



Издатель

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

№ 2 (36). Июнь, 2020

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
А. М. Макаров
А. Ю. Мейгал
В. К. Шитиков
В. Н. Якимов
A. Gugolek B.
J. B. Jakovlev
R. Krasnov
J. P. Kurhinen

Службы поддержки

А. А. Зорина
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>





Содержание № 2. 2020

От редакции

Плохие новости

3

Оригинальные исследования

- Василевская Н. В.,
Морозова Д. А. *Мониторинг роста и развития *Syringa josikaea* Jacq. Fil. В условиях евро-арктического региона (на примере г. Мурманска)* 4 – 16
- Кораблёв Н. П.,
Кораблёв М. П.,
Кораблёв П. Н.,
Дикарёв С. В. *Внутрипопуляционный полиморфизм симпатричных псовых (*Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Nyctereutes procyonoides*): краниометрические данные* 17 – 39
- Кузнецова Н. Ф.,
Клушевская Е. С. *Смена жизненного состояния как способ выживания *Pinus sylvestris* L. На техногенно загрязненной территории* 40 – 47
- Кулизин П. В.,
Воденеева Е. Л.,
Охапкин А. Г. *Опыт использования функциональной классификации фитопланктона для оценки качества воды некоторых левобережных притоков р. Волги (бассейн чебоксарского водохранилища)* 48 – 59
- Панченко Д. В.,
Серова Л. М.,
Данилов П. И.,
Шакун В. В.,
Козорез А. И. *О динамике численности лося на северной периферии ареала и в зоне экологического оптимума* 60 – 70
- Панюкова Е. В.,
Шадрин Д. М.,
Ахраменко Д. В. *Экологические и морфологические особенности кровососущего комара *Aedes dorsalis* (Meigen, 1830) на территории России и стран ближнего зарубежья* 71 – 86
- Полынова Г. В.,
Мишустин С. С. *Изменение пространственной структуры популяции разноцветной ящурки *Eremias arguta deserti* (Gmelin, 1789) в полупустынях Астраханской области* 87 – 96
- Теканова Е. В.,
Коросов А. В.,
Калинкина Н. М.,
Исакова К. В.,
Рыжаков А. В. *Модель перераспределения веществ в водах петрозаводской губы Онежского озера* 97 – 110

Методы экологических исследований

- Румянцев Д. Е.,
Фролова В. А. *Перспективы мониторинга состояния зеленого фонда города с помощью датчиков интернета вещей* 111 – 119

Вести

- Веселов Алексей Елпидифорович (1961–2020)* 120 – 122



Выпуск № 2

От редакции

ПЛОХИЕ НОВОСТИ

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

С горечью сообщаем, что 3 мая с. г. ушел из жизни наш коллега, Алексей Елпидифорович Веселов, который с первых шагов нашего журнала активно включился в его работу. Мы целиком разделяем скорбь его товарищей по работе в Институте биологии КарНЦ РАН, высказанную в некрологе.

Обращаем внимание авторов, что документы в ВАК ушли для включения журнала в Перечень только по пяти научным направлениям: «экология», «зоология», «ботаника», «гидробиология», «биогеохимия». Таким образом, тематика нашего журнала несколько сокращается и становится более определенной.

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



УДК 581.5

МОНИТОРИНГ РОСТА И РАЗВИТИЯ *SYRINGA JOSIKAEA* JACQ. FIL. В УСЛОВИЯХ ЕВРО-АРКТИЧЕСКОГО РЕГИОНА (НА ПРИ- МЕРЕ Г. МУРМАНСКА)

ВАСИЛЕВСКАЯ

Наталья Владимировна

доктор биологических наук, Мурманский арктический государственный университет, n.v.vasilevskaya@gmail.com

МОРОЗОВА

Дарья Анатольевна

Мурманский арктический государственный университет, darya-morozova@inbox.ru

Ключевые слова:

Syringa josikaea Jacq.
фенология
Арктика
рост
развитие
температура

Аннотация: Представлены результаты 2-летнего мониторинга роста и развития *Syringa josikaea* Jacq. fil. (сирени венгерской) в условиях атлантико-арктического климата г. Мурманска (68°58' с. ш., 33°4' в. д.). Фенологические показатели изучались на четырех пробных площадках в разных районах города. Продолжительность вегетационного периода *S. josikaea* на широте г. Мурманска составляет 125–136 суток. Выявлено значительное укорочение ряда фенологических фаз, их смещение на более поздние даты по сравнению с другими городами севера России. Рассчитаны суммы активных температур (САТ) выше 0 °C для каждой фенофазы. Показано, что фенофазы разворачивания почек, роста побегов, цветения, листопада *S. josikaea* происходят практически синхронно в разных районах г. Мурманска и в контроле при суммах активных температур, которые значительно различаются по годам. При этом фенофазы могут проходить при минимальных значениях суммы активных температур. Это может свидетельствовать о том, что процессы развития *S. josikaea* в значительной степени детерминированы генетически. *S. josikaea* является видом с широкой нормой реакции, поскольку она успешно вегетирует и цветет в условиях полярного дня и низких температур Арктического региона.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 12 февраля 2020 года

