Биенко, Мищенко, 1951; Бене-

диктов, 1998, 2016) и выраженность рисунка (в частности, у целого ряда представителей трибы *Gomphocerini* s. l. из подсемейства *Gomphocerinae* – Воронцовский, 1928). Широко распространена у саранчовых также и изменчивость фоновой окраски тела, причем у представителей разных подсемейств она обусловлена разными механизмами. Так, у представителей рода *Oedipoda* (подсемейство *Oedipodinae*) она не только носит ненаследственный характер, но и может изменяться в соответствии с окружающим фоном (Levita, 1970; Moreteau, 1975; Yerushalmi, Pener, 2002). У относящейся к этому же подсемейству перелетной саранчи *Locusta migratoria* окраска тела также ненаследственна и зависит от принадлежности к одиночной или стадной фазе (Uvarov, 1921). Зависимость окраски тела от плотности популяции известна также и у представителей относящегося к подсемейству *Catantopinae* s. l. рода *Schistocerca*, как стадных, так и одиночных (Gotham, Song, 2013). В отношении некоторых нестадных саранчовых из других подсемейств, в том числе представителей рода *Chorthippus* s. l., входящего в трибу *Gomphocerini* подсемейства *Gomphocerinae*, также имеются данные о связи окраски тела с выраженностью миграционного поведения (Rubtsov, 1935). В то же время для некоторых представителей этого рода доказана наследственная природа фоновой окраски и рисунка тела (см. обзор: Rowell, 1972). Любопытно также, что для целого ряда представителей этого подсемейства, этой трибы и этого рода описаны гомологические ряды изменчивости окраски (Воронцовский, 1928; Rubtsov, 1935).

Таким образом, представление о существовании покровительственной окраски, «характерной» или «не характерной» для тех или иных жизненных форм саранчовых, может скрывать под собой сложные картины внутривидовой цветовой дифференциации, опирающейся в разных случаях на разные механизмы. Вполне правдоподобным кажется предположение, что адаптивное значение может иметь не только каждая из отдельно взятых цветовых форм, но и их количественное соотношение в популяции (которое в случаях наследственной природы этой изменчивости может поддерживаться дизруптивным отбором). В терминологии, предложенной нами ранее, речь идет о распределении вариантов покровительственной окраски в популяции как о важной адаптивной части ее метафенотипа (Озер-

ский, 2010) и как о части реализующейся на популяционном уровне жизненной формы (Озерский и др., 2011).

При этом открытым остается вопрос о степени пластичности этого компонента жизненной формы. В настоящее время предполагается, что наиболее консервативными с эволюционной точки зрения признаками жизненных форм являются морфологические (Горохов, 1983), однако до сих пор они сравнивались только с «образом жизни», но не с метафенотипическими компонентами жизненной формы. В то же время, исходя из базовых представлений современных селекционистских концепций, трактующих популяцию как элементарную единицу эволюции (Яблоков, 1987), есть все основания предполагать, что именно изменение количественных соотношений между фенотипами является наиболее оперативным адаптивным ответом на изменение условий обитания популяции и, соответственно, наиболее быстро осуществляемым преобразованием популяционной жизненной формы.

Для проверки этого предположения нами уже несколько лет осуществляется сравнительное исследование представленности различных вариантов окраски у полиморфных видов прямокрылых. В настоящее время можно, в частности, считать доказанным, что существование одних и тех же или сходных цветковых форм, в том числе гомологических рядов изменчивости, у разных видов этих насекомых не означает одних и тех же частот встречаемости этих форм даже у близких видов (Озерский, 2012, 2014). В то же время степень постоянства этих частот в разных популяциях одних и тех же видов все еще требует изучения.

Одним из видов, перспективных для проведения подобных исследований, можно считать зеленую травянку (*Omocestus viridulus*) – вид саранчовых, широко распространенный в Европе (включая Европейскую часть России) и в Сибири (Бей-Биенко, Мищенко, 1951), относящийся к трибе Gomphocerini s. l., для ряда представителей которой доказана наследуемость окраски, и обладающий выраженным полиморфизмом окраски, в том числе наличием хорошо распознаваемой непосредственно в поле «зеленой» формой (f. *viridis* по терминологии И. А. Рубцова (Rubtsov, 1935), Б. Петерсена и Дж. Трехерна (Petersen, Treherne, 1949)). Данная форма характеризуется зеленой окраской лица, щек, боковых лопастей переднеспинки и плейритов средне- и задне-

груды у обоих полов (рис. 1а, б), в то время как у других обычных цветковых форм (объединенных у Петерсена и Трехерна под общими названиями f. *rubiginosa* для самцов и f. *hyalosuperficies* для самок) эти части тела окрашены в различные оттенки бурого и серого цветов (рис. 1в, г). Кроме того, у самцов зеленой травянки, относящихся к «зеленой» форме, в отличие от самцов других форм этого вида, зеленый цвет имеют также темя, затылок, диск переднеспинки и бедра задних ног (у самцов, относящихся к другим известным нам формам, эти части тела буровато-серые).

Встречаемость «зеленой» формы в разных частях ареала этого вида ранее изучалась на территории Швеции и Норвегии (Petersen, Treherne, 1949). Подобных данных для территории России до сих пор не публиковалось.

Настоящая работа обобщает данные о частоте встречаемости «зеленой формы» зеленой травянки, полученные автором в 2015 и 2017 гг. в ходе полевых учетов на территории Псковской и Новгородской областей.

Материалы

Учет проводился летом 2015 и 2017 гг. на территории Новгородской и Псковской областей, в 10 географических точках (рис. 2), на мезофитных и гигрофитных лугах. Информация о точках учета и о количестве учтенных особей приведена в табл. 1.

Методы

Подсчет саранчовых осуществлялся без отлова, на непересекающихся трансектах произвольной длины и формы, с расстоянием между параллельными участками не менее 1.5 м. Учитывались только имаго и личинки последнего возраста. Протоколировались пол и принадлежность или непринадлежность обнаруженных особей к «зеленой» форме.

Полученные данные подвергались статистической обработке с использованием компьютерных программ: PAST 3.16 (Hammer et al., 2001) для вычисления значений критерия Шапиро – Уилка и парного критерия Стьюдента; специально разработанная нами программа для вычисления значения точного критерия Фишера (алгоритм: Гланц, 1999). 95%-ные доверительные пределы рассчитывались с использованием фи-преобразования долей (Ивантер, Коросов, 2010).

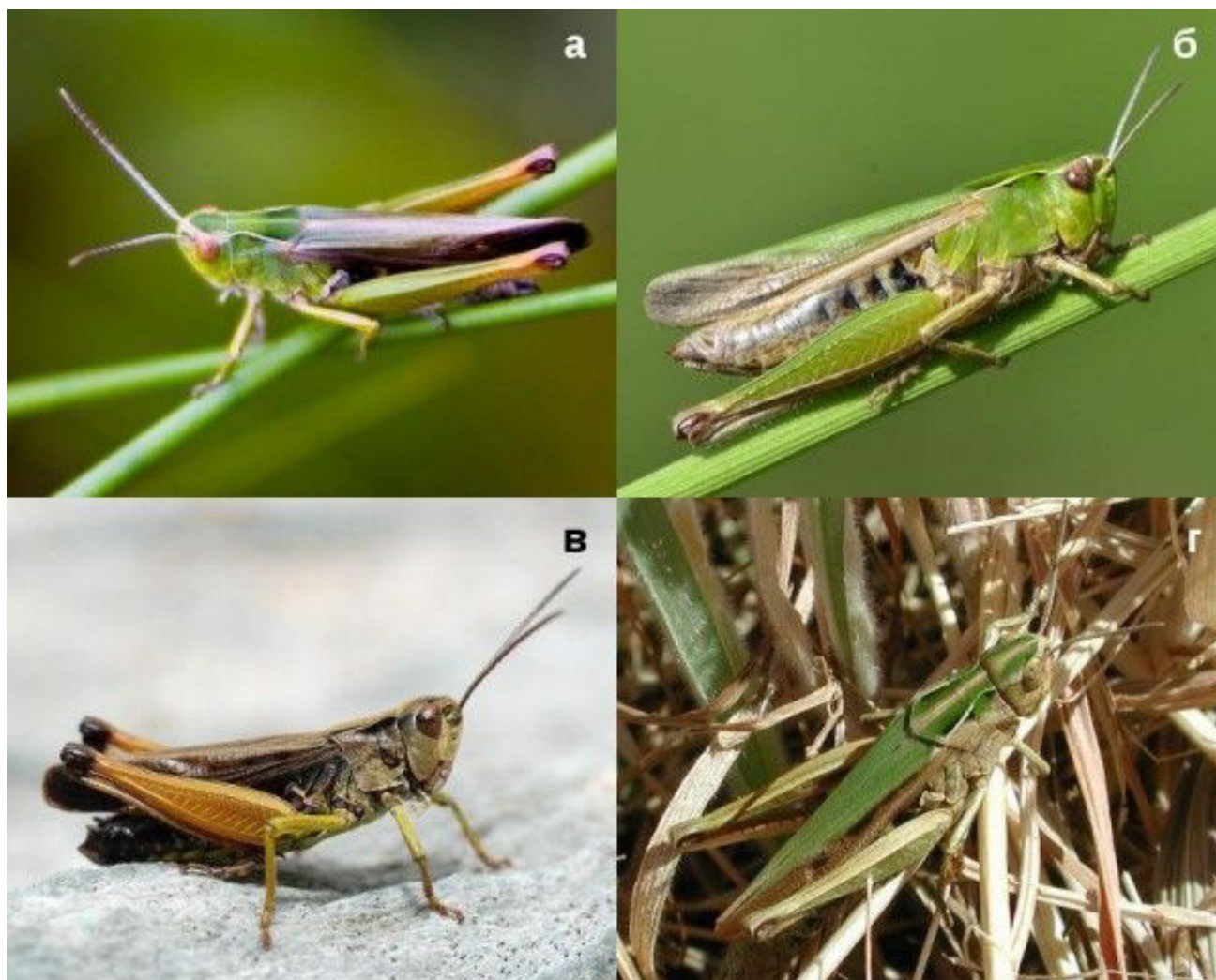


Рис. 1. Цветовые формы *Omocestus viridulus*: а – самец f. viridis (фото © Julius Rückert, CC BY-SA 3.0); б – самка f. viridis (фото © Gilles San Martin, CC BY-SA 3.0); в – самец f. rubiginosa (фото © Gilles San Martin, CC BY-SA 2.0); г – самка f. hyalosuperficies (фото © G.-U. Tolkiehn, CC BY 2.5)

Fig. 1. Color variants of *Omocestus viridulus*: а – male, f. viridis (© Julius Rückert, CC BY-SA 3.0); б – female, f. viridis (© Gilles San Martin, CC BY-SA 3.0); в – male, f. rubiginosa (© Gilles San Martin, CC BY-SA 2.0); г – female, f. hyalosuperficies (© G.-U. Tolkiehn, CC BY 2.5)

Результаты

Общие закономерности. Ни в одной из исследованных нами географических точек, независимо от года сбора материала, «зеленая» форма не встречалась часто. Во всех точках, расположенных на территории Псковской области, такие особи были представлены в малом количестве, а в единственной точке, расположенной в Новгородской области, они отсутствовали полностью. Подавляющее большинство самок, отличных от «зеленой» формы, имело зеленый верх (включая темя, затылок, диск переднеспинки и видимую сверху часть надкрылий) и незеленые лицо, щеки, боковые лопасти переднеспинки и плейриты средне- и заднегруди, в целом соответствуя форме f.

hyalosuperficies, как она описана у И. А. Рубцова (Rubtzov, 1935). При этом, однако, эти незеленые части тела у самок были весьма переменны по окраске (которая бывала серой, желтовато-бурой, охристой и т. п.) и степени выраженности расчленяющего рисунка (рис. 1в, г). Очень редко встречались также самки, у которых вместо зеленого верх тела был окрашен в сероватый цвет (f. rubiginosa по терминологии И. А. Рубцова): в Новгородской области (Яблоновка, учеты 2015 г.) из 132 самок таких оказалось всего 2, в Псковской же области во время учетов такие самки вообще не были встречены ни разу, и только вне учетов в 2017 г. близ дер. Астратово была обнаружена одна такая особь. В отличие от самок, все самцы зеленой травянки, не относящиеся к «зеленой»

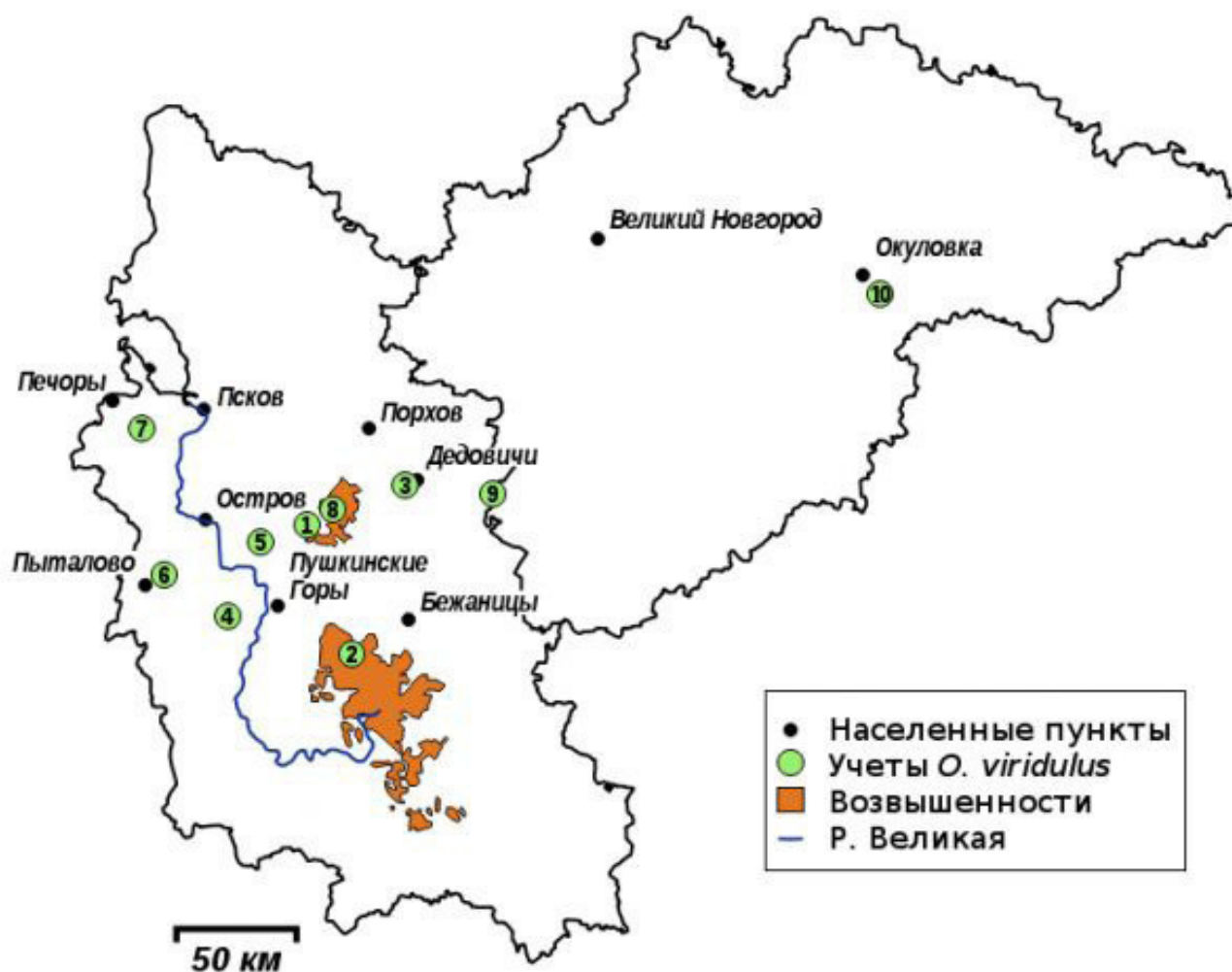


Рис. 2. Точки учета *O. viridulus* в Псковской и Новгородской областях. Номера точек – как в табл. 1

Fig. 2. Record points of *O. viridulus* in Pskov and Novgorod provinces. The points are numbered as in Table 1

форме, во всех исследованных географических точках не имели зеленого цвета сверху и в целом соответствовали форме *f. rubiginosa*, варьируя при этом по степени выраженности расчленяющего рисунка.

Встречаемость «зеленой» формы среди самцов и самок. Для проверки гипотезы об отсутствии различий между представленностью «зеленой» формы у самцов и у самок был использован парный критерий Стьюдента, при этом каждая пара включала доли «зеленой» формы для самцов и для самок, относящейся к одной и той же географической точке и к одному и тому же году учета. Данные предварительно проверялись при помощи критерия Шапиро – Уилка и были признаны достаточно близкими к нормально распределенным ($p > 0.05$). Согласно парному критерию Стьюдента, представленность «зеленой» формы у самцов и самок с высокой вероятностью одинакова ($p > 0.95$).

Представленность «зеленой» формы в разные годы. Имеющиеся в распоряжении

автора данные позволяют сравнить только представленность «зеленой» формы в одной географической точке (дер. Астратово) в 2015 и 2017 гг. Основываясь на приведенных выше результатах сравнения представленности этой формы у самцов и самок, мы объединили данные по обоим полам. Согласно точному критерию Фишера, представленность «зеленой» формы оказалась одинаковой с высокой вероятностью ($p > 0.99$).

Географические различия в представленности «зеленой» формы. В пределах изученной части Псковской области (точки 1–9) «зеленая» форма везде выявлена среди обоих полов и составляет у них от 4.8 (95%-ные доверительные пределы 0.0–18.5) до 11.2 % (4.4–20.7) ото всех учетных особей. Сходная картина выявляется при отдельном рассмотрении особей мужского и женского пола: соответственно от 4.3 (0.0–16.2) до 12.1 (5.4–21.0) и от 5.3 (0.0–19.4) до 12.5 % (5.5–23.3) ото всех учетных особей (рис. 3). Среди 130 самцов и 134 самок, учетных в

Таблица 1. Характеристика мест учета зеленых травянок

№ п/п	Географическая точка	Координаты	Дата учета (ч.м.г.)	Учтено особей (♂ / ♀)
1	Окр. д. Спиры Островского р-на Псковской обл.	N57°31', E29°03'	09.07.17	51 / 56
2	Окр. д. Зубково Бежаницкого р-на Псковской обл.	N56°50', E29°26'	10.07.17	50 / 55
3	Окр. д. Хмелевицы Дедовичского р-на Псковской обл.	N57°27', E29°50'	13.07.17	21 / 17
4	Окр. с. Велье Пуш- киногорского р-на Псковской обл.	N56°58', E28°34'	18.07.17	39 / 48
5	Окр. д. Астратово Островского р-на Псковской обл.	N57°16', E28°48'	27.07.15	44 / 50
			04.08.17	53 / 53
6	Окр. д. Захаркино на территории Островского и Пы- таловского р-нов Псковской обл.	N57°07', E28°05'	21.07.17	54 / 50
7	Окр. с. Изборск Печорского р-на Псковской обл.	N57°42', E28°53'	23.07.17	66 / 50
8	Окр. д. Пожни Порховского р-на Псковской обл.	N57°24', E29°18'	25.07.17	50 / 53
9	Окр. д. Алексино Дедовичского р-на Псковской обл. у границы с Под- дорским районом Новгородской обл.	N57°30', E30°29'	28.07.17	23 / 19
10	Окр. д. Яблоновка Окуловского р-на Новгородской обл.	N58°17', E33°25'	05.07.15	130 / 134

Новгородской области (точка 10), к «зеленой» форме не относилась ни одна особь.

Сравнение представленности «зеленой» формы в разных исследованных точках (с использованием точного критерия Фишера) показало следующее. С одной стороны, различия между травянками из разных точек Псковской области во всех случаях статистически незначимы ($p > 0.05$). С другой стороны, во всех исследованных точках, находя-

щихся на территории Псковской области, доля зеленых особей статистически значимо превышает таковую в точке, относящейся к Новгородской области (табл. 2).

Обсуждение

Полученные результаты представляют интерес с разных точек зрения. Во-первых, близкая доля представителей «зеленой» формы у самцов и самок зеленой травянки,

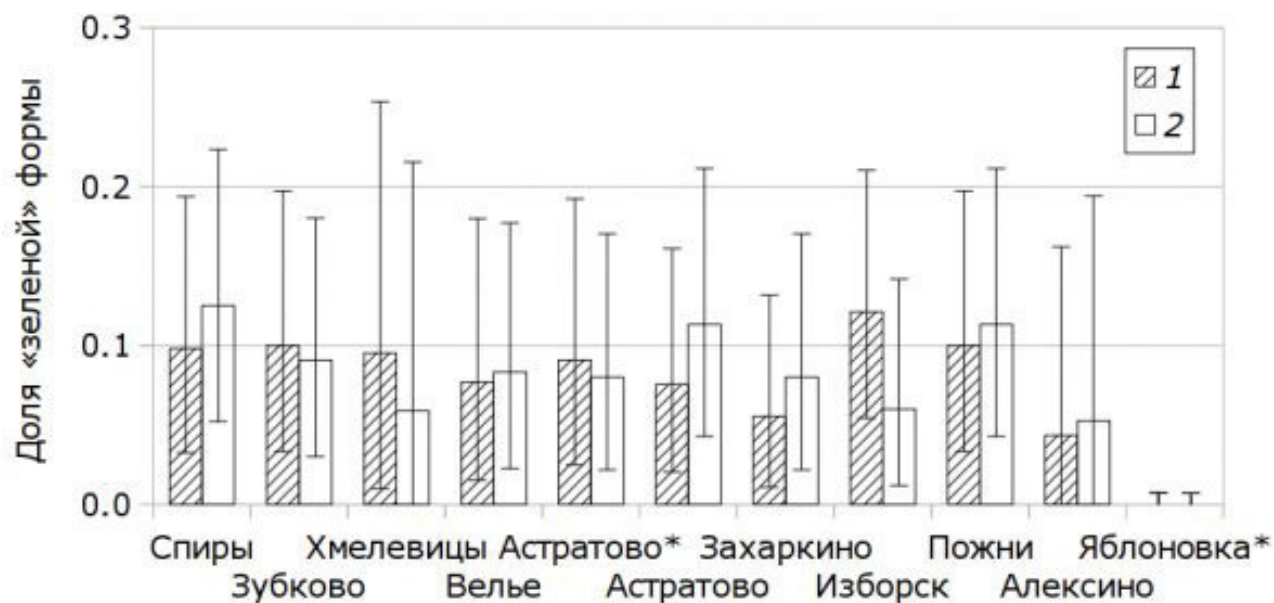


Рис. 3. Представленность «зеленой» формы *O. viridulus* в разных точках сбора. 1 – самцы, 2 – самки. Данные, помеченные звездочкой, относятся к 2015 г., остальные – к 2017 г. Приведены 95%-ные доверительные пределы

Fig. 3. Rate of the “green” colouration of *O. viridulus* in different localities. 1 – males, 2 – females. The data marked with an asterisk refer to the year 2015, the other data refer to 2017. 95 % confidence limits are presented

Таблица 2. Попарное сравнение доли «зеленой» формы у зеленых травянок

	Спиры	Зубково	Хмелевицы	Велье	Астратово 2015	Астратово 2017	Захаркино	Изборск	Пожни	Алексинно	Яблоновка
Спиры	–										
Зубково	0.82	–									
Хмелевицы	0.76	1.00	–								
Велье	0.63	0.80	1.00	–							
Астратово 2015	0.64	1.00	1.00	1.00	–						
Астратово 2017	0.82	1.00	1.00	0.80	1.00	–					
Захаркино	0.34	0.61	0.73	0.79	0.79	0.61	–				
Изборск	0.83	1.00	1.00	0.81	1.00	1.00	0.62	–			
Пожни	1.00	0.82	0.76	0.62	0.64	0.82	0.34	0.82	–		
Алексинно	0.35	0.51	0.66	0.72	0.72	0.51	1.00	0.52	0.35	–	
Яблоновка	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.02*	–

Примечание. Приведены уровни значимости. Звездочкой обозначены результаты сравнений, свидетельствующие о статистически значимых различиях.

при допущении о наследственной природе цветковых форм у этого вида (вполне правдоподобном с учетом того, что к настоящему времени известно о наследовании окраски у Gomphocerini), может быть интерпретирована как свидетельство аутосомной локализации соответствующего гена (или генов). С учетом того, что подавляющее большинство особей, не относящихся к «зеленой» форме, соответствовало форме *f. hyalosuperficies* в случае самок и форме *f. rubiginosa* у самцов, можно предположить, что эти два фенотипа соответствуют одному и тому же аллелю, поразному проявляющемуся в зависимости от пола (при этом вполне вероятно, что аллели, соответствующие у самок двум разным формам, *f. hyalosuperficies* и *f. rubiginosa*, у самцов фенотипически проявляются одинаково).

В отношении встречаемости «зеленой» формы у *O. viridulus* особый интерес представляет сопоставление данных, полученных нами для 10 точек, расположенных на территории Северо-Запада России в 2015 и 2017 гг., с данными, имеющимися для Швеции и Норвегии на момент середины прошлого века (Petersen, Treherne, 1949). Согласно Петерсену и Трехерну, в 5 исследованных ими географических точках (расположенных южнее 62-й параллели) «зеленая» форма являлась преобладающей, составляя от 64.8 до 75.2 % ото всех особей. Еще в одной точке, исследованной этими же авторами на территории Швеции, но расположенной севернее (N 63°10'), доля особей «зеленой» формы оказалась хотя и меньше половины, но все равно весьма высокой – 41.2 %. Сравнение данных Петерсена и Трехерна с нашими (с использованием точного критерия Фишера) показало, что представленность «зеленой» формы *O. viridulus* в каждой из изученных ими географических точек значимо выше, чем в каждой из изученных нами ($p < 0.001$).

К сожалению, без проведения дополнительных исследований соотношений между цветковыми формами *O. viridulus* на территории Скандинавии невозможно судить, чем вызваны выявленные нами различия между зелеными травянками, с одной стороны, Швеции и Норвегии и, с другой стороны, Северо-Запада России. Речь может идти как о географических особенностях соответствующих популяций, так и об изменении соотношения между цветковыми формами, произошедшем за более чем полувековой срок. В то же время выявленные нами различия между представителями этого вида

из Псковской и Новгородской областей безусловно носят именно географический характер. При этом особо следует заметить, что ни расстояния между точками учета, ни реки, ни перепады высот не оказали сколько-либо заметного влияния на соотношение между цветковыми формами у зеленых травянок в разных точках Псковской области. Так, расстояние между крайней западной («Изборск») и крайней восточной («Алексино») точками учета в Псковской области составляет около 150 км, точки «Изборск», «Захаркино» и «Велье» отделены от прочих р. Великой, а точки «Зубково» и «Пожни», в отличие от прочих, располагаются на возвышенностях: первая – на Бежаницкой, вторая – на Судомской. При этом представленность «зеленой» формы во всех этих точках оказалась примерно такой же, как и в остальных на территории Псковской области. Таким образом, либо на исследованной нами части Псковской области обитает одна большая популяция зеленой травянки, поддерживающая единство своего генофонда несмотря на существование потенциальных географических барьеров, либо же какие-то внешние факторы (например, селективное выедание особей с определенной окраской хищниками) поддерживают близкое соотношение между цветковыми формами у нескольких соседствующих популяций. В то же время зеленые травянки из точки «Яблоновка», расположенной на востоке Новгородской области, характеризуются полным отсутствием у них «зеленой» формы, статистически значимо отличаясь в этом отношении от травянок Псковской области. Можно полагать, что в данном случае речь идет о другой популяции этого вида, западная граница ареала которой находится на территории Новгородской области и проходит западнее Валдайской возвышенности или непосредственно по ней. Для определения этой границы, а также для проверки гипотезы о популяционном единстве зеленых травянок средней части Псковской области необходимы дальнейшие исследования (учеты саранчовых в западной и центральной частях Новгородской области и на сопредельных территориях, молекулярно-генетические исследования и т. п.).

С точки зрения возможного адаптивного значения соотношений между цветковыми формами у *O. viridulus* заслуживает внимания малая доля или полное отсутствие у этого вида на всей исследованной нами территории как «зеленой» формы (*f. viridis*), так

и (у самок) формы, полностью лишенной зеленых элементов окраски (f. *rubiginosa*). Следует заметить, что данная закономерность относится именно к зеленой травянке и не распространяется на ряд симпатрических видов из той же трибы Gomphocerini s. l. Так, на территории в радиусе не более 15 км от точки «Астратово» преобладают полностью или по большей части окрашенные в зеленый цвет особи короткокрылого конька *Chorthippus parallelus* (соответствующие формам f. *viridis*, f. *hyalolateralis* и f. *porphyrica* в терминологии Рубцова (Rubtsov, 1935)), в то время как почти лишенные зеленых элементов окраски особи этого вида (соответствующие форме f. *rubiginosa* в смысле Рубцова) чрезвычайно редки (Озерский, 2014). Обитающие там же луговые коньки *Chorthippus dorsatus* представлены преимущественно формами f. *hyalosuperficies* и f. *rubiginosa* в соотношении, близком к 1:1 (Озерский, 2014). При этом зеленая травянка и оба вида коньков не только симпатричны в зоогеографическом смысле, но и нередко населяют на указанной территории одни и те же станции. Точно так же, совершенно по-разному, представлены цветовые формы у зеленой травянки и у северного конька *Chorthippus montanus* в точке «Яблоновка» Новгородской области, учитывавшихся на одном и том же лугу: первый вид представлен там формами f. *rubiginosa* (все самцы и единичные самки) и f. *hyalosuperficies* (подавляющее большинство самок), второй – формами f. *viridis*, f. *hyalolateralis* и f. *porphyrica* (Озерский, 2014). Такие различия между видами могут быть объяснены как случайностью (послед-

ствиями генетического дрейфа, независимо протекавшего у разных видов), так и различиями в их специализации к разным микростациям (например, выбором разных ярусов травостоя и участков с разным проективным покрытием). В данном случае также целесообразно проведение дополнительных (прежде всего этологических) исследований.

Заключение

Обобщая, можно сделать следующие выводы:

1. На всей изученной нами территории «зеленая» форма у *O. viridulus* встречается редко (точки, расположенные в Псковской области) или не встречается вовсе (точка в Новгородской области).

2. В пределах изученной нами территории Псковской области частота встречаемости «зеленой» формы *O. viridulus* примерно одинакова (несмотря на большую удаленность некоторых точек друг от друга, различия в рельефе и существование потенциального географического барьера в виде р. Великой), однако статистически значимо отлична от таковой в исследованной нами точке Новгородской области.

3. На всей изученной нами территории доля особей *O. viridulus* «зеленой» формы существенно (статистически значимо) меньше, чем наблюдавшаяся в середине XX века в Швеции и Норвегии.

4. «Зеленая» форма на территории Псковской области встречается с примерно одной и той же частотой у самцов и у самок *O. viridulus*, в то время как встречаемость остальных форм у самцов и у самок весьма различна.

Библиография

- Бей-Биенко Г. Я., Мищенко Л. Л. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. 378 с.
- Бенедиктов А. А. К систематике палеарктических представителей саранчовых трибы Bryodemini (Orthoptera, Acrididae) // Зоологический журнал. 1998. Т. 77. № 7. С. 788–799.
- Бенедиктов А. А. Изменчивость узора на крыльях саранчовых трибы Bryodemini Bey-Bienko (Orthoptera: Acrididae) // Труды Зоологического института РАН. 2016. Т. 320. № 4. С. 467–472.
- Воронцовский П. А. К вопросу о гомологических рядах цветовой изменчивости у саранчовых // Известия Оренбургской станции защиты растений. 1928. Вып. 1. С. 27–39.
- Гланц С. Медико-биологическая статистика. М.: Практика, 1999. 459 с.
- Горохов А. В. Жизненные формы сверчков (Orthoptera, Grylloidea) Дальнего Востока СССР // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1983. № 1. С. 49–56.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Элементарная биометрия: Учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 104 с.
- Озерский П. В. Метафенотип популяции как структурно-функциональное отражение ее экологической ниши // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Вып. 10. СПб.: Изд-во РГПУ им. А. И. Герцена, 2010. С. 15–29.
- Озерский П. В. О перспективах использования изменчивости окраски в классификации жизненных

- форм прямокрылых насекомых // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Вып. 12. СПб.: Тесса, 2012. С. 11–17.
- Озерский П. В. К вопросу об изменчивости окраски у прямокрылых (Insecta, Orthoptera) разных жизненных форм // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. 2014. Т. 14. № 2. С. 42–52.
- Озерский П. В., Боброва Т. В., Кузнецова Л. С. К вопросу о функциональном значении угла наклона лба у саранчовых разных жизненных форм: постановка проблемы и проверка одной из гипотез // Известия Российского государственного педагогического университета имени А. И. Герцена. 2011. № 41. С. 124–131.
- Правдин Ф. Н. Экологическая география насекомых Средней Азии. Ортоптероиды. М.: Наука, 1978. 272 с.
- Присный А. В. Функциональная дифференциация элементов окраски у саранчовых // Ландшафтная экология насекомых. Новосибирск: Наука, 1988. С. 34–47.
- Стебаев И. В. Жизненные формы и половой диморфизм саранчовых Тувы и Юго-Западного Алтая // Зоологический журнал. 1970. Т. 49. № 3. С. 325–338.
- Стебаев И. В. Морфоадаптогенез саранчовых и система их жизненных форм // Журнал общей биологии. 1987. Т. 48. № 3. С. 626–639.
- Стебаев И. В. Закономерности сочетания сигнальной и покровительственной окраски саранчовых // Зоологический журнал. 1990. Т. 69. № 6. С. 58–69.
- Стебаев И. В., Омельченко Л. В. Общие особенности морфоадаптационных типов, или жизненных форм, саранчовых Южной Сибири и сопредельных территорий // Вопросы экологии. Поведение и экология насекомых, связанных с агробиогеоценозами. Новосибирск: Изд-во НГУ, 1981. С. 13–39.
- Черняховский М. Е. Морфо-функциональные особенности жизненных форм саранчовых // Ученые записки МГПИ им. В. И. Ленина. 1970. № 394. С. 47–63.
- Яблоков А. В. Популяционная биология. М.: Высшая школа, 1987. 303 с.
- Gotham S., Song H. Non-swarmling grasshoppers exhibit density-dependent phenotypic plasticity reminiscent of swarming locusts // J. Insect Physiol. 2013. Vol. 59. P. 1151–1159.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. Past: paleontological statistics software. Package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4. Iss. 1. Art. 4. 9 p. URL: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf (дата обращения: 03.10.2017).
- Levita B. Étude de l'homochromie chez *Oedipoda coerulescens* L. (Acridien, Orthoptère) // Bulletin Biologique de la France et de la Belgique. 1970. Vol. 104. № 2. P. 149–213.
- Moreteau B. Fonction chromatope de la pars intercerebralis chez l'acridien *Oedipoda caerulescens* // J. Insect Physiol. 1975. Vol. 21. № 7. P. 1407–1413.
- Morse A. P. Further researches on North American Acrididae. Carnegie Inst. Washington publication № 68. Washington: Wilkens-Sheiry, 1907. 54 p.
- Petersen B., Treherne J. E. On the distribution of colour forms in Scandinavian *Omocestus viridulus* L. // Oikos. 1949. Vol. 1. № 2. P. 175–183.
- Rowell C. H. F. The variable coloration of the acridoid grasshoppers // Advances in Insect Physiology. 1972. Vol. 8. P. 145–198.
- Rubtzov I. A. Phase variation in non-swarmling grasshoppers // Bull. Ent. Res. 1935. Vol. 26. № 4. P. 499–520.
- Uvarov B. P. A revision of the genus *Locusta* L. (= *Pachytilus* Fieb.), with a new theory as to the periodicity and migrations of locusts // Bull. Ent. Res. 1921. Vol. 12. № 2. P. 135–163.
- Yerushalmi Y., Pener M. P. Age-dependent response of adults of a homochrome grasshopper, *Oedipoda miniata*, to the dark-colour-inducing neurohormone (DCIN) of locusts // Physiological Entomology. 2002. Vol. 27. № 2. P. 165–169.

TO THE COLOR VARIATION IN THE COMMON GREEN GRASSHOPPER (*OMOCESTUS VIRIDULUS*, ORTHOPTERA: *ACRIDIDAE*)

OZERSKIY
Pavel Victorovich

Herzen State Pedagogical University of Russia, ozerski@list.ru

Key words:
grasshoppers
Acridoidea
colour variation
common green
grasshopper
Omocestus viridulus

Summary: In spite of being an important factor in determining the nature of interactions between the animal population and its habitat, the phenomenon of polymorphism is still insufficiently considered when studying the life forms of animals including grasshoppers. In particular, variation in the different phenotype ratios of a population can be an effective mechanism of its rapid adaptation to the changing habitat conditions. Therefore, the investigation of the cryptic colour polymorphism of grasshoppers *Omocestus viridulus* in the different parts of the species area is of particular interest. We studied the colour variability of the common green grasshopper *Omocestus viridulus*. The research was conducted in the Pskov and Novgorod regions of Russia in 2015 and 2017. The ratio between different colour types of species was determined by counting grasshoppers on transects in ten geographical locations. A total of 1,166 individuals were registered. Three typical colour forms of *O. viridulus* are typical in the north-west Russia: f. *rubiginosa* (without green components in colouring), f. *hyalosuperficies* (green colour is only on the top of the body) and f. *viridis* (green colour is predominant). It was stated that most of the males were classified as f. *rubiginosa* whereas most of females as f. *hyalosuperficies* in all investigated locations. Individuals of both males and females of f. *viridis* were rarely found in all 9 locations in the Pskov Region. In the Novgorod region in the only studied location they were not found at all. The proportion of f. *viridis* individuals was approximately the same for all the locations in the Pskov region. It ranged from 4.8 to 11.2% of the total number of counted individuals and did not depend on animals' sex. Within the Pskov Region no statistical differences were found in the proportion of f. *viridis* in various locations. Nevertheless, it differed significantly from the result that was obtained in the Novgorod region, as well as from the Scandinavian data available in the literature. The reason for these differences is not quite clear, and a further investigation is needed to find a convincing explanation.

Reviewer: G. A. Lada

Reviewer: A. P. Kutenkov

Received on: 13 December 2017

Published on: 25 March 2018

References

- Benediktov A. A. To systematics of Palaearctic representatives of Bryodemini tribe (Orthoptera, Acrididae), Zoologicheskii zhurnal. 1998. T. 77. No. 7. P. 788–799.
- Benediktov A. A. Variability of wings pattern of the locusts from the tribe Bryodemini Bey-Bienko (Orthoptera: Acrididae), Trudy Zoologicheskogo instituta RAN. 2016. T. 320. No. 4. C. 467–472.
- Bienko G. Ya. Mischenko L. L. Grasshoppers of the fauna of the USSR and adjacent countries. Part 1. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1951. 378 p.
- Chernyahovskiy M. E. Morpho-functional features of life-forms of grasshoppers, Uchenye zapiski MGPI im. V. I. Lenina. 1970. No. 394. S 47–63.
- Glanc S. Medico-biological biostatistics. M.: Praktika, 1999. 459 p.
- Gorohov A. V. Life-forms of crickets (Orthoptera, Grylloidea) of the Far East of the USSR, Nauchnye doklady

- vysshey shkoly. Biol. nauki. 1983. No. 1. P. 49–56.
- Gotham S., Song H. Non-swarming grasshoppers exhibit density-dependent phenotypic plasticity reminiscent of swarming locusts, J. Insect Physiol. 2013. Vol. 59. P. 1151–1159.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. Past: paleontological statistics software. Package for education and data analysis, Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4. Iss. 1. Art. 4. 9 p. URL: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf (data obrascheniya: 03.10.2017).
- Ivanter E. V. Korosov A. V. Elementary biostatistics: a training manual. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2010. 104 p.
- Levita B. Étude de l'homochromie chez *Oedipoda coerulescens* L. (Acridien, Orthoptère), Bulletin Biologique de la France et de la Belgique. 1970. Vol. 104. No. 2. P. 149–213.
- Moreteau B. Fonction chromatope de la pars intercerebralis chez l'acridien *Oedipoda caerulescens*, J. Insect Physiol. 1975. Vol. 21. No. 7. P. 1407–1413.
- Morse A. P. Further researches on North American Acrididae. Carnegie Inst. Washington publication No. 68. Washington: Wilkens-Sheiry, 1907. 54 p.
- Ozerskiy P. V. Bobrova T. V. Kuznecova L. S. Correlation between facial angle and the visual field of Acridoid grasshoppers: a hypothesis testing, Izvestiya Rossiyskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta imeni A. I. Gercena. 2011. No. 41. P. 124–131.
- Ozerskiy P. V. Metaphenotype of a population as a structural and functional reflexion of its ecological niche, Funkcional'naya morfologiya, ekologiya i zhiznennye cikly zhivotnyh. Vyp. 10. SPb.: Izd-vo RGPU im. A. I. Gercena, 2010. P. 15–29.
- Ozerskiy P. V. On the colouration variability of Orthopteran insects of different life-forms, Funkcional'naya morfologiya, ekologiya i zhiznennye cikly zhivotnyh. 2014. T. 14. No. 2. P. 42–52.
- Ozerskiy P. V. On the perspectives of using colour variability in classification of life-forms of Orthopteran insects, Funkcional'naya morfologiya, ekologiya i zhiznennye cikly zhivotnyh. Vyp. 12. SPb.: Tessa, 2012. P. 11–17.
- Petersen B., Treherne J. E. On the distribution of colour forms in Scandinavian *Omocestus viridulus* L., Oikos. 1949. Vol. 1. No. 2. P. 175–183.
- Pravdin F. N. Ecological geography of the insects of Middle Asia. Orthopteroids. M.: Nauka, 1978. 272 p.
- Prisnny A. V. Functional differentiation of the color elements in grasshoppers, Landshaftnaya ekologiya nasekomyh. Novosibirsk: Nauka, 1988. P. 34–47.
- Rowell C. H. F. The variable coloration of the acridoid grasshoppers, Advances in Insect Physiology. 1972. Vol. 8. P. 145–198.
- Rubtzov I. A. Phase variation in non-swarming grasshoppers, Bull. Ent. Res. 1935. Vol. 26. No. 4. P. 499–520.
- Stebaev I. V. Omel'chenko L. V. Common features of the morpho-adaptational types (life-forms) of grasshoppers of Southern Siberia and adjacent territories, Voprosy ekologii. Povedenie i ekologiya nasekomyh, svyazannyh s agrobiogeocenozi. Novosibirsk: Izd-vo NGU, 1981. P. 13–39.
- Stebaev I. V. Life-forms and sexual dimorphism of grasshoppers of Tuva and southwestern Altai, Zoologicheskii zhurnal. 1970. T. 49. No. 3. P. 325–338.
- Stebaev I. V. Morphoadaptogenesis of grasshoppers and their life-forms system, Zhurnal obschey biologii. 1987. T. 48. No. 3. P. 626–639.
- Stebaev I. V. Regulations of the combination of signal and cryptic colors in grasshoppers, Zoologicheskii zhurnal. 1990. T. 69. No. 6. P. 58–69.
- Uvarov B. P. A revision of the genus *Locusta* L. (= *Pachytilus* Fieb.), with a new theory as to the periodicity and migrations of locusts, Bull. Ent. Res. 1921. Vol. 12. No. 2. P. 135–163.
- Voroncovskiy P. A. To the problem of the homology series of the color variation in grasshoppers, Izvestiya Orenburgskoy stancii zaschity rasteniy. 1928. Vyp. 1. P. 27–39.
- Yablokov A. V. Population biology. M.: Vysshaya shkola, 1987. 303 p.
- Yerushalmi Y., Pener M. P. Age-dependent response of adults of a homochrome grasshopper, *Oedipoda miniata*, to the dark-colour-inducing neurohormone (DCIN) of locusts, Physiological Entomology. 2002. Vol. 27. No. 2. P. 165–169.