Подписана к печати: 23 июня 2020 года

Введение

Одной из основных целей интродукции растений в районы Крайнего Севера является улучшение качества городской среды. В последние десятилетия Российская Арктика все больше подвергается антропогенному воздействию вследствие активного развития промышленности, транспорта и логистики, разведки углеводородов (Abakimov et al., 2017). В связи с этим в северных городах необходимо формирование устойчивых зеленых насаждений с использованием видов, способных адаптироваться к экстре-

мальным климатическим условиям и антропогенному загрязнению среды. Ряд интродуцентов, в частности из рода *Syringa* L., устойчивы к загазованности и задымлению воздуха (Кищенко, Потапова, 2014), они аккумулируют большое количество пыли и газов без потери декоративности (Полякова, 2011). Одним из таких видов является *Syringa josikaea* (сирень венгерская), она хорошо переносит городские условия, высокоустойчива к атмосферному загрязнению, обладает способностью к биоаккумуляции тяжелых металлов, проявляет к ним устой-

чивость, что свидетельствует о ее высоком адаптационном потенциале (Шлапак и др., 2017). *S. josikaea* занимает одно из первых мест в ассортименте кустарников для озеленения Мурманской области, в то время как *S. vulgaris* (сирень обыкновенная) в условиях полярного дня не образует репродуктивных органов и не цветет. С целью интродукции саженцы сирени венгерской были впервые завезены в Полярно-альпийский ботанический сад в 1936 г. из Ботанического сада г. Ленинграда (Гонтарь и др., 2011) и уже в 1940 г. *S. josikaea* стала использоваться для озеленения Мурманска и Мончегорска. Большая партия сирени была высажена в Мурманске в 1947 г. В настоящее время *S. josikaea* составляет основу зеленых насаждений г. Мурманска. Доля участия сирени в посадках на улицах и в скверах города в 1977 г. составляла 21 %, в 2012 г. – 28 % (Гонтарь и др., 2013).

Интегральным показателем, характеризующим адаптацию растений к условиям среды, является сезонный ритм развития (Логинов, 1980). В последние несколько десятилетий весенние фенофазы древесных растений, такие как появление листьев и цветение, стали более ранними по всему земному шару (Chambers et al., 2013; Wang et al., 2015), хотя изменения осенних фенофаз менее выражены (Gill et al., 2015). Фенофаза растений является важным биологическим индикатором климата и его воздействия на наземные экосистемы. Смещение фенофаз может привести к изменению продуктивности, репродукции, несоответствию между растениями и опылителями (DeLucia et al., 2012). Несмотря на большой ассортимент дендроинтродуцентов в городах Евро-Арктической зоны России, исследования особенностей их роста и развития в условиях океанического климата немногочисленны (Бабич и др., 2008; Гонтарь и др., 2013; Василевская, Морозова, 2016; Шлапак и др., 2017; Морозова, 2018; Vasilevskaya, Morozova, 2018; Vasilevskaya, Domachina, 2018).

Материалы

Объект исследования – *Syringa josikaea* Jacq. fil. (сирень венгерская) относится к секции сирени волосистые (*Villosae* C. K. Schneid), семейству Маслинные (*Oleaceae* Link.). *S. josikaea* – эндемичный кустарник Западных Карпат, имеющий узкий ареал и находящийся под угрозой исчезновения (Lendvay et al., 2013). В настоящее время является очень редким видом, произрастает в

естественных условиях только в Украинских Карпатах и Западных Румынских Карпатах (Dihoru, Negrean, 2009). По последним данным (Lendvay et al., 2013), несколько локальных ценопопуляций существуют на небольших участках в долинах вдоль ручьев, часто представленные всего лишь несколькими особями и разделенные между собой большими расстояниями. *S. josikaea* – декоративный, быстрорастущий, высоко засухоустойчивый и морозостойкий вид, его экологическая пластичность определила успешную интродукцию в северных районах европейской части России (Гонтарь и др., 2010). В условиях интродукции является самым зимостойким видом по сравнению с другими представителями рода *Syringa* L. (Семенюк, Долганова, 2008; Мартынов, 2013).

Исследования проведены в г. Мурманске – самом большом в мире незамерзающем порту за полярным кругом. Город расположен в северной части Кольского полуострова, на берегу Кольского залива Баренцева моря (68°58' с. ш., 33°4' в. д.), на узкой, всхолмленной равнине, вытянутой с севера на юг на 25 км (рисунок). В Мурманске выделяют 3 внутригородские территории: Ленинский, Октябрьский и Первомайский районы, изолированные друг от друга крупными сопками. Наиболее характерными являются иллювиально-гумусовые подзолистые почвы (Переверзев, 2011). Город расположен в подзонах субарктической тундры (южный вариант) и лесотундры (Walker et al., 2018). Находится в атлантико-арктической зоне умеренного климата. На климат города значительное влияние оказывает теплое Северо-Атлантическое течение Баренцева моря. Среднегодовая температура воздуха +1.1 °С, средняя температура зимы –7.2 °С, лета +11.1 °С (Демин, 2012). Полярная ночь в Мурманске начинается 2 декабря и продолжается до 11 января, полярный день – с 22 мая по 22 июля (Богданец и др., 1998). Продолжительность вегетационного периода 120–130 дней. Ветер имеет муссонный характер. Относительная влажность воздуха колеблется в пределах 61–80 %. Годовое количество осадков составляет в среднем 495 мм. Снег в Мурманске лежит в среднем 210 дней.