УДК 591.9+598.2/9

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ ЛЕТНЕГО НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ ПРИМОРЬЯ

СИМОНОВ

Сергей Будимирович

Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, lyalina@ngs.ru

Ключевые слова:

Приморье
орнитокомплексы
территориальная
неоднородность
численность
видовой состав
доминанты

Аннотация: Пространственно-типологическая изменчивость населения птиц Северной Евразии достаточно хорошо изучена лишь в Европейско-Западно-Сибирской части. Притихоокеанские территории обследованы значительно хуже, хотя имеется достаточное количество разнообразной информации. Актуальность обобщения этих данных несомненна, так как общие представления о неоднородности орнитокомплексов в настоящее время широко используют при проведении природоохранных мероприятий, оценке ущерба животному миру и в познавательных целях. Последнее значимо при обобщении зоогеографических представлений по обширной части Палеарктической области, на долю которой приходится значительная часть мировой суши. Объект исследования включает орнитокомплексы Приморья, количественную характеристику населения птиц и их распределения. Объем выборки достаточно – 56 вариантов населения местообитаний ранга ландшафтного урочища за 17 лет наблюдений. Методы сбора и анализа данных хорошо отработаны ранее. Используются новые методы прикладной непараметрической статистики. Как показали исследования последних лет, полученные при этом результаты существенно дополняют и нередко опровергают ранее существовавшие представления о границах и причинах неоднородности сообществ. В частности, выявлены экологические особенности связи территориальных изменений орнитокомплексов и основных структурообразующих факторов среды.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Б. Д. Куранов

Рецензент: А. В. Зиновьев

Получена: 13 декабря 2017 года

Подписана к печати: 25 марта 2018 года

Введение

Орнитологическая изученность Приморского края по отношению к большинству регионов бывшего СССР сравнительно высока (15-е место из 89) (Исаков, 1982), хотя в основном здесь выполняли фаунистические исследования и работы по отдельным видам птиц. Количественные характеристики орнитокомплексов и их пространственной неоднородности до настоящего времени явно недостаточны, хотя работы начаты почти полвека назад (Назаренко, 1968).

За последние годы накоплены и опубликованы хотя и разнородные материалы, но по-

зволяющие характеризовать население птиц значительной части растительных формаций и их антропогенных сукцессий на территории Приморья (Назаренко, 1968, 1971, 1984; Кулешова, 1976; Кушнарев, 1982, 1984; Симонов, 1985, 1987; Елсуков, 1987). Целью исследования, результаты которого изложены в предлагаемой вниманию читателей статье, является обобщение накопленных данных по летнему населению птиц Приморья и выявление пространственной структуры изменчивости орнитокомплексов. Актуальность работы состоит в необходимости качественной характеристики птиц для оценки воздействия естественных и антропогенных факто-

ров, определяющих территориальную неоднородность орнитокомплексов Приморья.

Материалы

Учеты птиц охватывают территорию Приморского края неравномерно (рис. 1) и выполнены преимущественно с середины мая до середины июля в период с 1961 по 1971 г. и с 1976 по 1982 г. разными методами. Последнее – наиболее существенная преграда при обобщающих работах, т. к. методиче-

ские особенности учетов и индивидуальные склонности исследователей нередко уменьшают сопоставимость данных. В дальнейшем использованы данные упомянутых во Введении исследователей, наиболее полно отражающие количественные характеристики населения и оригинальные материалы автора, собранные в 1976–1982 гг. в окрестностях Владивостока, в Уссурийском заповеднике и Михайловском районе края.



Рис. 1. Места сбора материалов

Fig. 1. Places of material collection

Методы

Учеты птиц автором данной статьи проведены по методике Ю. С. Равкина (Равкин, 1967). Методы учета по остальным материалам приведены в соответствующих публикациях. Общая протяженность учетных маршрутов С. В. Елсукова (Елсуков, 1975), Л. В. Кулешовой (Кулешова, 1976), Е. Л. Кушнарера (Кушнарев, 1982, 1984) и автора составляет более 587 км; в публикациях А. А. Назаренко (Назаренко, 1984) объем учетных работ не указан.

Для выявления пространственной дифференциации населения птиц использовали модифицированную меру сходства Сёренсена (Василевич, 1969). Эта мера сходства двух наборов А и В может быть определена как

$$K_{o(A,B)} = 2 \sum_{\min} (A, B) / (A + B) \cdot 100 \%,$$

где $\sum_{\min} (A, B)$ – сумма минимальных значений компонента из двух сравниваемых. А и В – сумма компонентов в 1-м и 2-м местообитаниях (рис. 2).

При этом необходимо учитывать, что при анализе разнородного материала использование численности может привести к искажению сходства. Более подходящей в данном случае следует считать долю вида в населении. При анализе населения по доле формула несколько меняется:

$$K_{o(A,B)} = \sum_{\min} (A, B).$$

Расчеты сходства проведены не только по населению, но и по фауне птиц. В дальнейшем структурные особенности населения взяты за основу типологических обобщений при составлении классификации населе-

ния птиц Приморья, при этом использована «Карта растительности бассейна Амура» (1969). Доминантами мы считали виды, составляющие не менее 5 % общей численности птиц. Названия птиц даны по Л. С. Степаняну (Степанян, 1975, 1978).

Результаты

Наиболее обособленно по сходству выступает население птиц поселков, луговых сообществ (табл. 1) и каменноберезняков, которые либо вообще не имеют сходства с другими лесными местообитаниями, либо это сходство чрезвычайно мало ($K_{o(A,B)} \leq 20-30 \%$). Самобытность птичьего населения поселков отмечали неоднократно. Здесь доминируют полевой воробей и сизый голубь (50 и 83 %). Суммарная численность орнитофауны – 715–1761 особь/км². Поселки экологически разнородны даже для наиболее адаптированных к ним птиц: в зависимости от характера застройки, величины приусадебных участков, наличия условий для гнездования преобладают те или иные виды, вбирается в население большее или меньшее количество птиц, характерных для сопредельных природных биотопов. Поэтому даже в пределах этой небольшой группы по структурным особенностям можно выделить орнитоценозы, типичные для населенных пунктов сельской и городской застроек, различающихся участием в населении синантропных видов (полевого воробья, сизого голубя, в меньшей степени рыжепоясничной и деревенской ласточек, серого скворца и обыкновенной сороки).

Таблица 1. Население птиц (особей/км²) луговых местообитаний и поселков среди них
Table 1. Bird population (individuals/km²) in meadow habitats and adjacent settlements

Вид	Местообитание, №*		
	48	49	51
Воробей полевой	0	0	355
Ворона черная	1	2	0
Дубонос малый черноголовый	0	0	3
Дубровник	66	115	0
Жаворонок полевой	43	2	0
Зеленушка китайская	0	0	10
Иволга китайская	0	0	7
Камышевка дроздовидная	0	0	3

Таблица 1. Продолжение

Вид	Местообитание, №*		
	48	49	51
Камышевка пестроголовая	7	18	0
Конек степной	15	3	0
Кукушка обыкновенная	3	1	0
Ласточка деревенская	6	0	90
Ласточка рыжепоясничная	0	0	30
Лунь пегий	1	2	0
Овсянка ошейниковая	58	133	22
Перепел японский	4	0	0
Скворец малый	0	0	3
Скворец серый	5	4	100
Снегирь длиннохвостый	1	2	0
Сорока	1	5	27
Сорокопуд сибирский	0	0	20
Трясогузка белая	0	0	3
Трясогузка желтая	3	0	0
Удод	0	0	33
Фазан	2	1	7
Цапля серая	<0.5	1	0
Чекан черноголовый	1	0	0
Чибис	1	2	0
Всего	218	291	713

Примечание. * – полный список местообитаний представлен в подписи к рис. 2.

В лугах начинают преобладать птицы открытых пространств, а также редколесий и кустарниковых зарослей. В первую очередь это овсянки (ошейниковая и дубровник), на долю которых приходится 57–85 % всего населения. Суммарное обилие всех видов 218–290 особей/км². В зависимости от экологических условий соотношение видов претерпевает значительные изменения. В более увлажненных, вейниково-осоковых лугах в группу доминантов входит пестроголовая камышевка (6 % населения). В суходольных разнотравно-злаковых лугах доля ее вдвое меньше, но одновременно значительно больше полевого жаворонка (0.6 и 20 %) и степного конька (0.9 и 7 % населения).

Участие остальных видов, как правило, незначительно.

Из лесных растительных формаций каменноберезняки с кедровым стлаником в нижнем ярусе наиболее обособлены по населению птиц. Они полностью приурочены к высотам более 1100–1200 м н. у. м. и представляют собой переходный пояс растительности от местообитаний с абсолютным господством древесных пород в верхнем ярусе к безлесным пространствам горных тундр. Тундры на территории Приморского края выражены сравнительно слабо, и на больших высотах каменноберезняки нередко занимают последний высотный пояс растительности. Доминируют пеночки – бурая и

таловка (28 и 8 %), а также синехвостка, пятнистый конек и чиж (22, 14 и 5 %). Суммарное обилие птиц сравнительно высоко – 540 особей/км². Преобладают птицы редколесий и кустарниковых зарослей, многоярусники – дрозды и кронники (44, 22 и 19 %), что хорошо согласуется с ярусной структурой растительности каменноберезняков.

Форпостами обширных лесных массивов на западе и юге Приморья являются биогеоизоляты, «островные» леса – участки лесной растительности, сохранившиеся среди трансформированных сельскохозяйственной деятельностью ландшафтов (табл. 2). По соотношению видов в населении птиц изоляты можно разделить на две группы. К первой относятся местообитания, занимающие значительные площади (десятки или сотни гектаров), приуроченные к нераспаханным вершинам сопок и имеющие, как правило, хорошо сформированный растительный покров с древостоем среднего или более стар-

шего возраста. Вторая группа представлена небольшими колками, подчас с сильно изрезанной границей. Эти особенности фитоценозов обуславливают специфику орнитоценозов. В крупных лесах сравнительно невысока доля птиц редколесий и кустарниковых зарослей – 7–24 % населения (в мелких изолятах – 57–80 %) и значительно участие лесных видов, например, среднерусников-наземников – 18–28 % населения (в мелких «островных» лесах – от 0 до 9 %). Поэтому и доминирующие виды существенно различны. В первой группе это малый черноголовый дубонос, восточная синица, желтогорлая овсянка. Во второй – седоголовая и ошейниковая овсянки, сибирский сорокопут, большая горлица, местами с пестроголовой камышевкой, японским перепелом и дубровником – типичными представителями луговых ценозов. Имеется немалое число общих доминантов.

Таблица 2. Население птиц (особей/км²) «островных» лесов
Table 2. Bird population (individuals/km²) of "island" forests

Вид	Местообитание, №		
	52	53	54
Белоглазка	0	2	6
Воробей полевой	40	0	0
Ворона черная	7	1	0
Горлица большая	11	3	61
Дрозд сизый	0	0	109
Дубонос малый черноголовый	0	0	152
Дятел белоспинный	0	0	4
Зеленушка китайская	7	1	0
Иволга китайская	1	5	0
Камышевка пестроголовая	27	0	0
Камышевка толстоклювая	58	0	0
Короткохвостка	0	0	76
Кукушка обыкновенная	0	1	0
Ласточка рыжепоясничная	7	0	0
Личинкоед	0	0	6

Таблица 2. Продолжение

Вид	Местообитание, №		
	52	53	54
Мухоловка желтоспинная	0	0	95
Мухоловка синяя	0	0	13
Овсянка желтогорлая	0	0	196
Овсянка ошейниковая	49	16	0
Овсянка седоголовая	13	8	0
Перепел японский	27	0	0
Синица восточная	0	4	234
Синица длиннохвостая	0	0	38
Скворец серый	0	1	44
Снегирь длиннохвостый	11	4	0
Соловей синий	0	0	64
Сорока	5	2	0
Сорока голубая	0	0	19
Сорокопуд сибирский	0	20	0
Стриж иглохвостый	0	1	0
Удод	2	1	0
Фазан	7	2	0
Цапля серая	1	0	0
Всего	273	72	1117

Суммарное обилие птиц колеблется в пределах 70–120 особей/км². По данным Е. Л. Кушнарева (1982), в мелких «островных» лесах площадью до 1 га оно составляет 2000–4000 особей/км². Для «островных» полезащитных лесов Литвы и Средней Европы значения выше (1922–6140 и 2000–10000 особей/км²) (Курлавичус, 1986).

По соотношению видов в населении птиц все хвойные и хвойно-широколиственные леса можно разделить на четыре крупных блока: 1 – коренные (условно коренные) леса и 2 – хвойно-широколиственные леса восточного и западного макросклонов Сихотэ-Алиня, испытывающие значительное антропогенное воздействие; 3 и 4 – их аналоги на западном макросклоне хребта (табл. 3 и 4).

Таблица 3. Население птиц (особей/км²) хвойно-широколиственных лесов
Table 3. Bird population (individuals/km²) of coniferous-broadleaf forests

Вид	Местообитания	
	46	47
Белоглазка	0	2
Ворона большеклювая	13	3
Гаички: буроголовая и черноголовая	33	22
Горлица большая	4	4
Дрозд бледный	4	8
Дрозд пестрый	0	2
Дрозд сизый	2	1
Дубонос большой черноголовый	47	24
Дубонос	13	2
Дятел белоспинный	18	7
Дятел малый острокрылый	0	4
Желна	0	5
Короткохвостка	74	54
Кукушка глухая	2	8
Кукушка ширококрылая	0	3
Личинкоед	2	5
Московка	24	13
Мухоловка желтоспинная	0	2
Мухоловка синяя	11	31
Мухоловка таежная	0	4
Мухоловка ширококлювая	33	71
Овсянка желтогорлая	27	2
Таежная овсянка	47	58
Пеночка бледноногая	4	30
Пеночка зеленая	0	2
Пеночка корольковая	50	47
Пеночка светлоголовая	31	40
Пищуха	0	8
Поползень	28	35
Рябчик	0	8
Соловей синий	78	59
Широкорот	0	1
Всего	545	564

Таблица 4. Население птиц (особей/км²) широколиственных лесов
Table 4. Bird population (individuals/km²) of broad-leaved forests

Вид	Местообитания						
	31	43	44	45	50	55	56
Белоглазка	0	22	10	21	0	0	0
Ворона большеклювая	0	6	9	7	0	5	4
Ворона черная	0	0	0	0	2	0	0
Гаички: буроголовая и черноголовая	50	50	36	33	0	117	0
Горлица большая	0	0	4	5	5	4	0
Дрозд бледный	0	0	0	1	0	5	0
Дрозд пестрый	0	0	0	5	0	0	0
Дрозд сизый	10	3	24	16	3	20	0
Дубонос большой черноголовый	0	11	0	26	0	0	0
Дубонос малый черноголовый	10	0	0	0	15	10	0
Дубонос	0	0	6	9	0	13	10
Дятел белоспинный	20	25	8	19	0	0	0
Дятел большой пестрый	0	0	0	1	0	0	0
Дятел малый острокрылый	0	0	0	9	0	0	0
Дятел малый пестрый	0	0	0	6	0	0	0
Дятел седой	0	0	0	0	0	7	0
Желна	0	0	1	0	0	0	0
Зеленушка китайская	0	0	26	6	0	8	0
Зуек малый	0	0	6	0	0	0	0
Иволга китайская	0	0	6	0	5	3	0
Камышевка дроздовидная	0	0	0	0	0	13	0
Камышевка пестроголовая	0	0	10	0	0	20	5
Камышевка толстоклювая	0	0	59	0	5	0	0
Конек пятнистый	0	0	0	0	0	25	74
Короткохвостка	0	0	0	122	0	0	0
Кукушка глухая	10	3	5	10	0	3	0
Кукушка индийская	0	0	1	0	0	6	6
Кукушка обыкновенная	0	0	1	1	1	3	4
Кукушка ширококрылая	0	0	0	2	0	0	0
Личинкоед	10	17	7	14	0	25	20
Московка	0	0	0	4	0	0	0
Мухоловка желтоспинная	70	47	136	63	0	57	20
Мухоловка синяя	10	39	5	55	0	0	0
Мухоловка ширококлювая	10	141	45	150	0	31	0
Неясыть длиннохвостая	0	0	8	0	0	0	0
Овсянка желтогорлая	30	83	0	82	40	70	0
Овсянка ошейниковая	0	0	58	0	0	0	0

Таблица 4. Продолжение

Вид	Местообитания						
	31	43	44	45	50	55	56
Овсянка седоголовая	110	0	195	42	15	325	122
Овсянка таежная	0	0	3	45	0	0	0
Пеночка бледноногая	20	0	19	22	0	0	0
Пеночка зеленая	0	0	0	2	0	0	0
Пеночка корольковая	0	0	0	15	0	0	0
Пеночка светлоголовая	30	22	8	102	0	144	60
Пищуха	0	0	0	6	0	0	0
Погоныш большой	0	0	1	0	0	0	0
Поползень	20	56	22	44	0	75	9
Синица восточная	150	125	32	31	10	17	27
Синица длиннохвостая	0	33	6	3	0	50	0
Скворец серый	0	8	2	2	19	83	0
Снегирь длиннохвостый	0	0	22	3	0	33	0
Сойка	0	8	0	1	0	0	0
Соловей синий	100	28	28	34	0	9	0
Сорока	0	0	0	0	1	0	0
Сорока голубая	30	0	9	0	0	4	0
Сорокопут сибирский	10	0	6	0	8	0	3
Трясогузка белая	0	0	6	0	0	17	0
Трясогузка горная	0	0	0	2	0	13	0
Трясогузка древесная	0	0	0	0	0	0	11
Удод	0	0	0	0	12	0	0
Чекан черноголовый	0	0	25	0	0	0	0
Широкорот	0	0	3	6	0	0	0
Всего	700	727	858	1027	141	1208	375

Различия в соотношении видов птиц в населении восточного и западного макросклонов обусловлены, в первую очередь, географическим положением местообитаний и степенью освоенности прилегающих территорий. Так, хребет Синий окружен с одной стороны Приханкайской равниной, а с другой – широкой, хорошо освоенной долиной реки Арсеньевка. В нижнем поясе растительности обычно преобладают широколиственные и мелколиственно-широколиственные, нередко вторичные леса. В населении птиц это влечет за собой уменьшение доли таежных видов и увеличение неморальных. Так, доля корольковой пеночки и москочки составляет в оптимальных биотопах по 4 % (в лесах восточного макросклона – 12 и 25 %

соответственно). С другой стороны, даже в коренных лесах западного макросклона участие светлоголовой пеночки составляет 18–20 % против 1–4 % на восточном макросклоне. Для хвойно-широколиственных лесов хребта Синий характерна и желтоспинная мухоловка (до 6 % населения), тогда как на восточном макросклоне в аналогичных типах местообитаний она отсутствует.