2014 и 2015 гг., в которые проводились исследования, в основном соответствовали средней погодной норме региона. Есть различия по средней температуре в период, предшествующий началу вегетации. По многолетним данным, средняя температура

мая составляет 4.0 °С, в 2014 г. ее значения соответствовали норме (4.2 °С), в 2015 г. значительно выше (6.9 °С). Средняя температура вегетационного сезона – 11.6 °С в 2014 г. и 10.6 °С в 2015 г., что близко к среднестатистической (11.0 °С). Различия отмечены по температурам июля. По многолетним данным, среднемесячная температура июля составляет 12.8 °С, в июле 2014 г. она была выше (13.6 °С), в 2015 г. – значительно ниже нормы (9.9 °С).

Основными источниками загрязнения г. Мурманска являются Мурманская ТЭЦ, Мурманский морской торговый порт, завод по термической обработке твердых бытовых отходов, 35-й судоремонтный завод АО ЦС «Звездочка» и база РТП «Атомфлот». Экологическая ситуация в городе в последние годы стала резко ухудшаться за счет повышения объемов перевалки угля открытым способом и его дробления Мурманским морским торговым портом, использования мазута низкого качества местными ТЭЦ. В 2015 г. в Мурманске отмечен высокий индекс загрязнения атмосферы (ИЗА = 2.84) (Доклад..., 2015).

Методы

Исследования проводились в г. Мурманске летом 2014–2015 гг. Пробные площади (см. рисунок) заложены с севера на юг и отличаются высотой над уровнем моря, климатическими условиями: ПП1 – сквер возле торгового центра «Мир»; ПП2 – сквер на ул. Ленинградской; ПП3 – посадки сирени около автобусной остановки «Автопарк»; ПП4 – посадки сирени около автобусной остановки «Ул. Шевченко». В качестве контрольной площадки (КП) выбран сквер около Музея Военно-воздушных сил Северного флота в поселке Сафоново (19 км на северо-восток от г. Мурманска). Сквер расположен на берегу Кольского залива Баренцева моря, вдали от автомобильных дорог и промышленных производств.

Скверы Мурманска, в которых проводились исследования, созданы в 40–80-е гг. XX в. Сквер на ул. Ленинградской (ПП2) является самым старым ботаническим объектом города, созданным в довоенные годы. Здесь еще в 1940 г. были высажены первые саженцы сирени, в настоящее время доля посадок *S. josikaea* составляет 38 % от всех интродуцированных кустарников (Гонтарь и др., 2016). Посадки в сквере у торгового центра «Мир» (ПП1) датируются 1968 г. (Бродер,

1975). Здание Администрации Первомайского округа построено в 1979 г., в этот же год был заложен сквер (ПП4 – остановка «Ул. Шевченко»). В поселке Сафоново (контрольная площадка) посадки в сквере сделаны после создания музея Военно-воздушных сил Северного флота в 1976 г. На всех пробных площадках *S. josikaea* является одним из доминирующих видов. Она представлена в основном старовозрастными (41–60 лет и более) и средневозрастными (до 40 лет) особями. На всех пробных площадках преобладают растения с раскидистыми кронами высотой 3–4 м, многие из них ослаблены в связи с отсутствием ухода и возрастом.

В работе использована методика фенологических наблюдений М. С. Александровой (1978), Н. Е. Булыгина и В. Т. Ярмишко (2001). Наблюдения велись за 10 экземплярами *S. josikaea* на каждой пробной площадке с частотой 1–2 раза в неделю (с мая по октябрь) в течение двух лет. Отмечались следующие фенологические фазы: ПЧ – разворачивание почек; ПБ¹ – рост побегов (начало измерений); ПБ² – окончание роста побегов; О¹ – частичное одревеснение побегов; О² – полное одревеснение побегов; Ц¹ – начало цветения; Ц² – окончание цветения; ПЛ – завязывание плодов; Л¹ – расцветивание листьев; Л² – начало опадения листьев.

В течение двух вегетационных сезонов 2014–2015 гг. изучалась динамика роста побегов сирени. Еженедельно измерялись приросты 5 побегов на 10 маркированных растениях ($N = 50$) на каждой пробной площадке. Для исследования сезонного ритма развития *S. josikaea* рассчитаны суммы активных температур (САТ), при этом суммировались среднесуточные температуры выше 0 °С. В г. Мурманске только одна метеостанция, поэтому данных по климатическим различиям районов города нет. Показания температур получены по данным ГМС Мурманск ВМО 22113 (широта 68.95°, долгота 33.05°, высота над уровнем моря 51 м).

Результаты

В результате двух лет фенологических исследований *Syringa josikaea* получено, что вегетация сирени начинается в Мурманске 24 мая – 2 июня (табл. 1). Разворачивание почек в 2014 г. происходило при сумме положительных температур 81.8–147.7 °С, в 2015 г. при 186.7–236 °С. Синхронность пробуждения объясняется очень коротким периодом покоя у сиреней (Пенкина, Ткаченко, 1974).

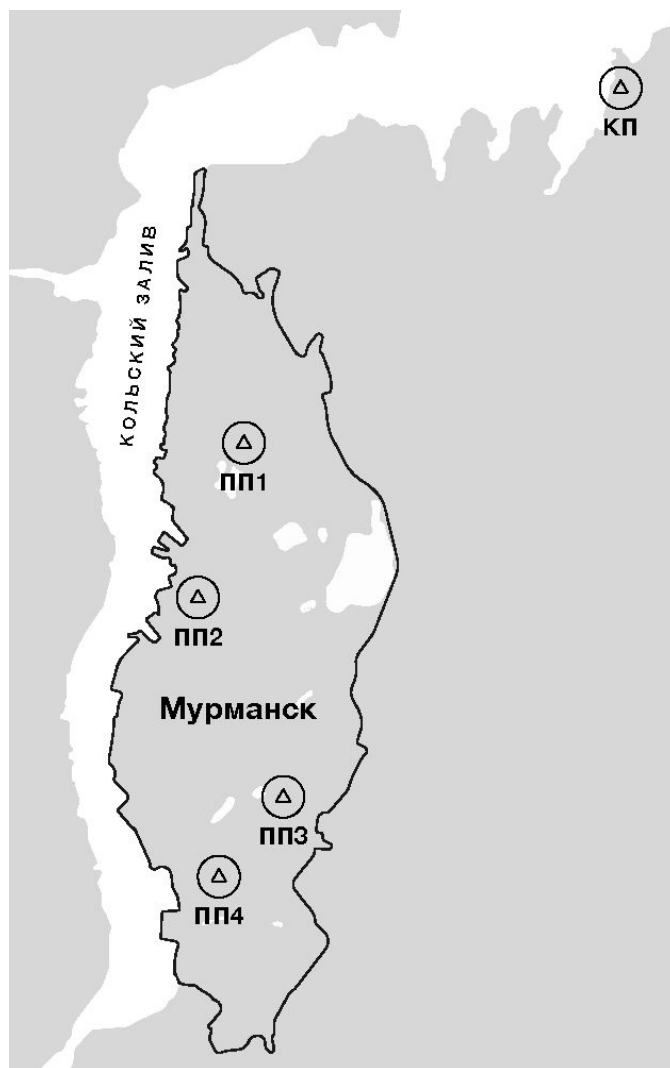


Схема расположения пробных площадок в г. Мурманске. КП – контрольная площадка в п. Сафоново; ПП1 – сквер возле торгового центра «Мир»; ПП2 – сквер на ул. Ленинградской; ПП3 – сквер около автобусной остановки «Автопарк»; ПП4 – сквер около автобусной остановки «Ул. Шевченко»
Lay out of sample plots in the city of Murmansk. КП – control plot in Safonovo; ПП1 – square near the shopping center "Mir"; ПП2 – square on the Leningradkaya Street; ПП3 – square near the bus stop "Autopark"; ПП4 – square near the bus stop "Shevchenko Street"

Таблица 1. Даты наступления фенофаз *Syringa josikaea* в г. Мурманске в 2014 и 2015 гг.

№	ПП	Год	ПЧ	ПБ ¹	ПБ ²	О ¹	О ²	Ц ¹	Ц ²	ПЛ	Л ¹	Л ²
КП		2014	23.05	03.06	5.07	28.06	05.07	05.07	20.07	17.07	21.09	5.10
		2015	01.06	03.06	5.07	28.06	11.07	11.07	18.07	17.07	25.09	8.10
ПП1		2014	24.05	03.06	6.07	28.06	05.07	06.07	21.07	17.07	20.09	6.10
		2015	01.06	03.06	6.07	28.06	11.07	11.07	18.07	17.07	25.09	8.10
ПП2		2014	01.06	03.06	12.07	29.06	05.07	08.07	20.07	16.07	14.09	3.10
		2015	29.05	03.06	7.07	27.06	12.07	10.07	20.07	16.07	25.09	4.10
ПП3		2014	02.06	03.06	12.07	29.06	06.07	10.07	22.07	19.07	20.09	4.10
		2015	29.05	03.06	7.07	27.06	12.07	10.07	21.07	19.07	27.09	4.10
ПП4		2014	02.06	03.06	12.07	29.06	06.07	10.07	22.07	19.07	14.09	4.10
		2015	29.05	03.06	7.07	27.06	12.07	10.07	21.07	19.07	27.09	4.10

Рост вегетативных побегов *S. josikaea* отмечен через несколько суток после разветвления почек. В оба года мониторинга наблюдалось синхронное начало линейно-

го роста побегов во всех ценопопуляциях г. Мурманска и в пос. Сафоново – 3 июня (табл. 1, 2), в 2014 г. при сумме положительных температур 163 °С, в 2015 г. – 248 °С.