В группу мелколиственно-широколиственных лесов западного макросклона входят местообитания, характерные для хребта Синий, которые отнесены к одной группе с дубняками и долинными полидоминантными лесами юго-западной периферии Сихотэ-Алиня. Аналогичная картина свойственна и вторичным мелколи-

ственным лесам Восточного Сихотэ-Алиня. Основное фитоценотическое отличие этих биотопов – резко ослабленные позиции широколиственных пород, в частности дуба, и нередко присутствие в древостое кедра как представителя той растительной формации, на месте которой формировались восточные леса. Этими же особенностями обусловлены различия населения птиц западного и восточного макросклонов. Принципиально не различаясь по ярусной структуре населения, они, как и хвойно-широколиственные леса, отличаются участием в населении птиц элементов неморального и бореального фаунистических комплексов. Например, участие желтоспинной мухоловки и большого черноголового дубоноса (неморальный фаунистический комплекс) в лесах Западного Сихотэ-Алиня составляет до 17 и 2 % соответственно. На восточном макросклоне первый вид в учетах встречен единично, а второй – отсутствует. С другой стороны, рябчик (бореальный фаунистический комплекс), отсутствующий в лесах хребта Синий, характерен для Восточного Сихотэ-Алиня (до 5 %). Суммарное обилие птиц мелколиственных и мелколиственно-широколиственных лесов разных районов Приморья примерно одного уровня.

В коренных слабо нарушенных хвойных и хвойно-широколиственных лесах прослежено непрерывное изменение структуры населения птиц в соответствии с высотнопоясными отличиями растительности. Такая смена еще раз подтверждает представление об известной автономии отдельных компонентов орнитоценозов (Кулешова, 1976) и о постепенности изменений населения при континуальном переходе одной растительной формации в другую. Это четко проявляется, если учеты проведены в значительном числе промежуточных типов местообитаний, тогда как при рассмотрении крайних сообществ преобладает дискретность, которая, по-видимому, прежде всего должна проявляться в смене доминирующих видов птиц. Исходя из этого все варианты населения проанализированы по сходству фаунистического состава доминантов. Для хвойных лесов это позволило в значительной степени снять «шумы», вызванные антропогенной деятельностью, и обособить несколько групп местообитаний, в первую очередь – пихтово-еловые леса. Из доминантов в них наиболее характерны желтоголовый королек, зеленая пеночка, таежная мухоловка и поползень. Поползень преобладает почти во всех

хвойно-широколиственных лесах Приморья. В зеленомошных ельниках к ним добавляются крапивник и синехвостка. Последняя наиболее многочисленна в каменноберезняках. В травяных ельниках обычными становятся корольковая пеночка и москворезка.

В самостоятельную группу выделены и кедрово-еловые леса, к которым, видимо, следует отнести и северные кедровники. Основное отличие их от типичных кедровников – это доминирование, среди прочих характерных для кедровых видов, таежной мухоловки, местами с желтоголовым корольком, которые наиболее типичны для ельников.

Также обособляется в самостоятельную группу население типичных кедровников и чернопихтово-широколиственных лесов. Последние характеризуются значительным участием среди доминантов неморальных фаунистических элементов, например, светлоголовой пеночки, большого черноголового дубоноса и др.

Анализ сходства населения птиц исследованных местообитаний позволил объединить их в некоторые структурно-однородные блоки и провести типизацию орнитоценозов для построения зоогеографической карты населения птиц Приморья (рис. 2, табл. 5, 6). Картографическая основа ограничила возможность детально охарактеризовать пространственную структуру населения, хотя связь населения птиц с высотной поясностью растительности прослежена достаточно четко. Отсутствие материалов для зоны сельскохозяйственного освоения и некоторых типов местообитаний в ряде районов края не позволило также в полном объеме отразить основные черты пространственной дифференциации сообществ птиц.

Заключение

В результате исследований построенная иерархическая классификация орнитокомплексов включает 10 типов населения, 21 подтип и 6 классов. Различия типов населения связаны с застроенностью, облесенностью и составом лесобразующих пород, подтипов: в лесах – с особенностями наземного яруса растительности, экспозицией склонов, коренным или вторичным характером лесов, площадью и окружением их; в лугах – с увлажнением, а в селитебных местообитаниях – с характером застройки (городской и сельской). Отличия классов населения коррелируют в лесах с рельефом, возрастом насаждений и их местоположением.

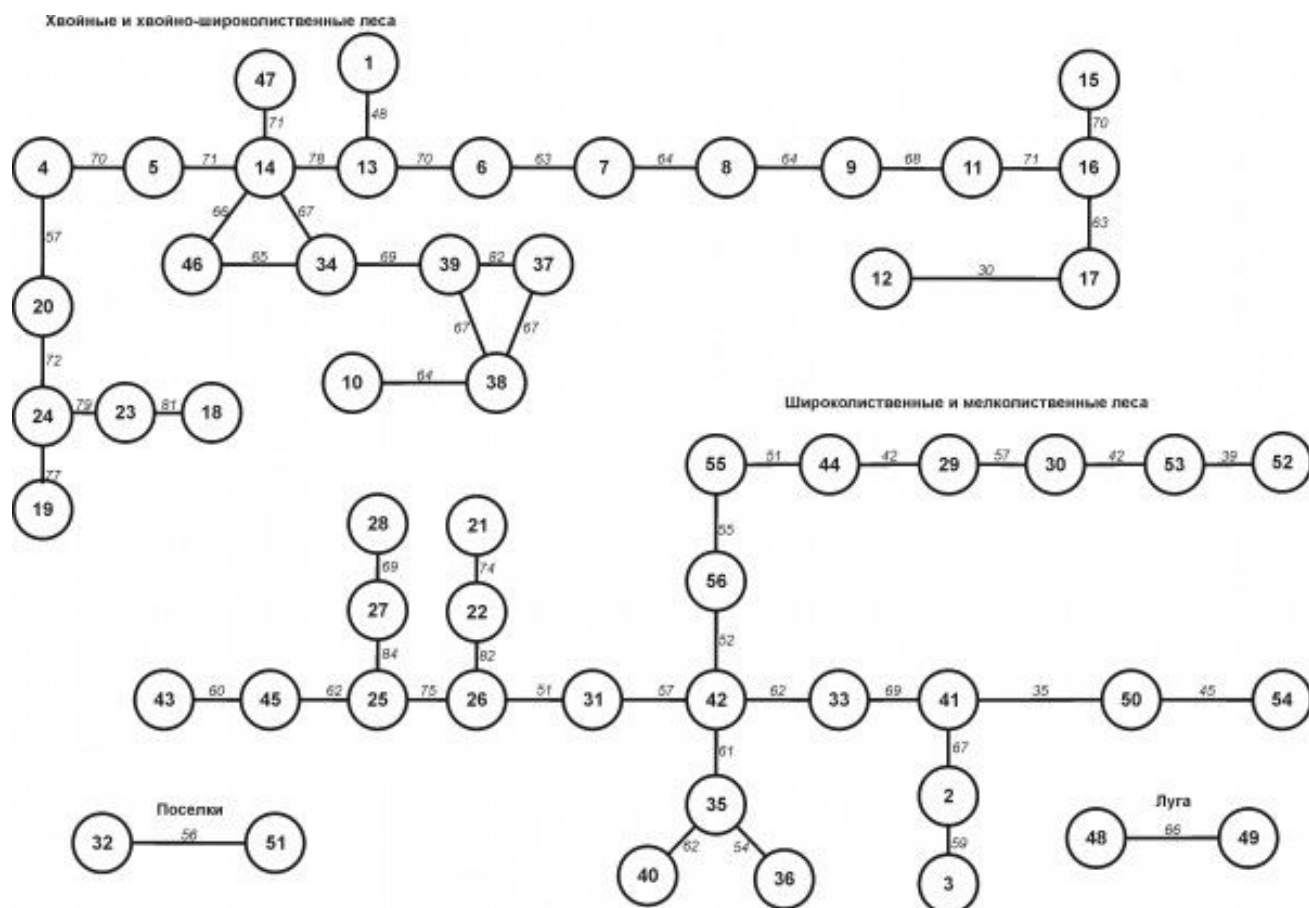


Рис. 2. Пространственная дифференциация населения птиц по сходству фаунистического состава: 1–56 – местообитания (см. табл. 5). Цифры между обозначениями населения птиц обследованных местообитаний – коэффициенты сходства Сёренсена

Fig. 2. Spatial differentiation of the bird population according to the similarity of faunal composition: 1 - 56 - habitats (see tabl. 5). The numbers between the symbols of the bird population in surveyed habitats – factors of Sorensen similarity

Таблица 5. Местообитания птиц
Table 5. Bird habitats

1	Приморские дубняки	[Coastal oak forests]
2	Мелколиственные осиново-березовые леса	[Small-leaved aspen-birch forests]
3	Мелколиственные осиново-березовые долинные леса	[Small-leaved aspen-birch valley forests]
4	Широколиственные долинные леса	[Broad-leaved valley forests]
5	Кедрово-широколиственные леса на низких надпойменных террасах	[Cedar-broadleaved forests on low terraces above the floodplain]
6	Кедрово-широколиственные леса на высоких надпойменных террасах	[Cedar-broadleaved forests on high terraces above the floodplain]
7	Кедрово-широколиственные леса на склонах гор южных экспозиций	[Cedar-broadleaved forests on the slopes of the southern exposure mountains]
8	Кедрово-широколиственные леса на склонах гор северных экспозиций	[Cedar-broadleaved forests on the slopes of the northern exposure mountains]

Таблица 5. Продолжение

9	Кедрово-еловые леса	[Cedar - spruce forests]
10	Кедрово-еловые леса с примесью широколиственных пород в верховьях рек	[Cedar - spruce forests with an admixture of broad-leaved species in headwaters of the river]
11	Пихтово-еловые леса	[Fir-spruce forests]
12	Каменноберезняки	[Erman's birch forests]
13	Чернопихтово-широколиственные леса	[Blackfir-broadleaved forests]
14	Хвойно-широколиственные леса	[Coniferous- broadleaved forests]
15	Кедрово-еловые леса в верховьях реки Уссури	[Cedar - spruce forests in headwaters of the Ussuri River]
16	Кедрово-еловые леса в верховьях реки Большой Уссурки	[Cedar - spruce forests in headwaters of the Big Ussurka River]
17	Пихтово-еловые зеленомошные леса горы Облачной	[Fir-spruce green-mossy forests of the Mountain Cloud]
18	Елово-кедрово-широколиственные коренные леса	[Spruce-cedar-broadleaved native forests]
19	Елово-кедрово-широколиственные леса, пройденные рубками	[Spruce-cedar-broadleaved forests covered by logging]
20	Кедрово-елово-широколиственные долинные леса, пройденные рубками	[Spruce-cedar-broadleaved valley forests covered by logging]
21	Мелколиственные леса на гари (50–60 лет)	[Small-leaved forests in place of burnt (50-60 years)]
22	Мелколиственно-липово-дубовые долинные леса, пройденные рубками	[Small-leaved-lime-oak-forest covered by logging]
23	Кедрово-широколиственные коренные леса	[Cedar-broadleaved native forests]
24	Кедрово-широколиственные леса, пройденные рубками	[Cedar-broadleaved forests covered by logging]
25	Мелколиственно-липово-дубовые долинные леса, пройденные рубками	[Small-leaved-lime-oak-forest valley covered by logging]
26	Березово-осиновые леса с примесью липы (50–60 лет)	[Birch-aspen forests with an admixture of lime (50-60 years)]
27	Липово-ясенево-дубовые леса	[Lime-ash-oak forests]
28	Мелколиственно-широколиственные полуостровные леса	[Small-leaved-broad-leaved peninsular forests]
29	Мелколиственно-широколиственные леса с выпасом скота	[Small-leaved-broad-leaved forests with grazing]
30	Мелколиственно-широколиственные леса без выпаса скота	[Small-leaved-broad-leaved forests without grazing]
31	Ясенево-дубовые леса	[Ash-oak forests]
32	Поселок Хрустальный	[The Khrustalny village]

Таблица 5. Продолжение

33	Мелколиственные леса	[Small-leaved forests]
34	Кедрово-широколиственные леса	[Cedar-broadleaved forests]
35	Кедрово-широколиственные редины	[Cedar-broadleaved sparse forests]
36	Гари	[Burnt forests]
37	Пихтово-еловые леса	[Fir-spruce forests]
38	Пихтово-еловые долинные леса	[Fir-spruce valley forests]
39	Пихтово-кедровые леса	[Fir- cedar forests]
40	Ольхово-березовые долинные леса	[Alder-birch valley forests]
41	Дубняки, мелколиственные леса	[Oak forests, small-leaved forests]
42	Широколиственные полидоминантные леса	[Broadleaved polydominant forests]
43	Дубняки	[Oak forests]
44	Перелески	[Coppices]
45	Широколиственные полидоминантные долинные леса	[Broadleaved polydominant valley forests]
46	Чернопихтово-широколиственные леса	[Blackfir-broadleaved forests]
47	Хвойно-широколиственные леса	[Coniferous- broadleaved forests]
48	Разнотравно-злаковые луга	[Motley-grass meadow]
49	Вейниково-осоковые луга	[Vein-sedge meadows]
50	Дубняки	[Oak forests]
51	Поселок Перелётный	[The Pereletny village]
52	Дубовые островные леса, занимающие площадь менее 10 га	[Oak outlier forests occupying an area of less than 10 hectares]
53	Дубовые островные леса	[Oak outlier forests]
54	Дубово-липово-мелколиственные островные леса	[Oak-lime-small-leaved outlier forest]
55	Мелколиственно-широколиственные долинные леса	[Small-leaved-broad-leaved valley forests]
56	Приморские дубняки	[Coastal oak forests]

Таблица 6. Классификация летнего населения птиц Приморья
Table 6. Classification of the summer bird population in Primorye

Местообитания	Доминирующие виды
1	2
КАМЕННОБЕРЕЗНЯКИ:	Пеночки – бурая и таловка, синехвостка, пятнистый конек, чиж
ВЫСОКОГОРНЫЕ ЕЛЬНИКИ:	Желтоголовый королек, зеленая пеночка, таежная мухоловка, поползень
1) зеленомошные	Синехвостка, крапивник
2) травяные:	
а – на склонах	Корольковая пеночка, московка
б – в долинах	Бледноногая пеночка, соловьи – свистун и синий
ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА (кроме западного макросклона):	Поползень, корольковая пеночка, синий соловей, ширококлювая мухоловка
1) южные кедровники и чернопихтарники	Гаички – черноголовая и буроголовая, короткохвостка, светлоголовая пеночка: местами с таежной овсянкой и большим черноголовым дубоносом
2) типичные кедровники	Московка, местами с таежной овсянкой и короткохвосткой
3) северные кедровники и кедрово-еловые леса	Таежная мухоловка, местами с желтоголовым королем
ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА западного макросклона:	Таежная и желтогорлая овсянки, светлоголовая пеночка, синий соловей, желтоспинная мухоловка
1) коренные, слабо нарушенные	Поползень, ширококлювая мухоловка
2) вторичные мелколиственные и мелколиственно-широколиственные леса	Белоспинный дятел, личинкеед; местами с восточной синицей
ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА ПРИДОЛИННОГО КОМПЛЕКСА:	Синий соловей, бледноногая пеночка, таежная овсянка, ширококлювая мухоловка, поползень
1) коренные, слабо нарушенные	Корольковая пеночка, короткохвостка; местами с московкой
2) вторичные мелколиственные и мелколиственно-широколиственные леса	Светлоголовая пеночка; местами с синей мухоловкой
Производные КЕДРОВО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ:	Желтогорлая овсянка, светлоголовая пеночка
1) редины	Поползень, московка, таежная овсянка, седоголовая овсянка, толстоклювая пеночка
2) слабо возобновившиеся гари	Толстоклювая пеночка, красноухая овсянка, пятнистый конек

Таблица 6. Продолжение

Местообитания	Доминирующие виды
1	2
3) мелколиственные леса	Синий соловей, синяя мухоловка; местами с бледным дроздом и гаичками – черноголовой и буроголовой
Полидоминантные ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА:	Светлоголовая пеночка, поползень
1) коренные ненарушенные	Синий соловей, бледноногая пеночка, таежная овсянка, ширококлювая мухоловка; местами с чижом
2) нарушенные и вторичные мелколиственные леса	Желтогорлая и седоголовая овсянки; местами с пятнистым коньком и гаичками – черноголовой и буроголовой
МЕЛКОЛИСТВЕННО- ШИРОКОЛИСТВЕННО-ДУБОВЫЕ ЛЕСА:	Седоголовая овсянка, восточная синица
1) сплошные массивы	
а – прибрежной полосы восточного макросклона	Светлоголовая пеночка, гаички – черноголовая и буроголовая; местами с личинкоедом, пятнистым коньком
б – южного Приморья	Синий соловей, гаички – черноголовая и буроголовая, желтоспинная мухоловка
2) изолированные лесные массивы среди нелесной растительности	
а – молодые	Ошейниковая овсянка, длиннохвостый снегирь; местами с толстоклювой камышевкой, соловьем-красношейкой
б – спелые	Малый черноголовый дубонос, китайская иволга, желтоспинная мухоловка, сизый дрозд, большая горлица, желтогорлая овсянка
ЛУГА:	Ошейниковая овсянка, дубровник
1) разнотравно-злаковые (суходольные)	Полевой жаворонок, степной конек
2) вейниково-осоковые (увлажненные)	Пестроголовая камышевка
НАСЕЛЕННЫЕ ПУНКТЫ	Полевой воробей
1) городской застройки	Сизый голубь, местами с сорокой
2) сельской застройки	Серый скворец, деревенская и рыжепоясничная ласточки, сибирская горихвостка

Библиография

- Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике . Л.: Наука, 1969. 232 с.
- Елсуков С. В. Летнее население птиц в кедровниках Сихотэ-Алинского заповедника // Сихотэ-Алинский биосферный район: фоновое состояние природных компонентов. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 109–115.
- Исаков Ю. А. Состояние изученности авифауны СССР // Птицы СССР. История изучения. Гагары, поганки, трубноносые. М.: Наука, 1982. С. 208–227.
- Карта растительности бассейна Амура . Масштаб 1:2500000 / Под ред. В. Б. Сочава. М.: ГУГК, 1969.
- Кулешова Л. В. Закономерности обособления типов населения птиц в лесах Среднего Сихотэ-Алиня // Орнитология. М.: МГУ, 1976. Вып. 12. С. 26–54.
- Курлавиčius П. Биотопическое распределение птиц в агронасаждениях . Вильнюс: Моксклас, 1986. 106 с.
- Кушнарeв Е. Л. Влияние хозяйственной деятельности на распределение и численность птиц в очагах клещевого энцефалита Западного Сихотэ-Алиня // Влияние хозяйственной деятельности на структуру природных очагов клещевого энцефалита в Приморском крае. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 80–89.
- Кушнарeв Е. Л. Антропогенные сукцессии орнитосообществ и территориальные связи местообитаний Западного Сихотэ-Алиня // Фаунистика и биология птиц юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 71–78.
- Назаренко А. А. Птицы чернопихтово-широколиственных лесов и южных кедровников // Биогеоценологические исследования в лесах Приморья. Л.: Наука, 1968. С. 134–149.
- Назаренко А. А. Птицы вторичных широколиственных лесов южного Приморья и некоторые аспекты формирования природных сообществ // Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1971. С. 79–97.
- Назаренко А. А. Птичье население смешанных и темнохвойных лесов Южного Приморья, 1962–1971 гг. // Фаунистика и биология птиц юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 60–70.
- Равкин Ю. С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск: Наука, 1967. С. 66–75.
- Симонов С. Б. Закономерности пространственной дифференциации населения птиц Среднего Сихотэ-Алиня : Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 1985. 22 с.
- Симонов С. Б. Пространственное распределение населения птиц антропогенных районов Сихотэ-Алинского биосферного района // Сихотэ-Алинский биосферный район: фоновое состояние природных компонентов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. С. 116–127.
- Степанян Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Неворобьиные . М.: Наука, 1975. 372 с.
- Степанян Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Воробьиные . М.: Наука, 1978. 392 с.

SPATIAL HETEROGENEITY OF SUMMER BIRD COMMUNITIES OF PRIMORYE

SIMONOV
Sergey Budimirovich

Pacific Geographical Institute Far-Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, lyalina@ngs.ru

Key words:

Primorye
ornithocomplexes
territorial heterogeneity
abundance
species composition
dominants

Summary: Spatial-typological variability of bird population in Near-Pacific territories has been studied much worse than that in the European and Western Siberian parts. However, there is a sufficient number of diverse information. The relevance of generalization of these materials is undeniable, as the general idea of the ornithocomplexes' heterogeneity is now widely used when conducting environmental actions, assessing of the damage to wildlife and for cognitive purposes. The latter is significant in the zoogeographical representation of the vast part of the Palaearctic region comprising a significant part of terrestrial part of the world. We investigated the ornithocomplexes of Primorye, quantitative characteristic of bird populations and their distribution. The sample size was sufficient – 56 variants of populations in habitats of the landscape tract rank for 17 years of observations. Methods of data collection and analysis have been well developed previously. The new approaches of nonparametric statistics were used. As recent studies have shown, the results obtained in this case significantly complement and often refute the previously existing ideas about the boundaries and causes of heterogeneity of communities. In particular, the ecological features of connection between territorial changes in the ornithocomplexes and the main structure-forming environmental factors have been revealed.

Reviewer: B. D. Kuranov

Reviewer: A. V. Zinov'ev

Received on: 01 February 2018

Published on: 25 March 2018

References

- Elsukov S. V. Summer bird communities in cedar forests of the Sikhote-Alin National Reserve, Sikhote-Alinskiy biosfernyy rayon: fonovoe sostoyanie prirodnih komponentov. Vladivostok: DVO AN SSSR, 1987. P. 109–115.
- Isakov Yu. A. The state of knowledge of the avifauna in the USSR, Pticy SSSR. Istoriya izucheniya. Gagary, poganki, trubkonosye. M.: Nauka, 1982. P. 208–227.
- Kuleshova L. V. Isolation regularities of bird community types in the forests of the Middle Sikhote-Alin, Ornitologiya. M.: MGU, 1976. Vyp. 12. P. 26–54.
- Kurlavichyus P. Biotopic distribution of birds in agrarian landscapes. Vil'nyus: Moksklas, 1986. 106 p.
- Kushnarev E. L. Anthropogenic successions of ornithological communities and habitat territorial links in the Western Sikhote-Alin, Faunistika i biologiya ptic yuga Dal'nego Vostoka. Vladivostok: DVNC AN SSSR, 1984. P. 71–78.
- Kushnarev E. L. The influence of economic activity on the distribution and number of birds in the tick-borne encephalitis focuses in the Western Sikhote-Alin, Vliyanie hozyaystvennoy deyatel'nosti na strukturu prirodnih ochagov kleschevogo encefalita v Primorskom krae. Vladivostok: DVNC AN SSSR, 1982. P. 80–89.
- Nazarenko A. A. Bird communities of mixed and dark coniferous forests in Southern Primorye, 1962–1971, Faunistika i biologiya ptic yuga Dal'nego Vostoka. Vladivostok: DVNC AN SSSR, 1984. P. 60–70.
- Nazarenko A. A. Birds of black-fir-broad-leaves and southern cedar forests, Biogeocenoticheskie issledovaniya v lesah Primor'ya. L.: Nauka, 1968. P. 134–149.
- Nazarenko A. A. Birds of secondary broad-leaved forests in southern Primorye and some aspects of the natural community formation, Ornitologicheskie issledovaniya na yuge Dal'nego Vostoka. Vladivostok: DVNC AN SSSR, 1971. P. 79–97.

- Ravkin Yu. S. To the method of recording birds of forest landscapes, Priroda ochagov kleschevogo encefalita na Altae. Novosibirsk: Nauka, 1967. P. 66–75.
- Simonov S. B. Spatial differentiation regularities of the bird communities in the Middle Sikhote-Alin: Avtoref. dip. ... kand. geogr. nauk. M., 1985. 22 p.
- Simonov S. B. Spatial distribution of the bird community in anthropogenic areas of the Sikhote-Alinsky biosphere region, Sihote-Alinskiy biosfernyy rayon: fonovoe sostoyanie prirodnih komponentov. Vladivostok: DVNC AN SSSR, 1987. P. 116–127.
- Stepanyan L. S. SR. Composition and distribution of birds of the USSR fauna. Non-Passeridae. M.: Nauka, 1975. 372 p.
- Stepanyan L. S. SR. Composition and distribution of birds of the USSR fauna. Passeridae. M.: Nauka, 1978. 392 p.
- Vasilevich V. I. Statistical methods in geobotany. L.: Nauka, 1969. 232 p.
- Vegetation map of the Amur basin. Masshtab 1:2500000, Pod red. V. B. Sochava. M.: GUGK, 1969.



УДК 636.084:636.92+ 577.11

ТРОФИЧЕСКАЯ ЗАВИСИМОСТЬ ПЕРЕКИСНОГО ОКИСЛЕНИЯ ЛИПИДОВ И АНТИОКСИДАНТНЫХ ОКСИДОРЕДУКТАЗ ПЛАЗМЫ КРОВИ КРОЛИКА ЕВРОПЕЙСКОГО (*ORYCTOLAGUS CUNICULUS*) ОТ ПОТРЕБЛЯЕМЫХ ИМ СОРНЫХ РАСТЕНИЙ

ТАРАСОВ
Сергей Сергеевич

ФГБОУ ВО Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия, ФГАОУ ВО Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, tarasov_ss@mail.ru

КОРЯГИН
Александр Сергеевич

ФГАОУ ВО Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, ask@bio.unn.ru

ГАВРИЛОВА
Анна Александровна

ФГБОУ ВО Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия, anna-gavrilova-65@mail.ru

Ключевые слова:
Перекисное окисление липидов
супероксиддисмутаза
каталаза
сорные растения
трофические связи
альтернативное кормопроизводство
луговое хозяйство

Аннотация: Изучение трофической связи животных и сорных растений актуально для понимания процессов, происходящих в популяциях при различных сукцессиях. Результаты исследования могут быть использованы при разработке новых, экологически чистых кормовых рационов продуктивных животных. Цель – исследовать трофическую зависимость перекисного окисления липидов (ПОЛ), активность супероксиддисмутазы (СОД) и каталазы в плазме крови кролика от потребления им некоторых сорных растений. 50 % грубого корма опытных животных заменяли на вьюнок полевой, тростник обыкновенный или бодяк полевой, в остальном рационы животных совпадали. Для анализа использовали плазму крови. Определяли спектрофотометрически уровень ПОЛ, активность СОД и каталазы. Показана зависимость от типа питания ПОЛ и активностью оксидоредуктаз. Так, при использовании в составе сочных кормов и особенно сена вьюнка наблюдается снижение продуктов ПОЛ, активность СОД и каталазы. Выявлена способность вьюнка влиять на баланс антиоксидантной защиты и снижать окислительный стресс.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: В. А. Илюха

Получена: 25 июля 2017 года

Подписана к печати: 25 марта 2018 года

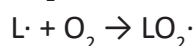
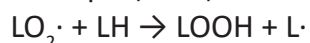
Введение

Экологические факторы существенно влияют на физиологические и биохимические процессы у животных. Изучение трофической зависимости биохимических процессов у домашних животных представляется важным как с прикладной точки зрения для достижения высокопродуктивных показателей, так и для понимания процессов, происходящих у животных в их естественной среде обитания. Исследование влияния сорных растений с широким диапазоном толерантности на различные показатели травоядных животных может давать понимание процессов, происходящих в популяциях при изменении фитоценоза биотопов. Питание является важным фактором, который оказывает воздействие на показатели продуктивности, физиологические и биохимические процессы в организме. Зеленые корма желательно применять для получения максимально продуктивных показателей и поддержания здорового состояния кролика. Их использование в кормлении зверей в летний период не составляет особого труда и затрат. Зимой же, наоборот, кормить кроликов сочными кормами затратно, поэтому для их нормальной жизнедеятельности необходимо давать грубые корма, содержащие в большом количестве клетчатку. В качестве сочных и грубых кормов оптимально использовать разнотравье, особенно злаково-бобовое (Fabaceae-Gramineae). Наиболее распространенным и доступным является луговое разнотравье, содержащее в своем составе злаки, бобовые и ряд других растений (Томмэ, 1963). Однако наличие качественного травостоя не всегда доступно в связи с экстремальными погодными условиями, в частности, жары и засухи. Такие условия приводят к низкой продуктивности лугов и, как следствие, дефициту сена. В связи с этим актуальным является поиск путей восполнения недостающих объемов сочных и грубых кормов без потери их качества и продуктивности кролиководства. В частности, выявлена способность ряда сорных растений давать максимальную биомассу кормов в экстремальных условиях по сравнению с классическими злако-бобовыми травами, а также влияние данных растений на показатели продуктивности и окислительную модификацию белков в плазме крови (Тарасов, 2017). Другими важными параметрами, характеризующими качество кормов, их безопасность и влияние на процессы биологического окисления, являются процессы ПОЛ и активность антиок-

сидантных оксидоредуктаз, в частности СОД и каталазы, в тканях животных.

В биологических мембранах окислению подвергаются преимущественно полиненасыщенные жирные кислоты, входящие в состав фосфолипидов (Dix, 2005). Перекисное окисление липидов представляет собой процесс, связанный с активацией кислорода, особенность которого заключается в том, что молекула O_2 присоединяется к свободному радикалу: $O_2 + L \cdot \rightarrow LO_2 \cdot$ (Halliwell, Gutteridge, 1984; Meral et al., 2000).

В результате получается новый пероксильный радикал органического соединения. В дальнейшем происходит взаимодействие этого радикала с новой молекулой органического соединения, в результате чего протекает процесс цепного ПОЛ.



Оксидоредуктазы – важный класс ферментов, осуществляющие перенос e^- с одной молекулы субстрата на другую. Данные ферменты играют принципиальную роль в процессах биологического окисления, метаболизме, дыхании (Биохимия, 2009). Особую группу оксидоредуктаз составляют ферменты, участвующие в процессах антиоксидантной защиты, т. е. дезактивируют активные формы кислорода (АФК), которые могут образовываться в организме в норме, при патологии или под действием экологического фактора (Донцов и др., 2006).

Типичными и наиболее изученными представителями антиоксидантных оксидоредуктаз являются: супероксиддисмутаза (СОД), катализирующая дисмутацию супероксида (O_2^-) в кислород и пероксид водорода; каталаза, осуществляющая реакцию разложения перекиси водорода до воды и молекулярного кислорода (Биссвангер, 2014). Таким образом, данные ферменты осуществляют защиту первого и второго уровней. Изучение активности этих ферментов является важным показателем антиоксидантного статуса в тканях живых организмов, на баланс которого могут влиять различные модифицирующие или стресс-факторы. Качественный и количественный состав питания существенно влияет на уровень метаболизма, в том числе и на баланс про- и антиоксидантной системы (Седов, 2009; Дубинина, 2006).

На основании вышеизложенного целью работы явилось: исследовать трофическую зависимость перекисного окисления липидов, активность супероксиддисмутазы и ка-

талазы в плазме крови кролика от потребляемых им растений: вьюнка, бодяка и тростника, в летний и зимний сезоны.

Материалы

В качестве растений, которые добавляли в состав сочных кормов и сена, использовали: вьюнок, тростник и бодяк. Выбор данных объектов обосновывался тем, что все упомянутые растения являются высокопродуктивными, образующими большое количество биомассы за короткий промежуток времени; бодяк и вьюнок – это типичные сорные растения, широко распространенные в средних широтах, следовательно, легкодоступны для применения в качестве кормов (Шептухов и др., 2009); тростник является типичным гидрофитом, заселяя прибрежные районы, образует густую биомассу даже в сильно жаркую погоду (Губанов и др., 2002).

Исследования проводили на кроликах породы советская шиншилла в возрасте 5 месяцев. Животных выращивали на кролиководческой ферме в стандартных условиях. Сформированные группы выделяли из общего стада кроликов и в течение месяца в летний период вводили в их рацион питания в качестве сочных кормов соответствующий вид растения, что составляло от общего объема сочной биомассы 50 %. Аналогичные действия проводили в зимний период, вводя в рацион 50 % соответствующего растения в составе сена. Другие 50 % рациона в летний и зимний периоды составляло луговое разнотравье. В качестве концентратов использовали зерносмесь ячменя, овса и пшеницы в соотношении 1/1/1. Всего в эксперименте было сформировано 8 групп по 7 животных в каждой, по 3 опытных и по 1 контрольной в летний и зимний период соответственно. Все исследуемые животные в течение месяца постоянно имели в наличии пищу соответствующей кормовой группы, т. е. все корма были представлены в профиците, и животные могли есть столько, на сколько велика их физиологическая потребность. Через месяц у них проводили забор крови из ушной вены и исследовали ее. Биохимический анализ проводили на 3 головах из каждой группы. В крови определяли продукты ПОЛ, активность СОД, каталазы и общий белок.

Методы

Общий белок определяли биуретовым методом (метод Кингслея – Вейксельбаума) (Мельников, 1987).

Определение содержания малонового диальдегида проводили методом, основанным на взаимодействии его с 2-тиобарбитуровой кислотой (ТБК) (Стальная, Гаришвили, 1997). Определение содержания диеновых конъюгатов в плазме крови проводили путем добавления к 0.2 мл плазмы 2 мл смеси изопропанол/гептан (1:1) (Каган и др., 1986).

Активность СОД определяли по методике Е. Е. Дубининой с соавторами (Дубинина и др., 1986). Активность каталазы определяли по методу, основанному на способности данного фермента разлагать перекись водорода с образованием воды и молекулярного кислорода (Patterson et al., 1984).

Все биохимические методики являются спектрофотометрическими, выполнены на спектрофотометре СФ – 2000.

Статистическую обработку полученных результатов производили с помощью программы Microsoft Excel 2010 и Биостатистика версии 4.03 методами параметрической статистики, включающей определение средней арифметической (М) и стандартного отклонения (σ). На рисунках представлены средние значения и стандартные отклонения трех биологических повторностей, с тремя биохимическими повторностями в каждой из них. Достоверность различий оценивали по t критерию Стьюдента, уровень значимости достоверности различий – 95 % (Гланц, 1999).

Результаты

Экспериментальные исследования трофических связей содержания продуктов ПОЛ и активности ферментативных антиоксидантов каталазы и СОД в плазме крови кролика показали их частичное изменение в зависимости от вида растения, как в составе сочных кормов, так и в составе сена.

На рис. 1 представлены результаты измерения активности ПОЛ в плазме крови кролика, происходящего при введении дополнительных растительных компонентов в составе сочных кормов.

С введением в рацион кролика исследуемых растений в составе сочных кормов наблюдается снижение продуктов ПОЛ при применении вьюнка полевого. Зафиксировано снижение концентрации как ДК, так и МДА. Так, применение других исследуемых растений статистически значимых изменений не показало (см. рис. 1).

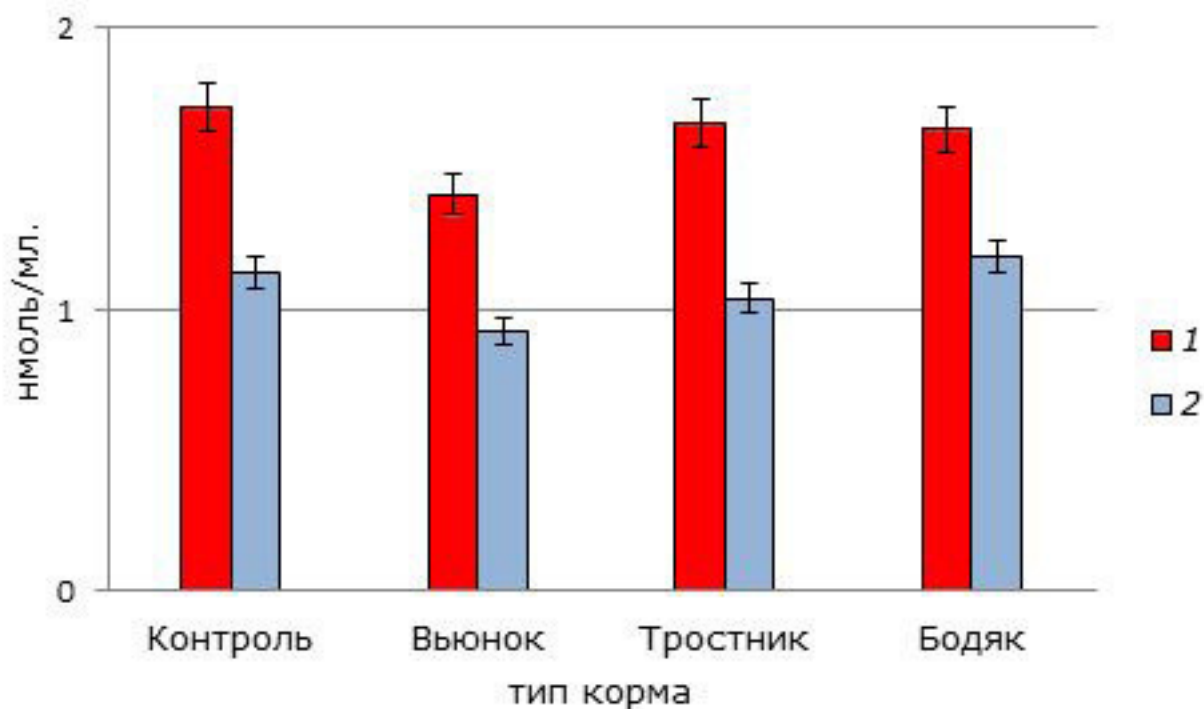


Рис. 1. Влияние дополнительных растительных компонентов в составе сочных кормов на уровень ПОЛ в плазме крови кролика: 1 – диеновые конъюгаты, 2 – малоновый диальдегид

Fig. 1. The impact of additional plant components in the composition of succulent fodder on the level of LPO in rabbit blood plasma: 1 – diene conjugates, 2 – malonic dialdehyde

Используя в качестве грубого корма сено, состоящее из лугового разнотравья с преимуществом бобовых и злаковых растений, в контрольных группах, а при добавлении в равном соотношении вышеупомянутого сена и сена экспериментальных растений у вьюнка в опыте установлено статистически значимое ($P \leq 0.05$) изменение концентрации ДК примерно на 40 % и МДА на 35 % соответственно в сторону уменьшения. Использование тростника и бодяка не показало статистически значимых изменений по содержанию продуктов ПОЛ в плазме крови кролика (рис. 2).

На рис. 3 показано изменение активности исследуемых оксидоредуктаз в зависимости от введения дополнительных растительных компонентов в составе сочных кормов. Установлено снижение активности СОД и каталазы при применении вьюнка полевого.

Исследование динамики активности СОД и каталазы в зависимости от дополнительного компонента в составе сена показало статистически значимое снижение активности СОД примерно на 20 % и каталазы на 30 % относительно контроля ($P \leq 0.05$), влияние тростника и бодяка на активность данных ферментов статистически значимого изменения не показало ($P \geq 0.05$).

Обсуждение

Статистически значимое изменение уровня ПОЛ, активности СОД и каталазы в плазме крови кролика при использовании вьюнка как в составе сочных кормов, так и в составе сена, вероятно, связано с особенностями состава данного растения, которое содержит ряд веществ, обладающих антиоксидантной активностью. Так, побеги содержат аскорбиновую кислоту (витамин С), каротиноиды и ряд флавоноидов (Neeraj, 2010). Данные вещества относятся к группе неферментативных антиоксидантов (Донцов, 2006), соответственно, они принимают участие в утилизации АФК. Тем самым снижают нагрузку на ферментативные антиоксиданты, что проявляется в общем снижении окислительных процессов. Однако известно, что аскорбиновая кислота, каротиноиды и другие антиоксидантные вещества содержатся в большинстве трав, в том числе злако-бобовых, но вьюнок, по-видимому, обладает большей их концентрацией.