Таблица 2. Динамика прироста побегов *Syringa josikaea* в г. Мурманске (2014–2015 гг.) (в см)

Даты	КП	ПП1	ПП2	ПП3	ПП4
03.06.2014 03.06.2015	2.4 ± 0.1 2.4 ± 0.1	2.6 ± 0.1 2.6 ± 0.1	2.3 ± 0.1 2.2 ± 0.1	3.6 ± 0.1 3.6 ± 0.1	2.9 ± 0.1 2.9 ± 0.1
08.06.2014 8.06.2015	5.5 ± 0.2 3.8 ± 0.1	5.9 ± 0.2 6.9 ± 0.2	5.1 ± 0.3 4.9 ± 0.3	7.2 ± 0.2 7.2 ± 0.2	5.4 ± 0.2 5.4 ± 0.2
14–15.06.2014 16.06.2015	7.5 ± 0.3 7.5 ± 0.4	9.8 ± 0.3 9.8 ± 0.3	7.1 ± 0.3 6.9 ± 0.3	10.9 ± 0.3 11.8 ± 0.5	8.5 ± 0.3 10.5 ± 0.4
21–22.06.2014 21.06.2015	7.5 ± 0.3 12.0 ± 0.6	12.2 ± 0.4 12.5 ± 0.4	8.3 ± 0.3 8.2 ± 0.3	12.6 ± 0.4 13.3 ± 0.6	9.8 ± 0.3 12.2 ± 0.4
28–29.06.2014 28.06.2015	10.3 ± 0.6 14.1 ± 0.7	14.8 ± 0.5 15.1 ± 0.5	10.2 ± 0.3 9.9 ± 0.3	13.1 ± 0.4 14.5 ± 0.6	11.4 ± 0.5 13.0 ± 0.4
05–06.07.2014 06.07.2015	13.0 ± 0.8 15.5 ± 0.7	16.0 ± 0.5 15.7 ± 0.6	14.5 ± 0.3 14.1 ± 0.7	16.6 ± 0.5 16.7 ± 0.7	13.5 ± 0.4 15.7 ± 0.6

Окончание роста побегов *S. josikaea* происходит с 5 по 12 июля (см. табл. 1, 2). В первый год наблюдений разница в окончании фенофазы составляла между площадками около недели, во второй год мониторинга – 1–2 дня. При этом сумма активных температур в период окончания фенофазы значительно различается по годам. Если в 2014 г. она составила 429–445 °С, то в 2015 г. – 553–567 °С. Продолжительность фазы роста вегетативных побегов – 33–35 дней, только в 2014 г. в Октябрьском (ПП2) и Первомайском районах г. Мурманска (ПП3, ПП4) этот показатель был выше – 40 дней (табл. 3). Продолжительность роста побегов характеризует морозоустойчивость вида. Чем раньше заканчивается эта фенофаза, тем больше времени для запасаания питательных веществ и подготовки к зимнему периоду покоя (Пенкина, Ткаченко, 1974).

Длина годовых приростов *S. josikaea* в конце вегетации варьирует по площадкам города в диапазоне 13.5–16.6 см в 2014 г., 14.1–16.7 см в 2015 г. Наибольшие годовые приросты в оба года мониторинга (см. табл. 2) отмечены в скверах у ТЦ «Мир» (ПП1 – Ленинский район) и на ост. «Автопарк» (ПП3 – Первомайский район). В Октябрьском районе, расположенном в центре города (сквер на ул. Ленинградской – ПП2) выявлено ингибирование роста побегов по сравнению с другими ценопопуляциями *S. josikaea* и контролем. Экспериментальная площадка расположена в районе с высоким уровнем

техногенной нагрузки: рядом с автомагистралью и железной дорогой, а также Мурманским морским торговым портом, где происходит перевалка и дробление угля открытым способом.

Частичное одревеснение побегов сирени отмечено 27–29 июня в оба года наблюдений, полное одревеснение 5–12 июля, продолжительность фенофазы составляет от 7 до 8 суток в 2014 г. и 15–16 в 2015 г. Одревеснение побегов *S. josikaea* и окончание их роста приходится в г. Мурманске на фазу начала цветения (см. табл. 1, 3), это значительно раньше, чем в других регионах России, поскольку у многих видов сирени окончание роста побегов практически совпадает с фазой окончания цветения (Полякова, 2011). Эта особенность развития *S. josikaea* в условиях арктического климата, по-видимому, связана с тем, что побеги, рано окончившие рост, успевают достаточно одревеснеть до наступления пониженных температур.

Критерием успешной интродукции является цветение и плодоношение. Фенофаза цветения в исследованных ценопопуляциях сирени венгерской начинается в Мурманске 6–11 июля. В других северных городах России, но на более низких широтах, цветение данного вида отмечается во второй половине мая – середине июня. На родине в Карпатах *S. josikaea* зацветает в конце мая – начале июня (Пенкина, Ткаченко, 1974). В 2014 г. цветение *S. josikaea* в Мурманске отмечено 5–10 июля при сумме активных

Таблица 3. Продолжительность фенологических фаз *Syringa josikaea* в г. Мурманске (2014–2015 гг.)

№ ПП	Год	ПЧ	ПБ	О	Ц	Л	Продолж. вегетации
КП	2014	12	33	8	16	15	136
	2015	3	33	15	8	14	130
ПП1	2014	11	34	8	16	17	136
	2015	3	34	15	8	14	130
ПП2	2014	3	40	7	13	20	125
	2015	6	35	16	11	10	128
ПП3	2014	2	40	8	13	15	125
	2015	6	35	16	12	8	129
ПП4	2014	2	40	8	13	21	125
	2015	6	35	16	12	8	129

температур 429.1–500.2 °С. Летом 2015 г. цветение началось практически синхронно на всех экспериментальных площадках 10–11 июля, при этом САТ составила 595–602 °С, его окончание отмечено 18–22 июля. Продолжительность данной фенофазы является одной из важнейших характеристик декоративности сиреней (Fiala, 2008). Продолжительность цветения *S. josikaea* в условиях арктического Мурманска составляет 8–16 суток (см. табл. 3), в первый год мониторинга оно было более длительным (13–16 суток), во второй – более коротким (8–12 дней). Исследования флорального органогенеза *S. josikaea* показало, что заложение и дифференциация зачатков цветков и соцветий в изучаемых ценопопуляциях г. Мурманска происходит в разное время: в контроле, на площадках ПП2 и ПП4 – осенью 2014 г., а на ПП2 и ПП3 – весной 2015 г. (Василевская, Морозова, 2017). При этом поливариантность флорального органогенеза не влияет на сроки начала и окончания цветения, его продолжительность.