Кроме классических низкомолекулярных антиоксидантов вьюнок в значительном количестве содержит ряд алкалоидов и гликозидов, в частности: конвольвин, конволамин, конвольвулин, конвольвидин, конвольвицин (Орехов, 1955). В литературе имеются

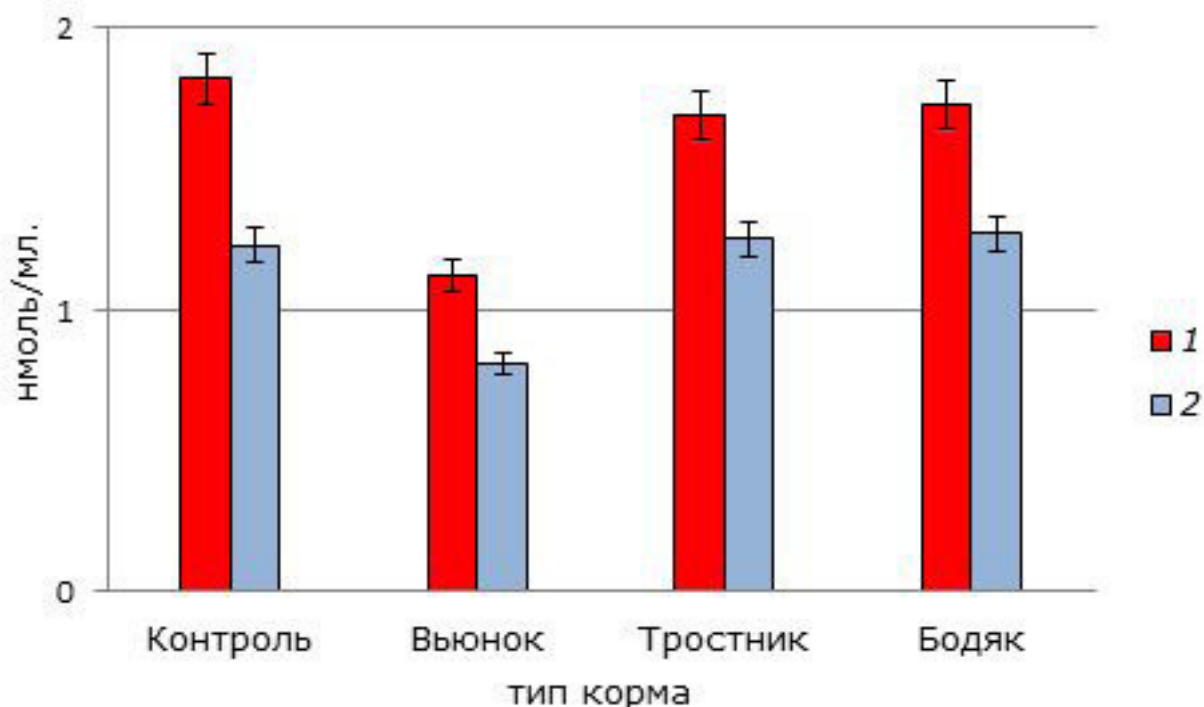


Рис. 2. Влияние дополнительных растительных компонентов в составе сена на уровень ПОЛ в плазме крови кролика (обозначения см. на рис. 1)

Fig. 2. The impact of additional plant components in the composition of hay on the level of lipid peroxidation in rabbit blood plasma (other designations see fig 1)

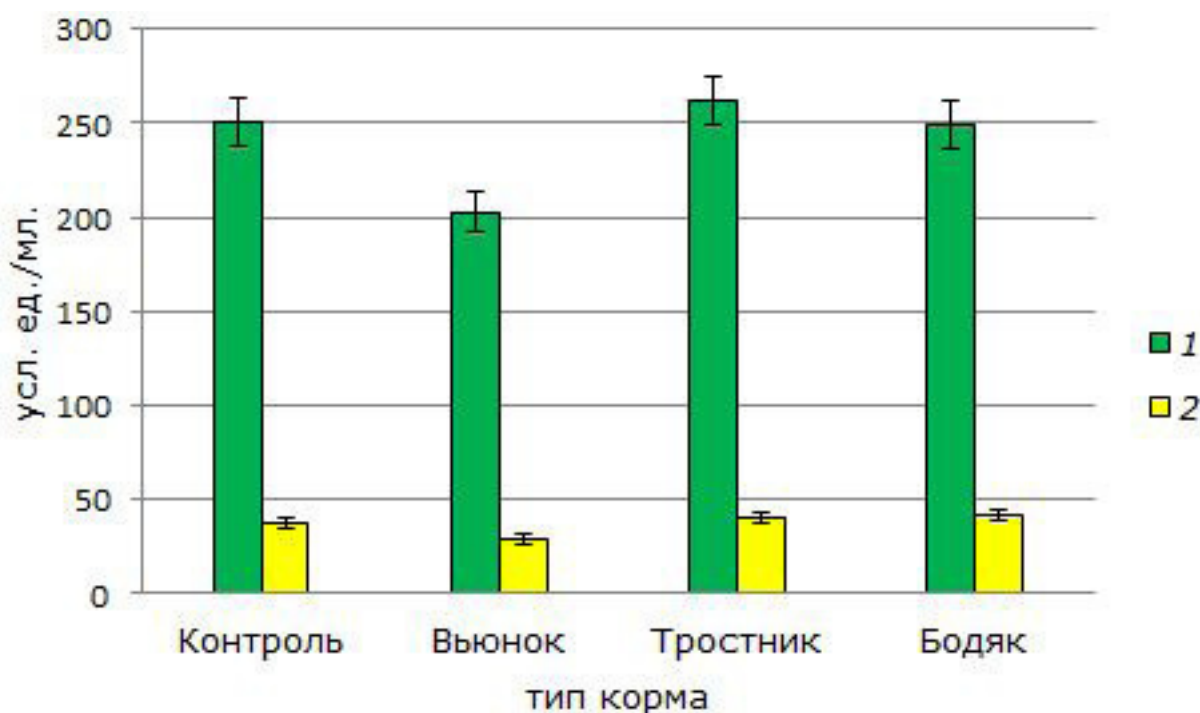


Рис. 3. Влияние дополнительных растительных компонентов в составе сочных кормов на активность антиоксидантных ферментов в плазме крови кролика: 1 – супероксиддисмутаза, 2 – каталаза

Fig. 3. The influence of additional plant components in the succulent fodder on the activity of antioxidant enzymes in rabbit blood plasma: 1 – superoxide dismutase, 2 – catalase

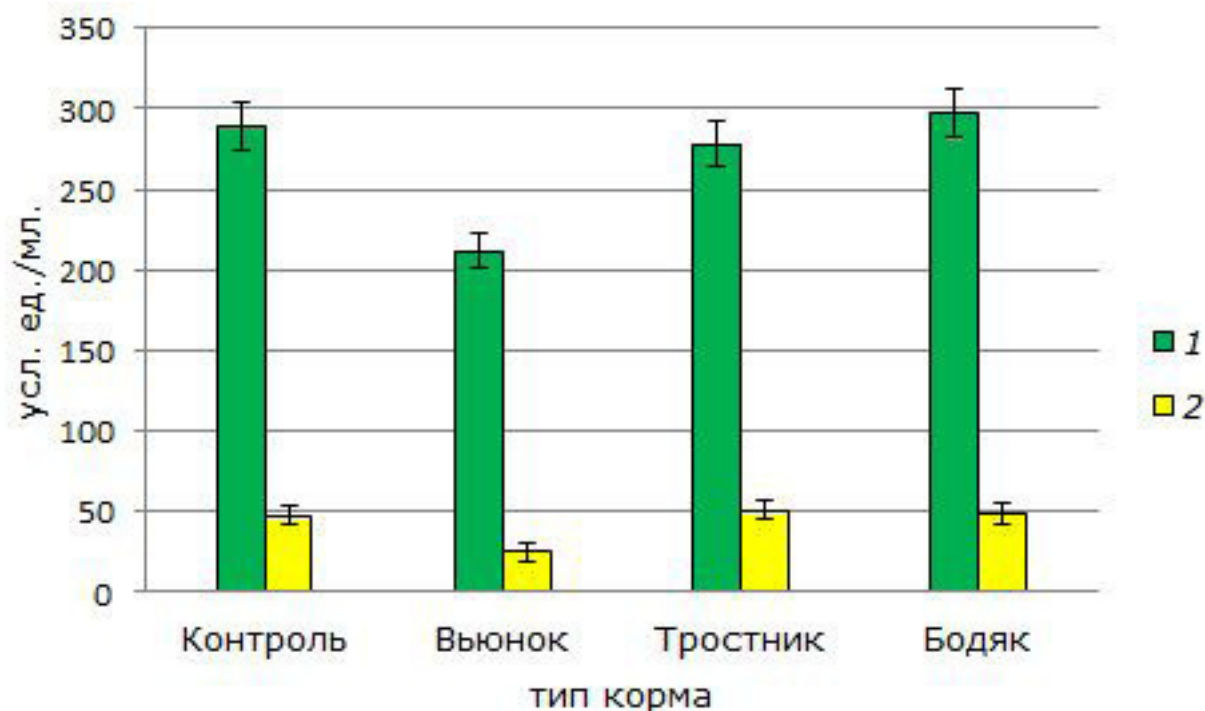


Рис. 4. Влияние дополнительных растительных компонентов в составе сена на активность антиоксидантных ферментов в плазме крови кролика (обозначения см. на рис. 3)

Fig. 4. The impact of additional plant components in the composition of hay on the activity of antioxidant enzymes in rabbit blood plasma (other designations see fig. 3)

данные (Ветрова и др., 2017) о высокой антиоксидантной активности алкалоидов. Исходя из анализа структуры данных веществ (Кретович, 1980) можно предположить, что они тоже могут обладать антиоксидантными свойствами (рис. 5), т. е. реагировать с АФК.

Так, например, конвольвулин, имея в своем составе ОН группу, может обладать аналогичным действием с полифенолами или токоферролами, а конволамин и конвольвин, возможно, присоединяют АФК к своей молекуле за счет метильных групп.

Общий уровень увеличения процессов ПОЛ и, соответственно, активности оксидоредуктаз в зимнее время, вероятнее всего, связан с интенсификацией процессов катаболизма, необходимых для поддержания постоянного температурного гомеостаза, в том числе и окислительного фосфорилирования, который, в свою очередь, может быть источником АФК (Биохимия, 2009). Более резко выраженное действие вьюнка полевого в зимнее время, вероятно, связано с тем, что в составе сочных кормов также содержится ряд антиоксидантных веществ, а вот сено

злаково-бобовых культур, по-видимому, бедно таковыми веществами.

Можно предположить, что снижение уровня окислительных процессов в плазме крови кролика при трофических отношениях с вьюнком распространяется на многих фитофагов и всеядных животных, в особенности близких систематических групп (зайцеобразные, грызуны, парно- и непарнокопытные и пр. млекопитающие), а также птиц, травоядных рептилий. Многие животные, потенциально поедающие вьюнок, имеют большое значение для человека. Так, известно, что вьюнок хорошо едят свиньи, коровы, козы и другие продуктивные млекопитающие. Возможно, поедая его в больших объемах, установленная зависимость может проявляться и у них. Таким образом, это растение можно использовать для разработки рационов, обладающих антиоксидантными свойствами. В природе, вероятно, животные поедают вьюнок и растения с подобными свойствами именно как источник биологически активных веществ, в том числе обладающих антиоксидантными свойствами.

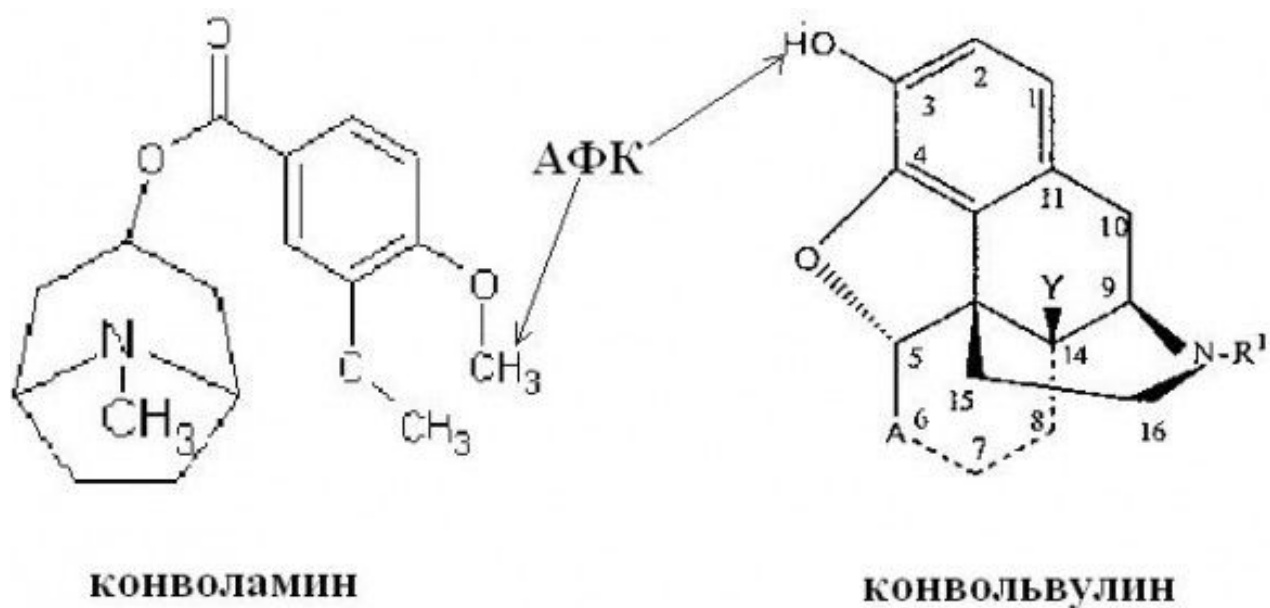


Рис. 5. Некоторые алкалоиды в составе вьюнка полевого и их вероятные участки присоединения АФК
Fig. 5. Some alkaloids in the composition of convolvulus and their probable connections with AFO

Заключение

Растения тростник и бодяк в составе сочного корма и сена существенно не оказали влияние на уровень перекисного окисления липидов, активность супероксиддисмутазы и каталазы в плазме крови кролика.

Зафиксировано уменьшение концентрации продуктов перекисного окисления липидов и снижение активности исследуемых оксидоредуктаз в плазме крови кролика при использовании в составе кормов вьюнка по сравнению с контролем.

Библиография

- Биохимия / Под ред. Е. С. Северина. М., 2009. 768 с.
- Биссвангер Х. Практическая энзимология. М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2014. 331 с.
- Ветрова Е. В., Борисенко Н. И., Хизриева С. С., Бугаева А. Ф. Изучение антиоксидантной активности апорфинового алкалоида глауцина и полученного в субкритической воде фенантренового алкалоида // Химия растительного сырья. 2017. № 1. С. 85–91.
- Гланц С. Медико-биологическая статистика. М.: Практика, 1999. 459 с.
- Губанов, И. А., Киселёва К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (communis Trin.) Тростник обыкновенный, или южный // Иллюстрированный определитель растений Средней России: В 3 т. Т. 1. Папоротники, хвощи, плауны, голосеменные, покрытосеменные (однодольные). М.: Товарищество научных изданий КМК, Институт технологических исследований, 2002. 285 с.
- Донцов В. И., Крутько В. Н., Мрикаев Б. М., Уханов С. В. Активные формы кислорода как система: значение в физиологии, патологии и естественном старении // Труды ИСА РАН. 2006. Т. 19. С. 50–69.
- Дубинина Е. Е. Продукты метаболизма кислорода в функциональной активности клеток. СПб.: Медицинская пресса, 2006. 396 с.
- Дубинина Е. Е., Сальникова Л. А., Ефимова Л. Ф., Эварестов Н. А. Супероксиддисмутазная активность плазмы крови человека: влияние компонентных соединений Cu^{2+} // Украинский биохимический журнал. 1986. Т. 58. № 3. С. 31–36.
- Каган В. Е., Орлова О. Н., Прилипко Л. Л. Проблемы анализа эндогенных продуктов перекисного окисления липидов. М.: ВИНТИ АН СССР, 1986. 136 с.
- Кретович В. Л. Биохимия растений. М.: Высшая школа, 1980. 445 с.
- Мельников В. В. Лабораторные методы исследования в клинике. М.: Медицина, 1987. 367 с.
- Орехов А. П. Химия алкалоидов растений. М.: Изд-во Академии наук СССР, 1955. 868 с.
- Седов Ю. Д. Кролики. Разведение, содержание, уход. Ростов н/Д: Феникс, 2009. 173 с.
- Стальная И. Д., Гаришвили Т. Г. Метод определения малонового диальдегида // Современные методы в биохимии / Под ред. В. Н. Ореховича. М., 1997. С. 66–68.

- Тарасов С. С. Применение некоторых нетипичных видов растений в составе сочных кормов и сена для кроликов // Кролиководство и звероводство. 2017. № 1. С. 76–85.
- Томмэ М. Ф. Кормовые рационы и нормы кормления для сельскохозяйственных животных . М.: Сельхозиздат, 1963. 461 с.
- Шептухов В. Н., Гафуров Р. М., Папаскири Т. В. и др. Атлас основных видов сорных растений России . М.: КолосС, 2009. 192 с.
- Dix T. A., Aikens J. Mechanisms and biological significance of lipid peroxidation initiation // Chem. Res. Toxicol. 2005. Vol. 6. P. 2–18.
- Halliwell B., Gutteridge J. M. C. Lipid peroxidation, oxygen radicals, cell damage, and antioxidant therapy // Lancet. 1984. P. 1396–1398.
- Meral A., Tuncel P., Surmen-Gur E. Lipid peroxidation and antioxidant status in beta-thalassemia // Pediatr. Hematol. Oncol. 2000. Vol. 17. P. 687–693.
- Neeraj K. Sethiya, Mishra Sh. Review on ethnomedicinal uses and phytopharmacology of memory boosting herb *Convolvulus pluricaulis* Choisy // Australian Journal of Medical Herbalism. 2010. Vol. 22 (1). P. 19–25.
- Patterson B. D., Paune L. A., Chen Yi-Zhu, Graham P. An inhibitor of catalase induced by cold in chilling-sensitive plants // Plant Physiology. 1984. № 4. Vol. 76. P. 1014–1018.

THE TROPHIC DEPENDENCE OF LIPID PEROXIDATION AND ANTIOXIDANT OXIDOREDUCTASES IN BLOOD PLASMA OF THE EUROPEAN RABBIT (*ORYCTOLAGUS CUNICULUS*) ON THE WEEDS CONSUMED BY IT

TARASOV
Sergey Sergeevich

Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, National Research Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod, tarasov_ss@mail.ru

KORYAGIN
Alexander Sergeevich

National Research Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod., ask@bio.unn.ru

GAVRILOVA
Anna Alexandrovna

Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, anna-gavrilova-65@mail.ru

Key words:

Lipid peroxidation
superoxide dismutase
catalase
weeds
trophic connections
alternative feed
production
meadow farming

Summary: Studying trophic connections between animals and some weeds is important to understand the processes taking place in some populations during different successions. The results can be used for the development of new, ecologically clean feed for production animals. The aim of the investigation was to study the trophic dependence of the lipid peroxidation (LPO), the activity of superoxide dismutase (SOD) and catalase in rabbits' blood plasma on their consumption of some weeds. 50 % of a rough feed was replaced with the field bindweed (*Convolvulus arvensis*), the common reed (*Phragmites australis*) and the corn thistle (*Cirsium arvense*). As for the rest, the ration was the same. The blood plasma of rabbits was analyzed. The spectrophotometric level of LPO, SOD activity and catalase were determined. The ability of *Convolvulus arvensis* to influence the balance of antioxidant protection and to reduce oxidative stress was revealed.

Reviewer: V. A. Ilyuha

Received on: 25 June 2017

Published on: 25 March 2017

References

- Biochemistry, Pod red. E. P. Severina. M., 2009. 768 p.
Bissvanger H. Practical Enzymology. M.: BINOM. Laboratoriya znaniy, 2014. 331 p.
Dix T. A., Aikens J. Mechanisms and biological significance of lipid peroxidation initiation, Chem. Res. Toxicol. 2005. Vol. 6. R. 2–18.
Doncov V. I. Krut'ko V. N. Mrikaev B. M. Uhanov S. V. Active forms of oxygen as a system: ышптшашсфты in physiology, pathology and natural aging, Trudy ISA RAN. 2006. T. 19. P. 50–69.
Dubinina E. E. Sal'nikova L. A. Efimova L. F. Evarestov N. A. Superoxide dismutase activity of human blood plasma: the effect of Cu²⁺ component compounds), Ukrainskiy biohimicheskiy zhurnal. 1986. T. 58. No. 3. P. 31–36.
Dubinina E. E. Oxygen metabolism products in the functional activity of cells. SPb.: Medicinskaya pressa, 2006. 396 p.
Glanc S. Biomedical Statistics. M.: Praktika, 1999. 459 p.
Halliwell B., Gutteridge J. M. C. Lipid peroxidation, oxygen radicals, cell damage, and antioxidant therapy, Lancet. 1984. R. 1396–1398.
Kagan V. E. Orlova O. N. Prilipko L. L. Problems of analysis of endogenous lipid peroxidation products. M.: VINITI AN SSSR, 1986. 136 p.
Kretovich V. L. Biochemistry of plants. M.: Vysshaya shkola, 1980. 445 p.
Mel'nikov V. V. Laboratory Methods in clinic. M.: Medicina, 1987. 367 p.

- Meral A., Tuncel P., Surmen-Gur E. Lipid peroxidation and antioxidant status in beta-thalassemia, *Pediatr. Hematol. Oncol.* 2000. Vol. 17. P. 687–693.
- Neeraj K. Sethiya, Mishra Sh. Review on ethnomedicinal uses and phytopharmacology of memory boosting herb *Convolvulus pluricaulis* Choisy, *Australian Journal of Medical Herbalism.* 2010. Vol. 22 (1). P. 19–25.
- Novikov V. S. Tihomirov V. N. *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (*P. communis* Trin.) – Common reed, or southern, Illyustrirovannyi opredelitel' rasteniy Sredney Rossii: V 3 t. T. 1. Paprotniki, hvoschi, plauny, golosemennye, pokrytosemennye (odnodol'nye). M.: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, Institut tehnologicheskikh issledovaniy, 2002. 285 p.
- Orehov A. P. Chemistry of plant alkaloids. M.: Izd-vo Akademii nauk SSSR, 1955. 868 p.
- Patterson B. D., Paune L. A., Chen Yi-Zhu, Graham P. An inhibitor of catalase induced by cold in chilling-sensitive plants, *Plant Physiology.* 1984. No. 4. Vol. 76. P. 1014–1018.
- Sedov Yu. D. Rabbits breeding, management, care. Rostov n/D: Feniks, 2009. 173 p.
- Sheptuhov V. N. Gafurov R. M. Papaskiri T. V. Atlas of the main species of weed plants in Russia. M.: KolosS, 2009. 192 p.
- Stal'naya I. D. Garishvili T. G. Modern methods in biochemistry, *Sovremennyye metody v biohimii*, Pod red. V. N. Orekhovicha. M., 1997. C. 66–68.
- Tarasov S. S. The application of some uncommon plants, consisting of succulent fodder and hay for rabbits, *Krolikovodstvo i zverovodstvo.* 2017. No. 1. P. 76–85.
- Tomme M. F. Feed rations and feeding standards for farm animals. M.: Sel'hozizdat, 1963. 461 p.
- Vetrova E. V. Borisenko N. I. Hizrieva S. S. Bugaeva A. F. The study of the antioxidant activity of aporphine alkaloid glaucine and the phenanthrene alkaloid received in subcritical water, *Himiya rastitel'nogo syr'ya.* 2017. No. 1. P. 85–91.