Завязывание плодов у *S. josikaea* отмечено 16–19 июля (см. табл. 1, 3). Изменение окраски плодов от зеленого к коричневатому оттенку свидетельствует об их созревании, оно наблюдается в г. Мурманске значительно позже, к окончанию листопада. Листья держатся на побегах долго, расцвечивание начинается с появления коричневатого или желтоватого оттенка. Для большинства видов секции *Villosae* С. К. Schneid (сирени волосистые), к которой относится сирень венгерская, характерно только частичное пожелтение листьев. Начало фазы расцвечивания листьев (см. табл. 1) различается по годам: в 2014 г. – 14–20 сентября, в 2015 г. – 25–27 сентября. Листопад *S. josikaea* отмечен 3–8 октября при стабильно низких поло-

жительных температурах. Полное опадение листьев у *S. josikaea* происходит после выпадения осадков в виде снега, при этом листья очень долго могут находиться на побегах, нередко случаи, когда единичные листья могут оставаться на побегах в течение зимы.

Исследования показали, что продолжительность вегетационного периода *S. josikaea* на широте г. Мурманска 125–136 суток (см. табл. 3). Это значительно меньше, чем в других северных городах России. У зимостойких видов сезонное развитие протекает в более короткие сроки и, как правило, завершается в период с температурой выше +5 °С (Бабич и др., 2008). По-видимому, количество календарных дней безморозного периода вполне достаточно *S. josikaea* для прохождения всех этапов вегетативного и репродуктивного развития.

Обсуждение

С введением растений в новые места обитания изменяется не только их жизненная форма, но и период вегетации, сдвигаются сроки начала и окончания определенных фенологических фаз. Мониторинг роста и развития сирени венгерской в г. Мурманске показал, что в условиях холодного и короткого арктического лета происходит сокращение периода вегетации, значительное укорочение ряда фенофаз, их смещение на более поздние сроки.

Известно, что срок наступления вегетации – очень изменчивый признак, в значительной степени зависящий от условий среды (Бабич и др., 2008). В Мурманске вегетация *S. josikaea* начинается в конце мая – начале июня, что значительно позже, чем в городах России, расположенных в подзонах северной и средней тайги. В 2014 г. распускание почек происходило при более низких зна-

чениях суммы активных температур, чем в 2015 г. При этом на ряде пробных площадок сирень начинала вегетировать при значениях САТ 81.8–87.3 °С. В г. Тюмени разворачивание почек *S. josikaea* отмечено в разные годы при суммах активных температур 109–191 °С (Герасимова, 2015). Это подтверждает данные о том, что в северных широтах деревья и кустарники могут проходить начальные фенофазы при более низких температурах, чем в более южных регионах (Бабич и др., 2008). Некоторые авторы (Видякина, Семёнова, 2009) считают, что различия в сроках разворачивания почек по годам связаны с колебаниями весенних среднесуточных температур. Исследования *Syringa vulgaris* в Европе показали, что величина изменчивости температуры перед началом вегетации является существенным фактором, влияющим на весеннюю фенологию (Wang et al., 2018). Возможным механизмом является то, что растения ослабляют свои фенологические реакции, чтобы избежать риска замерзания в климате с более высоким уровнем изменчивости весенних температур.

Начало линейного роста побегов *S. josikaea* происходит синхронно 3 июня на всех пробных площадках г. Мурманска в оба года мониторинга, что на две – три недели позже, чем в городах, расположенных в подзонах средней и северной тайги. В 2014 г. эта фенофаза началась при сумме положительных температур 163 °С, в 2015 г. при 248 °С. В Тюмени побеги сирени венгерской трогаются в рост при САТ 196–288 °С (Герасимова, 2015). Н. А. Бабич (2008) отмечает, что начало роста побегов интродуцентов определяется особенностями их биологии и суммой весенних эффективных температур. По мнению Н. В. Поляковой (2009), наступление фенофаз начала разворачивания почек и роста побегов у сиреней в наименьшей степени контролируется генетическими особенностями вида.