УДК 630*416.1

ТОПОЛЕВЫЕ НАСАЖДЕНИЯ, СКРЫТОЖИВУЩИЕ НАСЕКОМЫЕ- ФИЛЛОФАГИ, ПОВРЕЖДЕНИЕ ЛИСТЬЕВ НАСЕКОМЫМИ

ЧЕРНЯВСКИЙ

Евгений Александрович

Сибирский федеральный университет, evgche92@mail.ru

СКВОРЦОВА

Марина Валерьевна

*Сибирский федеральный университет,
marina.skvorcova.95@mail.ru*

ТАРАСОВА

Ольга Викторовна

*Сибирский федеральный университет,
olvitarasova2010@yandex.ru*

Ключевые слова:

тополевые насаждения
фитосанитарный
мониторинг
скрытоживущие
насекомые
повреждение листьев
насекомыми

Аннотация: В городе Красноярске исследования комплексов дендрофильных насекомых проводились еще в конце XX в., таким образом, существует потребность в современной оценке состояния городских зеленых насаждений. Целью наших исследований было выявление комплекса скрытоживущих насекомых-филлофагов тополевых насаждений на территории города Красноярска и проведение оценки поврежденности ими листьев тополей. Сбор и учеты численности насекомых проводились на семи пробных площадях в течение лета 2016 г. Неповрежденные и поврежденные листья учитывались на концевом участке ветви длиной 50 см. Всего было проанализировано 3620 листьев. Выявлен комплекс скрытоживущих видов насекомых – минеров, галлообразователей, трубновертов. Видовое разнообразие энтомокомплекса низкое. Повреждаемость листьев галлообразователями и трубновертами в среднем по городу – 2.5 и 1.1% соответственно, минерами – до 10 %. Обнаружены статистически значимые различия в долях неповрежденных листьев в разных районах города.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 22 августа 2018 года

Подписана к печати: 27 марта 2018 года

Введение

Хорошо известно, что деятельность человека сильно трансформирует естественную среду обитания организмов, и эта трансформация нигде не заметна так сильно, как в городах. По сравнению с естественной средой, городская среда имеет ряд особенностей. С одной стороны, это постоянное наличие химического и физического загрязнения атмосферы, почв и водных экосистем. С другой – нагрев нижних слоев атмосферы выбросами предприятий и транспорта, изменение воз-

душных потоков в результате высотной застройки и многое другое вызывают климатические изменения в пределах городских территорий. Все это не может не сказаться на здоровье городского населения. Обязательное создание городских парков и озеленение городских улиц и дворовых территорий является обязательным условием для повышения комфортности городской среды для человека. Для повышения устойчивости насаждений большое значение имеет проведение фитосанитарного мониторинга с целью выявления вредителей и болезней

городских растений. Известно, что энтомофауна городских насаждений не представляет исключения и имеет ряд существенных особенностей. В условиях сильного загрязнения по частоте встречаемости преобладают открытоживущие сосущие насекомые и насекомые-фитофаги, ведущие скрытый или полускрытый образ жизни (Тарасова и др., 2004).

В связи с этим целью наших исследований было выявление комплекса скрытоживущих насекомых-филлофагов, трофически связанных с листьями тополей на территории города Красноярска, и проведение оценки поврежденности ими листового аппарата тополей.

К скрытоживущим насекомым относятся виды, которые вызывают следующие повреждения листьев: мины, галлы, листья, закрученные в трубки либо стянутые между собой паутиной (Бей-Биенко, 1980). Выбор тополей в качестве объекта исследования обусловлен широким использованием их в озеленении городов. На территории г. Красноярска произрастают: тополь бальзамиче-

ский (*Populus balsamifera* L.), тополь черный (*P. nigra* L.), тополь белый (*P. alba* L.) и тополь дрожащий (осина) (*P. tremula* L.). Разнообразная антропогенная нагрузка оказывает влияние на состояние древесных растений, произрастающих в городских условиях, что приводит к изменениям численности и видового состава комплекса насекомых-дендробионтов. Исследования таких явлений проводились в разных городах (Тарасова и др., 2004).

Материалы

Сбор насекомых проводился в тополевых насаждениях искусственного и естественного происхождения на территории г. Красноярска в течение лета 2016 г. с использованием визуальных методов, которые основаны на непосредственном осмотре и сборе вредителей и поврежденных ими листьев растений. Оценка поврежденности листьев тополей скрытоживущими насекомыми была проведена нами в парках: «Троя», им. Ю. Гагарина, «Звезда», в насаждениях района СФУ, пос. Удачный, о-ва Отдыха, на территории о-ва Татышев (рис. 1).



Рис. 1. Районы исследований: 1 – пос. Удачный, 2 – район «СФУ», 3 – парк «Троя», 4 – парк им. Ю. Гагарина, 5 – о-в Отдыха, 6 – о-в Татышев, 7 – парк «Звезда»

Fig. 1. Study areas: 1 – Udachny village, 2 – SFU area, 3 – park "Troya", 4 – Gagarin park, 5 – Otdyha island, 6 – Tatyshchev island, 7 – park "Zvezda"

Методы

На каждой пробной площади отбирали по три модельных дерева, на каждом из которых осматривалось по три ветви из нижней части кроны с южной стороны. На концевом участке каждой ветви длиной 50 см производился учет здоровых листьев и листьев с

минами и галлами либо поврежденных грызущими насекомыми-филлофагами. Всего было проанализировано 3620 листьев, из которых 65 % составляют поврежденные. Для определения насекомых использовался «Определитель вредителей тополей в Южной Сибири по повреждениям» В. М. Яновского (2003).

Результаты

Выявленный комплекс скрытоживущих филлофагов тополевых насаждений г. Красноярска включает 15 видов, относящихся к отрядам: *Homoptera*, *Coleoptera*, *Lepidoptera* и семействам: *Aphididae*, *Curculionidae*, *Attelabidae*, *Buprestidae*, *Gracillariidae*, *Phyllocnistidae*, *Nepticulidae*, *Coleophoridae*. Анализ характера питания и экологической приуроченности выявленных видов насеко-

мых показал, что в комплекс входят представители минеров, трубновертов, галлообразователей. Преобладают минирующие насекомые (10 видов), трубновертов – три вида, галлообразующих насекомых – два вида. Число видов насекомых, трофически связанных с бальзамическим и черным тополями, практически равно между собой. Ниже представлены результаты анализа поврежденности тополей скрытоживущими насекомыми.

Таблица 1. Поврежденность листьев *P. balsamifera* и *P. nigra* скрытоживущими насекомыми-филлофагами

Table 1. Leaves damage of *P. balsamifera* and *P. nigra* by endobiotic insect phyllophages

№	Пробная площадь	Всего листьев	Неповрежденные листья, %	Поврежденные листья, %			
				галлы	трубки	мины	Другие*
1	Район «СФУ»	537	60	0	1.5	0.7	37.8
2	Парк «Троя»	678	11.4	0	1.9	0.9	86.1
3	Парк им. Ю. Гагарина	230	46.5	0	0.9	2.6	50.9
4	О-в Татышев	656	28.5	16.9	0.8	0.5	53.4
5	О-в Отдыха	831	51.4	0	1.7	2.4	44.5
6	Парк «Звезда»	470	1.3	0.4	0.4	59.6	38.3
7	Пос. Удачный	338	42	0	0.9	2.1	55

Примечание.* – открытоживущие сосущие и грызущие виды насекомых.

Как видно из табл. 1, процент неповрежденных листьев тополей варьирует в зависимости от условий и места произрастания растений. Самый высокий процент (98.7 %) поврежденных листьев встречается на пробной площади (ПП) парка «Звезда». Это может быть связано с высоким уровнем загрязнения атмосферного воздуха в данном районе из-за близкого расположения Красноярской тепловой электростанции. Вследствие этого в тополевых насаждениях данного парка встречается большое количество листьев тополей, поврежденных насекомыми-минерами (59.6 %), такими как тополевая моль-пестрянка – *Phyllonorycter populifoliella* Tr., ивовая минирующая моль-пестрянка – *P. pastorella* Z., сокоедка осиновая – *Phyllocnistis labyrinthella* Bjerk.

Высокий процент неповрежденных скрытоживущими насекомыми листьев тополей наблюдается в наиболее удаленных от оживленных шоссе и промышленных пред-

приятий районах, таких как район СФУ (60 %) и поселок Удачный (42 %), повреждения галлообразователями на этих ПП не обнаружены. Повреждения листьев тополей трубками и минами на данных ПП составляют менее 2 % (см. табл. 1). В то же время категория повреждений листьев тополей «другие» имеет высокий процент – более 50 %. Эти повреждения листьев тополей, относящиеся к категории «другие», вызваны открытоживущими видами насекомых с колюще-сосущим (сосущие виды) или грызущим типами ротового аппарата (разнообразные погрызы и скелетирование поверхности листа).

На ПП в парке «Троя» наибольшее число повреждений нанесли насекомые с колюще-сосущими и грызущими типами ротового аппарата, поэтому процент неповрежденных листьев составляет лишь 11.4 %. Но скрытоживущие насекомые также встречаются в данном районе исследования, например, минер – *Phyllonorycter aparella* H. S. и бере-

зовый трубноверт – *Byctiscus betulae* L., но повреждаемость листьев тополей данными видами низкая.

При сравнении тополевых насаждений двух природных островов – Татышев и Отдыха (см. табл. 1) можно отметить, что процент повреждения листьев группой открытоживущих насекомых (позиция «другие») высок и составляет свыше 40 %. Трубки и мины как тип имеют одинаково низкий процент встречаемости (менее 2 %). Различия мы видим по группе насекомых-галлообразователей. Ими повреждено 16 % листьев на о-ве Татышев, а на о-ве Отдыха повреждения представителями данной группы насекомых вообще

отсутствовали. Различия связаны с тем, что встреченные нами два вида галлообразующих насекомых трофически связаны только с тополем черным, произрастающим на о-ве Татышев. На данной ПП располагаются естественные насаждения *P. nigra*, с которыми трофически связаны такие виды насекомых-галлообразователей, как узкая спиральная тополевая тля – *Pemphigus spirothecae* Pass. и широкая спиральная тополевая тля – *P. protospirae* Licht.

Статистические характеристики повреждения листьев тополей насекомыми представлены в табл. 2.

Таблица 2. Соотношение неповрежденных и поврежденных листьев тополей насекомыми в среднем по всем пробным площадям на территории г. Красноярска

Table 2. Ratio between intact and damaged leaves of poplars by insects on average for all study plots in the territory of Krasnoyarsk

Статистические характеристики	Неповрежденные листья, %	Поврежденные листья, % по видам:			
		галлы	трубки	мины	другие
Среднее значение	34.4	2.5	1.1	9.8	52.3
Среднее отклонение	17.8	4.1	0.5	14.2	10.8
Стандартное отклонение	18.7	5.5	0.5	19	14.2
Коэффициент вариации	51.6	166.5	41	144.7	20.6

Из табл. 2 видно, что среднее значение поврежденных листьев на всех ПП равно 65.6 %, но повреждения, нанесенные скрытоживущими насекомыми, составляют чуть более 13 %. Из них наибольшее количество листьев повреждено минирующими насекомыми – 9.8 %, наименьшее – трубновертами – чуть больше одного процента. Таким образом, можно сделать вывод, что абсолютная заселенность насаждений тополей г. Красноярска скрытоживущими видами очень низка.

Для оценки однородности или неоднородности совокупности листьев тополей разных ПП по признаку «поврежденность листьев» мы использовали коэффициент вариации. Коэффициент вариации (см. табл. 2) попадает в интервал от 20.6 до 166.5 для разных признаков (разные эколого-трофические группы – минеры, галлы, трубноверты, другие). Как видим, для поврежденности листьев комплексом «другие» коэффициент вариации низок. Для такого сравниваемого признака, как поврежденность листьев гал-

лами, коэффициент вариации очень высок. В последнем случае исследуемая совокупность данных является неоднородной. Это связано с тем, что галлообразователи нами были отмечены на листьях тополей только на двух ПП – о-в Татышев (16.9 % листьев) и парк «Звезда» (0.4 % листьев заселено) (см. табл. 1).

Как видим из табл. 2, очень высокий коэффициент вариации (144.7) характерен и для такого сравниваемого признака, как поврежденность листьев минирующими видами насекомых на всех ПП. Наибольшее количество листьев, поврежденных минами, отмечено на тополях для ПП парк «Звезда» – 59.6 % листьев ими повреждены, при этом на всех остальных пробных площадях этот показатель был равен 1–3 % (см. табл. 1).

Таким образом, сравнивая размеры коэффициента вариации по группам листьев разного типа поврежденности насекомыми, можно отметить, что наиболее однородными группами являются группы листьев тополей с типом повреждения «трубки» и с ти-

пом повреждение листьев «другие».

Интерес представляет анализ различий ПП по такому признаку, как «неповрежденные листья», значения которых приведены в табл. 1. Для определения статистической значимости различий средних величин признака «неповрежденные листья» мы использовали t-критерий Стьюдента (табл. 3). Если рассчитанное значение t-критерия

Стьюдента равно или больше критического, найденного по таблице, делаем вывод о статистической значимости различий между сравниваемыми величинами. Если значение рассчитанного t-критерия Стьюдента меньше табличного, значит, различия сравниваемых величин статистически не значимы (Чернова, 1999).

Таблица 3. Значения t-критерия Стьюдента различия долей неповрежденных листьев для пар пробных площадей

Table 3. Values of Student t-test for differences of shares of intact leaves for study plots pairs

Пробная площадь	Пробная площадь					
	парк «Троя»	парк им. Ю. Гагарина	о-в Татышев	о-в Отдыха	парк «Звезда»	пос. Удачный
Район СФУ	19.89	3.45	11.43	3.14	26.93	5.26
Парк «Троя»		–9.99	–7.97	–18.85	7.6	–10.36
Парк им. Ю. Гагарина			4.82	–1.32	13.54	1.06
О-в Татышев				–9.26	14.78	–4.2
О-в Отдыха					27.65	2.94
Парк «Звезда»						–14.86

Из табл. 3 видно, что доля неповрежденных листьев на ПП в районе СФУ значительно отличается от подобных значений во всех остальных пробных площадях (все значения t-критерия для района СФУ больше критического значения $t = 1.96$). Только для двух пар пробных площадей (парк им. Ю. Гагарина и о-в Отдыха) и (парк им. Ю. Гагарина и пос. Удачный) доли неповрежденных листьев значительно не отличаются. В качестве объяснения статистических различий между долями неповрежденных листьев на пробных площадях можно предположить существование различий в условиях произрастания деревьев. В частности, ранее было показано, что доля неповрежденных листьев тополя на пробной площади коррелирует с уровнем загрязнения территории (Тарасова, 2001).

Заключение

Таким образом, фитосанитарный мониторинг тополевых насаждений г. Красноярска позволил выявить комплекс скрытоживущих видов насекомых, который является обычным для городских зеленых насаждений и представлен минерами, галлообразователями, трубковертами. Видовое разнообразие скрытоживущих насекомых-филлофагов низкое. Повреждаемость галлообразующими видами и трубковертами низкая, минимизирующими видами несколько выше. Традиционным для города Красноярска стало повреждение листьев тополя бальзамического во всех парковых насаждениях тополевой молью-пестрянкой.

Библиография

- Бей-Биенко Г. Я. Общая энтомология. М.: Высшая школа, 1980. 416 с.
 Тарасова О. В. Насекомые в городе: воздействие на зеленые насаждения и контроль численности филлофагов // Проблемы экологии и развития городов. Красноярск: Изд-во СибГТУ, 2001. С. 142–145.
 Тарасова О. В., Ковалев А. В., Суховольский А. В., Хлебопрос Р. Г. Насекомые-филлофаги зеленых насаждений городов: Видовой состав и особенности динамики численности. Новосибирск: Наука, 2004. 180 с.

Чернова Т. В. Экономическая статистика: Учеб. пособие . Таганрог: Изд-во ТРТУ, 1999. 140 с.

Яновский В. М. Определитель вредителей тополей в Южной Сибири по повреждениям: Учеб. пособие . Красноярск: Изд-во КГУ, 2003. 49 с.

POPLAR PLANTING, INTERNAL PHYLLOPHAGOUS INSECTS, LEAF DAMAGE BY INSECTS

CHERNYAVSKIY

Evgeniy Aleksandrovich

Siberian Federal University, evgche92@mail.ru

SKVORTSOVA

Marina Valer'evna

Siberian Federal University, marina.skvorcova.95@mail.ru

TARASOVA

Ol'ga Viktorovna

Siberian Federal University, olvitarasova2010@yandex.ru

Key words:

poplar planting
phytosanitary
monitoring
endobiotic insects
leaf damage by insects

Summary: In the city of Krasnoyarsk the study of mass reproduction of insects was carried out at the end of the 20th century, so there is a need for a modern assessment of complexes of dendrophile insects. The purpose of our research was to identify a complex of internal phyllophagous insects of poplar plantations on the territory of Krasnoyarsk and to assess the damage of poplar leaves by them. Collecting insects and their censuring were carried out in seven trial areas in the territory of Krasnoyarsk during the summer of 2016. Intact and damaged leaves were counted on the terminal ends of the branches 50 cm long. In total, 3620 leaves were analyzed. The complex of cryptozoic species of insects – leaf miners, gall-formers, leaf rollers – was identified. The species diversity of the entomocomplex is low. The damage of leaves by gall-formers and leaf rollers in the city is on average 2.5 and 1.1 %, respectively, by leaf miners – up to 10 %. Statistically significant differences were found in the proportion of intact leaves in different parts of the city.

Received on: 22 August 2018

Published on: 25 March 2018

References

- Bienko G. Ya. General entomology. M.: Vysshaya shkola, 1980. 416 p.
Chernova T. V. Economic statistics: Handbook. Taganrog: Izd-vo TRTU, 1999. 140 p.
Tarasova O. V. Kovalev A. V. Suhovol'skiy A. V. Hlebopros R. G. Insects-phylophagus of green plantings of cities: Species composition and features of population dynamics. Novosibirsk: Nauka, 2004. 180 p.
Tarasova O. V. Insects in the city: impact on green plantations and control of the number of phyllophages, Problemy ekologii i razvitiya gorodov. Krasnoyarsk: Izd-vo SibGTU, 2001. P. 142–145.
Yanovskiy V. M. Manual for the identification of poplars pests in Southern Siberia according to damage: Handbook. Krasnoyarsk: Izd-vo KGU, 2003. 49 p.



ОСНОВНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ, КЛИМАТА И ВОЗМОЖНОСТИ ПРЕОДОЛЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ РИСКОВ В РЕСПУБЛИКЕ КАРЕЛИЯ: ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ

РЫБАКОВ
Дмитрий Сергеевич

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федераль-
ный исследовательский центр Карельский научный центр Рос-
сийской академии наук, rybakovd@krc.karelia.ru*

Ключевые слова:

экология человека
загрязнение
окружающей среды
изменения климата
экологические риски
здоровье и смертность
населения
экология и поведение
человека
Республика Карелия
экологическая
стратегия

Аннотация: Недостаток знаний о причинах отрицательного прироста насе-
ления обуславливает актуальность исследований, направленных не толь-
ко на решение экономических проблем (прежде всего повышения уров-
ня доходов населения), развитие здравоохранения и социального обе-
спечения, но и ставящих целью изучение и, соответственно, эффективное
преодоление экологических рисков и связанных с ними рисков для здо-
ровья человека. На региональном уровне высока значимость получения
новых знаний как в фундаментальном плане, так и в части улучшения де-
мографической ситуации путем решения экологических проблем. Новиз-
на исследований заключается в разработке основ региональной экологи-
ческой стратегии на базе предложенной и развиваемой для Республики
Карелия классификации факторов, влияющих на формирование экологи-
ческих рисков и рисков неблагоприятных воздействий на человека через
измененную среду его обитания. В части загрязнения атмосферного воз-
духа предлагается использовать одновременное многолетнее измене-
ние структуры выбросов загрязняющих веществ и структуры смертности
населения Республики Карелия. Формируется новый подход к региональ-
ным экологически ориентированным исследованиям, который нацелен
на качественное решение экологических проблем наиболее коротким по
времени экологически и экономически эффективным путем.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: С. А. Игловский

Получена: 11 февраля 2018 года

Подписана к печати: 28 марта 2018 года

В Республике Карелия с учреждением национального парка «Ладожские шхеры» фактически завершено создание крупных особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Единственным относительно крупным объектом, предлагаемым к созданию существующей концепцией развития сети особо охраняемых природных территорий (Научное обоснование..., 2009), остается ООПТ в Заонежье. Дальнейшие задачи в этой области сводятся к поддержанию режима созданных ООПТ и приданию статуса охраняемых менее крупным участкам (тер-

риториям), в том числе их присоединению в существующим ООПТ.