Фаза роста побегов *S. josikaea* на пробных площадках г. Мурманска отличается своей непродолжительностью (33–40 суток) по сравнению с другими северными регионами. Сроки окончания роста побегов сирени, по данным Н. В. Поляковой (2011), зависят от видовых особенностей и мало связаны с условиями года. Факт интенсивного роста вегетативных побегов *S. josikaea* в условиях арктического города представляет особый интерес, поскольку при достаточно низких температурах вегетационного сезона за короткий промежуток времени побеги дают

большой прирост. Исследованиями сотрудников Полярно-альпийского ботанического сада установлено, что для интродуцированных зимостойких кустарников на Кольском полуострове характерна неустойчивая и высокая скорость роста годичных побегов (Жиров, Гонтарь, 2009), обусловленная круглосуточным освещением в условиях полярного дня и непрерывным фотосинтезом в течение всего вегетационного периода. В условиях Кольской Арктики *S. josikaea* отличается высокой газоустойчивостью (Салтан и др., 2017), и даже при высоком уровне техногенного загрязнения окружающей среды в ее ассимилирующих органах наблюдается увеличение фотосинтетической активности. Выявленное ингибирование роста побегов сирени в центре г. Мурманска (ул. Ленинградская – ПП2) свидетельствует о снижении показателей вегетативного роста у старовозрастных экземпляров в условиях антропогенного загрязнения среды. Сквер на ул. Ленинградской расположен рядом с железнодорожным транспортным узлом, автомагистралью и Мурманским морским торговым портом, где осуществляется дробление и перевалка угля на экспорт. Аналогичные результаты получены при исследовании динамики роста побегов *Sorbus gorodkovii* (Василевская, Лебедев, 2016). Многие виды сиреней являются фотопериодически нейтральными (Körner, Basler, 2010), именно эта особенность сирени венгерской обусловила ее успешное цветение в условиях арктического полярного дня. Цветение *S. josikaea* в г. Мурманске начинается в первой декаде июля, что на две – три недели позже, чем в городах, расположенных в подзонах северной и средней тайги (Северодвинск, Сыктывкар, Петрозаводск), и на полтора месяца позже, чем в подзоне южной тайги (Тюмень). В Мурманске в 2014 г. цветение *S. josikaea* началось при сумме активных температур 429–445 °С, в то время как в 2015 г. синхронное цветение на всех пробных площадках отмечено при САТ 595–602 °С. В Тюмени сирень венгерская зацветает при САТ 612–727 °С в зависимости от года (Герасимова, 2015). Показано, что у сиреней величина температурной чувствительности начала цветения уменьшается по мере продвижения в более высокие широты (Cleland et al., 2012; Wang et al., 2015). Длительность цветения *S. josikaea* в г. Мурманске составляет 8–16 суток, что близко к данным ряда авторов (Бабич и др., 2008; Мартынов, 2013; Кищенко, Потапова, 2014). Несмотря на наличие неблагоприят-

ных факторов, влияющих на рост и развитие сирени в районах ее интродукции, они практически не сказываются на цветении (Чашукина, 1970). В условиях Севера длительность периода цветения интродуцированных видов не меньше, чем в более благоприятных климатических условиях (Бабич и др., 2008).

Листопад у сирени венгерской на широте Мурманска начинается в начале октября. На основе дисперсионного анализа Н. В. Поляковой (2011) показано, что равное влияние на начало опадения листьев у представителей рода *Syringa* L. оказывают как видовые особенности, так и климатические факторы. При сохраняющейся генетической обусловленности наступления этой фенофазы значительно возрастает роль климатических факторов, непосредственно влияющих на длительность сохранения листвы (перепады температур, осадки, интенсивность ветра).

Известно, что период вегетации интродуцированных растений на Севере значительно короче, чем на их родине и в других географических районах (Бабич и др., 2008). В г. Мурманске период вегетации *S. josikae* непродолжителен и составляет 126–136 суток. Укороченность вегетационного периода *S. josikaea* в Мурманске обусловлена непродолжительным и холодным арктическим летом на данной приполярной широте. При этом сирень венгерская способна пройти все фенологические фазы, несмотря на сокращение вегетационного периода.

Заключение

В условиях атлантико-арктического климата у сирени венгерской происходит значительное укорочение фенофаз, их смещение на более поздние даты по сравнению с дру-

гими городами севера России. Развертывание почек, рост побегов, начало и окончание цветения, листопад *S. josikaea* в условиях холодного лета и полярного дня осуществляются практически синхронно в разных районах г. Мурманска, при суммах активных температур, значительно различающихся по годам. При этом фенофазы могут проходить при минимальных значениях суммы активных температур. Это может свидетельствовать о том, что процессы развития *S. josikaea* в значительной степени детерминированы генетически. Сроки прохождения растениями основных фенофаз зависят не только от климатических условий, но в равной степени от биологических особенностей видов, сложившихся под влиянием естественной среды обитания и географического происхождения последних (Пенкина, 1978; Сунцова, Иншаков, 2007). Известно, что *S. josikaea* – реликтовый вид, в естественных условиях произрастающий в горных районах. В. Л. Комаров (1940) предполагал, что *Syringa* L. является родом третичного периода, который в свое время был широко распространен в Старом Свете, в период повышенной геологической активности ареал рода был оттеснен на юг. Согласно М. Г. Попову (1949), виды рода *Syringa* L. сформировались в пребореальных мезотермальных лесах, образованных на северной окраине арктиотретичной флоры, отступающих к югу под влиянием плейстоценового ледника. Сирени венгерской свойственны высокая экологическая пластичность и устойчивость, она является видом с широкой нормой реакции, поскольку успешно вегетирует и цветет в условиях полярного дня и низких температур арктического региона.