В настоящее время на первый план, как представляется, субъективно выходит необходимость анализа воздействия происходящих экологических и климатических изменений на самого «виновника» этих изменений – человека. Отсутствие теоретических оснований для выработки и принятия стратегических решений в этой области на современном этапе делает актуальным за-
явленное научное направление.

Актуальность исследований заключается

в необходимости знания и учета известных и вновь выявляемых факторов (источников) воздействия измененной (загрязненной) окружающей среды на человека, отдельные группы и популяцию в целом. В практическом плане учет региональной и местной специфики позволит избежать ошибок, в том числе необоснованных материально-финансовых трат при принятии экологически и социально ориентированных решений, а также при разработке планов экономического развития. Для распространения опыта исследований важными являются используемые методические приемы и концептуальные построения, позволяющие повышать достоверность статистических (корреляционных) оценок причинно-следственных связей состояния (изменения) окружающей среды и состояния организма (популяции).

В Республике Карелия в области оценок влияния различных факторов на здоровье, смертность и поведение населения исследования проводятся по двум основным направлениям – «экономическому» с преимущественным порайонным исследованием социально-экономических факторов воздействия на здоровье населения региона в пределах узкого временного периода (Молчанова, 2012, 2014; Молчанова, Шкиперова, 2016; Молчанова, Буркин, 2017 и др.) и «экологическому» на широком (15–20 лет) временном интервале, учитывающем многолетнюю динамику изменений (Рыбаков, 2014а, б; Rybakov, 2016; Рыбаков, 2017а, б). Оба направления являются важными и требующими дальнейшего развития. Между тем линейная корреляционная связь показателей смертности населения Республики Карелия и г. Петрозаводска с экологическими факторами (ежегодными выбросами загрязняющих веществ в атмосферу) гораздо теснее ($r > 0.80$ и 0.90 для разных временных периодов, территорий и классов причин смерти) (Рыбаков, 2014б; Пространственно-временная динамика..., 2017), чем с социально-экономическими: удельным весом общей площади, оборудованной отоплением (%) (r от -0.73 до -0.77), удельным весом общей площади, оборудованной горячим водоснабжением (%) (r от -0.72 до -0.78), среднемесячной заработной платой (r до -0.73) и т. д. (Молчанова, 2012). Это обстоятельство демонстрирует необходимость установления долевого участия в общем воздействии на здоровье населения экологических и социально-экономических факторов на сопоставимых временных ря-

дах и/или одинаковом пространственном распределении показателей. Позднее (Молчанова, 2014; Молчанова, Шкиперова, 2016) при социально-экономических исследованиях экологические показатели применительно к здоровью человека (населения) также стали учитываться на уровне корреляционных оценок и статистического моделирования. Показана статистическая связь между экологическим фактором и количеством совершаемых на Северо-Западе РФ преступлений, сопровождаемых насильственными действиями (Рыбаков, 2017а).

Черты необходимой региональной экологической политики Республики Карелия предложены ранее (Рыбаков, 2011). Среди них – снижение экологических рисков для здоровья населения, уменьшение экологически зависимой заболеваемости и смертности, которые должны лечь в основу будущей экологической стратегии региона. Утвержденная в 2010 г. Концепция экологической политики Петрозаводского городского округа (Об утверждении Концепции..., 2018) реализуется в форме ведомственных программ. Очевидно, что экологическая политика муниципального уровня не может охватить все экологические аспекты городского округа (Концепция экологической политики..., 2018) в силу отсутствия необходимых полномочий органов местного самоуправления в области охраны окружающей среды и недостатка экологической информации. Больше возможностей имеется на региональном уровне, тем более что этот уровень охватывает всю территории Республики Карелия.

Необходимость оценок экологических последствий хозяйственной деятельности обосновывается в последнее время в связи с планами освоения новых регионов (Мирзеханова, 2016), что может быть актуальным и для Республики Карелия в связи с перманентными инициативами различных экономических проектов и программ освоения. Теоретические разработки в области региональной экологической политики имеются на уровне диссертационных работ (Гусев, 2004). В том числе обосновывается целесообразность конституирования такого понятия, как «экологическая политика». Задача разработки региональной стратегии обеспечивается наличием утвержденной в 2017 г. Стратегии экологической безопасности Российской Федерации на период до 2025 года (Указ..., 2018). При разработке региональной стратегии необходимо: принимать во внимание ведущую роль природного и, особенно,

техногенного загрязнения в формировании факторов окружающей среды, способствующих возникновению экологических рисков и рисков для здоровья человека; учитывать факт сосредоточения ряда промышленных предприятий вблизи мест компактного проживания населения (в городах) с учетом «феномена» Костомукши (Rybakov, 2016; Рыбаков, 2017а; Пространственно-временная динамика..., 2017); опираться на данные, свидетельствующие об изменении структуры выбросов от стационарных источников и автотранспорта, а также изменении структуры смертности населения, что, в частности, отражено в представленных публикациях автора. Происходящие изменения климата на региональном уровне (Белое море..., 2007; Назарова, 2008) связывают главным образом с изменениями водных объектов. Вместе с тем данных о воздействии климатических изменений на человека, в том числе их «дополнение» к данным о загрязнении окружающей среды, недостаточно (Рыбаков и др., 2013). При выраженном уровне загрязнения воздействие погодно-климатических факторов на лесную растительность, например, может быть завуалировано (Рыбаков, 2016). Одновременное же действие экологических и климатических факторов на организм человека требует дальнейшего изучения и учета (Рыбаков, 2017а). Проблемы, решаемые в наших исследованиях, в существующей региональной классификации (Рыбаков, 2006, 2013, 2017а, б и др.) связаны главным образом с геохимической группой факторов, влияющих на формирование экологических рисков в Республике Карелия. Эта функциональная группа, наряду с геофизической группой факторов, является ведущей в регионе. Геодинамическая и ресурсная группы дополняют.

Целью проектирования является интегрирование данных о воздействии экологических изменений на здоровье человека и изменениях климата в систему стратегических экологических разработок регионального уровня.

В связи с этим необходима постановка следующих задач:

- обобщение региональных приоритетных для состояния здоровья человека экологических факторов, указание их места в системе всех факторов воздействия (социально-экономических, климатических и т. д.);

- оценка уровня экологической безопасности населения районов республики и отдельных населенных пунктов (Петрозавод-

ска, Кондопоги, Сегежи, Костомукши и др.) с учетом произошедших за последние 15–20 лет изменений региональной структуры загрязнений и структуры смертности населения;

- оценка роли климатических изменений для безопасного и комфортного проживания в регионе человека;

- разработка и обоснование приоритетов региональной экологической стратегии применительно к человеку, в том числе в части экологически ориентированных инвестиций.

По аналогии с первым экологическим постулатом (Рыбаков, 2017а), экологически вредное воздействие на человека, как и на биоту вообще, происходит через компоненты окружающей среды (среды обитания), измененные под влиянием экологически неблагоприятных или опасных факторов. Такой подход при стратегических разработках позволяет обращать внимание прежде всего на состояние среды нашего обитания. Вместе с тем не всегда имеется возможность изучения состояния среды в каждый определенный момент времени и выполнения качественных измерений (например, из-за отсутствия нужного числа постов наблюдения). В связи с этим возникает необходимость оценки вредного воздействия на живые организмы, в том числе человека априори, на основе иных систематически проводимых измерений. Такие оценки оказались эффективными при использовании в качестве фактора риска количества выбросов загрязняющих веществ от стационарных и передвижных (автотранспорт) источников (Рыбаков, 2014а, б; Rybakov, 2016 и др.). По возможности, очевидно, следует использовать значения концентраций загрязняющих веществ в различных средах и сопоставлять их с уровнями заболеваемости и смертности населения в конкретных населенных пунктах. Такой подход позволит обосновать внесение в предлагаемые стратегические разработки не только механизмов преодоления экологических рисков, но и, при необходимости, применения обоснованных методов доказательной медицины. Основным же научным подходом в современных региональных человеко-ориентированных исследованиях является понимание одновременно произошедших экологических (снижение выбросов загрязняющих веществ от стационарных источников и увеличение – от автотранспорта и т. д.) и структурно-медико-демографических изменений. Это элемент системного подхо-

да к происходящим явлениям и событиям. Сравнение же изменений, происходящих в разных населенных пунктах, — элемент структурно-функционального подхода.

Ожидаемые результаты исследований в области перспективного научного направления сводятся к: 1) разработке основных положений региональной экологической стратегии и их обоснование применительно к человеку; 2) построение концептуальных моделей решения экологических проблем для конкретных населенных пунктов, в том числе тех, в которых за последние 15–20 лет значительно изменилась экологическая обстановка; 3) объяснение роли климатических изменений для безопасного и комфортного проживания в регионе человека; 4) предложение наиболее перспективных

в экологическом отношении инвестиционных проектов и возможных источников их финансирования. Значимость достижения данных фундаментальных результатов заключается в формировании нового подхода к региональным экологически ориентированным исследованиям, которые должны быть нацелены на решение экологических проблем наиболее коротким по времени, экологически и экономически эффективным путем. Разработанные положения могут лечь в основу будущей концепции экологической политики Республики Карелия и, таким образом, помогут преодолеть перекося сторону при всем том безусловно важной «экономической» компоненты региональных социально-демографически ориентированных исследований.

Библиография

- Белое море и его водосбор под влиянием климатических и антропогенных факторов / Ред. Н. Н. Филатов, А. Ю. Тержевик. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 335 с.
- Гусев А. А. Региональные проблемы экологической политики в Российской Федерации : Дис. ... д-ра полит. наук. М., 2004. 312 с. URL: <http://www.dissercat.com/content/regionalnye-problemy-ekologicheskoi-politiki-v-rossiiskoi-federatsii>.
- Мирзеханова З. Г. Регионы нового освоения: стартовые позиции формирования экологической политики в условиях активизации хозяйственной деятельности // Региональная экономика: теория и практика. 2016. № 11 (434). С. 54–65. URL: https://elibrary.ru/download/elibrary_27261966_54823892.pdf.
- Молчанова Е. В. Здоровье населения как базовое условие социально-экономического развития общества : Автореф. дис. ... д-ра экон. наук. М., 2014. 52 с.
- Молчанова Е. В. Модель выбора оптимальной стратегии управления медико-демографическими процессами // Труды КарНЦ РАН. Сер. Регион: экономика и управление. Петрозаводск, 2012. № 6. С. 77–84.
- Молчанова Е. В., Буркин М. М. Современная демографическая ситуация и здоровье населения России . Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2017. 170 с.
- Молчанова Е. В., Шкиперова Г. Т. Определение приоритетных направлений демографической политики статистическими методами // Народонаселение. 2016. № 1. С. 79–92.
- Назарова Л. Е. Изменчивость гидрологических характеристик водосбора Онежского озера под влиянием климатических воздействий : Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. СПб., 2008. 24 с.
- Научное обоснование развития сети особо охраняемых природных территорий в Республике Карелия . Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 112 с.
- Об утверждении Концепции экологической политики Петрозаводского городского округа на 2011–2020 годы] // АО «Кодекс», 2018. URL: <http://docs.cntd.ru/document/919330715>. (дата обращения 20.2.2018)
- Пространственно-временная динамика природного и техногенного преобразования окружающей среды, изменение климата и эволюция биоты в регионе Юго-Восточной Фенноскандии . Отчет о НИР по теме № 207 / Рук. Д. С. Рыбаков, Т. С. Шелехова. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2017. 88 с.
- Концепция экологической политики Петрозаводского городского округа на 2011–2020 годы // Редакция Д. С. Рыбакова. URL: <http://kurs.znate.ru/docs/index-206765.html>. (дата обращения 20.2.2018)
- Рыбаков Д. С. Биогеохимическая оценка экологического риска на примере *Pinus sylvestris* L. // Принципы экологии. 2016. Т. 5. № 2. С. 40–55. DOI: 10.15393/j1.art.2016.4783.
- Рыбаков Д. С. Выбросы загрязняющих веществ как региональный фактор изменения показателей смертности // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер. «Есте-

- ственные и технические науки». 2014а. № 2 (139). С. 65–69.
- Рыбаков Д. С. Геологическая классификация факторов экологического риска в регионе Карелия // Геология и полезные ископаемые Карелии. Вып. 9. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. С. 167–170.
- Рыбаков Д. С. Геоэкология Карелии: геохимический подход к проблемам оценки риска . Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2017а. 311 с.
- Рыбаков Д. С. Региональная экологическая политика. Республика Карелия . М.: КМК, 2011. 36 с.
- Рыбаков Д. С. Систематизация факторов экологического риска в Республике Карелия // Эколого-экономические проблемы развития регионов и страны (устойчивое развитие, управление, природопользование): Материалы 14-й Международной научно-практической конференции Российского общества экологической экономики (Петрозаводск, 3–7 июля 2017 г.). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2017б. С. 449–456.
- Рыбаков Д. С. Современные геохимические факторы воздействия на окружающую среду в Республике Карелия и связанные с ними экологические риски // Геология и полезные ископаемые Карелии. Петрозаводск: Институт геологии КарНЦ РАН, 2013. С. 137–140.
- Рыбаков Д. С. Статистическая оценка связи между показателями смертности и выбросами загрязняющих веществ в условиях урбанизации // Принципы экологии. 2014б. № 1 (9). С. 59–73. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3361.
- Рыбаков Д. С., Крутских Н. В., Шелехова Т. С. и др. Климатические и геохимические аспекты формирования экологических рисков в Республике Карелия . СПб.: ЭлекСис, 2013. 130 с.
- Rybakov D. S. Assessment of possible ecologo-demographic effects of air emissions by the example of Karelia // Biogenic-abiogenic interactions in natural and anthropogenic systems / O. V. Frank-Kamenetskaya, E. G. Panova, D. Yu. Vlasov (eds.). Springer, 2016. P. 189–201. DOI 10.1007/978-3-319-24987-2_16.
- Указ Президента Российской Федерации от 19 апреля 2017 г. № 176 "О Стратегии экологической безопасности Российской Федерации на период до 2025 года" . URL: <http://pravo.gov.ru/proxy/ips/?docbody=&firstDoc=1&lastDoc=1&nd=102430636>. (дата обращения 20.2.2018)

THE MAIN CHANGES IN THE ENVIRONMENT AND CLIMATE, AND THE POSSIBILITY OF OVERCOMING ENVIRONMENTAL RISKS IN THE REPUBLIC OF KARELIA: PROBLEM STATEMENT

RYBAKOV
Dmitry Sergeevich

*Federal Public Budgetary Institution Federal Research Centre Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences,
rybakovd@krc.karelia.ru*

Key words:

human ecology
environmental pollution
climate change
environmental risks
health and mortality
ecology and human
behavior
Republic of Karelia
environmental strategy

Summary: Lack of knowledge about the reasons of negative population growth determines the relevance of the research aimed not only at resolving economic problems (first of all, raising the incomes of the population), developing health care and social support, but also aimed at studying and, accordingly, effective overcoming of the environmental risks and associated risks to human health. At a regional level, it is of great importance to acquire new knowledge both in fundamental terms and in terms of improvement of the demographic situation through solving environmental problems. The novelty of the study consists of development of the fundamentals for a regional environmental strategy based on the classification of factors, proposed and developed for the Republic of Karelia which affect the formation of environmental risks and those of adverse impacts on the biota, including humans through the changed habitat. As for air pollution, it has been proposed to use the simultaneous long-term change in the structure of pollutant emissions and the structure of the population mortality in the Republic of Karelia. A new approach to regional environmentally oriented research is being developed; it is aimed at a qualitative solution of environmental problems within the shortest time, using environmentally and economically efficient way.

Reviewer: S. A. Iglovskij

Received on: 11 February 2018

Published on: 28 March 2018

References

- About the approval of the Concept of ecological policy of the Petrozavodsk city district for 2011–2020], AO «Kodeks», 2018. URL: <http://docs.cntd.ru/document/919330715>. (data obrascheniya 20.2.2018)
- Decree of the President of the Russian Federation «On the Strategy of ecological safety of the Russian Federation for the period up to 2025. URL: <http://pravo.gov.ru/proxy/ips/?docbody=&firstDoc=1&lastDoc=1&nd=102430636>. (data obrascheniya 20.2.2018)
- Gusev A. A. Regional problems of ecological policy in the Russian Federation: Dip. ... d-ra polit. nauk. M., 2004. 312 p. URL: <http://www.dissercat.com/content/regionalnye-problemy-ekologicheskoi-politiki-v-rossiiskoi-federatsii>.
- Mirzhanova Z. G. Regions of new development: starting positions of environmental policy formation in conditions of business operations activation, Regional'naya ekonomika: teoriya i praktika. 2016. No. 11 (434). P. 54–65. URL: https://elibrary.ru/download/elibrary_27261966_54823892.pdf.
- Molchanova E. V. Burkin M. M. Current demographic situation and public health in Russia. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2017. 170 p.
- Molchanova E. V. Shkiperova G. T. Identification of priority areas of demographic policy by statistical methods, Narodonaselenie. 2016. No. 1. P. 79–92.
- Molchanova E. V. Model of choosing optimal management strategy of medico-demographic processes, Trudy KarNC RAN. Ser. Region: ekonomika i upravlenie. Petrozavodsk, 2012. No. 6. P. 77–84.

- Molchanova E. V. Public health as a basic condition of social and economic development of society: Avtoref. dip. ... d-ra ekon. nauk. M., 2014. 52 p.
- Nazarova L. E. Variability of hydrological characteristics of Lake Onega catchment area caused by climatic influences: Avtoref. dip. ... kand. geogr. nauk. SPb., 2008. 24 p.
- Rybakov D. S. Krutskih N. V. Shelehova T. S. Climatic and geochemical aspects of ecological risk formation in the Republic of Karelia. SPb.: ElekSis, 2013. 130 p.
- Rybakov D. S. Assessment of possible ecologo-demographic effects of air emissions by the example of Karelia, Biogenic-abiogenic interactions in natural and anthropogenic systems, O. V. Frank-Kamenetskaya, E. G. Panova, D. Yu. Vlasov (eds.). Springer, 2016. P. 189–201. DOI 10.1007/978-3-319-24987-2_16.
- Rybakov D. S. Biogeochemical assessment of environmental risk on the example of *Pinus sylvestris* L., *Principy ekologii*. 2016. T. 5. No. 2. P. 40–55. DOI: 10.15393/j1.art.2016.4783.
- Rybakov D. S. Geoecology of Karelia: a geochemical approach to the problems of risk assessment. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2017a. 311 p.
- Rybakov D. S. Geological classification of ecological risk factors in the Karelia region, *Geologiya i poleznye iskopaemye Karelii*. Vyp. 9. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2006. C. 167–170.
- Rybakov D. S. Modern geochemical factors influencing the environment in the Republic of Karelia and associated environmental risks, *Geologiya i poleznye iskopaemye Karelii*. Petrozavodsk: Institut geologii KarNC RAN, 2013. P. 137–140.
- Rybakov D. S. Pollutant emissions as a regional factor in changing mortality rates, *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta*. Ser. «Estestvennye i tehnicheckie nauki». 2014a. No. 2 (139). P. 65–69.
- Rybakov D. S. Regional ecological policy. The Republic of Karelia. M.: KMK, 2011. 36 p.
- Rybakov D. S. Statistical evaluation of the relationship between mortality and pollutant emissions in urban settings, *Principy ekologii*. 2014b. No. 1 (9). P. 59–73. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3361.
- Rybakov D. S. Systematization of ecological risk factors in the Republic of Karelia, *Ekologo-ekonomicheskie problemy razvitiya regionov i strany (ustoychivoe razvitie, upravlenie, prirodopol'zovanie): Materialy 14-y Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii Rossiyskogo obshchestva ekologicheskoy ekonomiki* (Petrozavodsk, 3–7 iyulya 2017 g.). Petrozavodsk: KarNC RAN, 2017b. P. 449–456.
- Scientific substantiation of the development of the network of specially protected natural areas in the Republic of Karelia. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2009. 112 p.
- Spatial-temporal dynamics of natural and man-made environmental transformation, climate change and biota evolution in the south-eastern Fennoscandia region. *Otchet o NIR po teme No. 207, Ruk. D.* P. Rybakov, T. P. Shelehova. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2017. 88 p.
- The White sea and its catchment area under the influence of climatic and anthropogenic factors, *Red. N.* N. Filatov, A. Yu. Terzhevnik. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2007. 335 p.
- The concept of ecological policy of Petrozavodsk city district for 2011–2020, *Redakciya D. P. Rybakova*. URL: <http://kurs.znate.ru/docs/index-206765.html>. (data obrascheniya 20.2.2018)