Библиография

- Александрова М. С., Головкин Б. Н. Переселение деревьев и кустарников на Крайний Север. Л.: Наука, 1978. 114 с.
- Бабич Н. А., Залывская О. С., Травникова Г. И. Интродуценты в зеленом строительстве северных городов. Архангельск: Изд-во АГТУ, 2008. 143 с.
- Богданец Т. П., Василевская Н. В., Коммандер Я., Шевченко А. В. Экология Мурманской области с основами общей экологии. Мурманск: Милори, 1998. 188 с.
- Бродер Б. М. Некоторые итоги озеленения г. Мурманска // Флористические исследования и зеленое строительство на Кольском полуострове. Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1975. С. 148–161.
- Булыгин Н. Е., Ярмишко В. Т. Дендрология. М.: МГУЛ, 2001. 528 с.
- Василевская Н. В., Лебедев И. Е. Воздействие техногенного загрязнения г. Мурманска на рост и развитие *Sorbus gorodkovii* Rojark // Естественные и технические науки. 2016. № 4 (94). С. 23–28.
- Василевская Н. В., Морозова Д. А. Тератоморфизм пыльцы *Syringa josikaea* Jacq. при интродукции на урбанизированных территориях Российской Арктики // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер.: Биологические науки. 2016. № 8 (161). С. 7–13.
- Василевская Н. В., Морозова Д. А. Динамика флорального органогенеза *Syringa josikaea* Jacq. при интродукции в условиях арктического климата г. Мурманска // Ученые записки Петрозавод-

- ского государственного университета. Серия: Биологические науки. 2017. № 4 (165). С. 14–21.
- Видякина А. А., Семенова М. В. Фенологические наблюдения за развитием вегетативных и генеративных побегов *Syringa josikaea* Jacq. в различных районах г. Тюмени // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2008. № 9. С. 142–145.
- Герасимова А. А. Фенологический мониторинг древесно-кустарниковой растительности г. Тюмени: Дис. ... канд. биол. наук. Тюмень, 2015. 273 с.
- Гонтарь О. Б., Жиров В. К., Казаков Л. А., Святковская Е. А., Тростенюк Н. Н. Зеленое строительство в городах Мурманской области. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2010. 292 с.
- Гонтарь О. Б., Святковская Е. А., Тростенюк Н. Н., Жиров В. К. Этапы создания и анализ особенностей ассортимента декоративных древесных растений для оптимального озеленения урбанизированных территорий Крайнего Севера // Вестник МГТУ. 2011. Т. 14. № 3. С. 577–582.
- Гонтарь О. Б., Святковская Е. А., Тростенюк Н. Н., Коробейникова Н. М., Шлапак Е. П., Носатенко О. Ю. Мониторинг состояния древесных насаждений на некоторых объектах озеленения в центральной части города Мурманска // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15. № 3 (2). С. 621–625.
- Гонтарь О. Б., Макарова О. А., Дудакова Е. Ф. Скверы города Мурманска – экологические маршруты для изучения природы и истории родного края // Экологическое краеведение. Ишим, 2016. С. 146–152.
- Демин В. И. Основные климатические тенденции на Кольском полуострове за период инструментальных метеорологических измерений // Труды Кольского НЦ РАН. 2012. Т. 1. С. 99–110.
- Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2015 году. URL: <http://mtr.gov-murman.ru> (дата обращения: 12.02.2020).
- Жиров В. К., Гонтарь О. Б. Интродукция растений как приоритетное направление научной и практической деятельности Полярно-альпийского ботанического сада-института // Вестник Кольского НЦ РАН. 2009. № 1. С. 34–44.
- Кищенко И. Т., Потапова М. Н. Развитие интродуцированных видов *Syringa* (Oleaceae) в условиях Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2014. № 2. С. 16–18.
- Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 212 с.
- Логинов В. Б. К методике построения частных теорий интродукции // Теории и методы интродукции растений и зеленого строительства. Киев, 1980. С. 58–60.
- Мартынов Л. Г. Интродукция видов рода Сирень (*Syringa*) в условиях ботанического сада подзоны средней тайги // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2013. № 4. С. 25–31.
- Морозова Д. А. Фенология роста и развития *Syringa josikaea* Jacq. в условиях арктического города (на примере г. Мурманска) // Научное сообщество студентов XXI столетия. Естественные науки. Новосибирск, 2018. № 11 (69). С. 21–28.
- Обзор метеорологических условий // Мурманское управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. URL: <http://www.kolgimet.ru> (дата обращения: 01.09.2016).
- Пенкина И. Г. Сирени в Чуйской долине. Фрунзе: ИЛИМ, 1978. 56 с.
- Пенкина И. Г., Ткаченко В. И. Рост и развитие видов рода *Syringa* L. в Ботаническом саду г. Фрунзе // Известия АН Киргизской ССР. 1974. № 2. С. 67–73.
- Переверзев В. Н. Почвы и почвенный покров Кольского полуострова: история и современное состояние исследований // Вестник Кольского НЦ РАН. 2011. № 1. С. 39–43.
- Полякова Н. В. Интродукция сирени в Башкирском Предуралье // Естественные науки. 2009. № 2. С. 48–53.
- Полякова Н. В. Сезонный ритм развития видов рода *Syringa* L. в г. Уфа // Вестник Иркутской государственной сельскохозяйственной академии. 2011. № 2 (44). С. 120–125.
- Полякова Н. В., Путенихин В. П., Вафин Р. В. Сирени в Башкирском Предуралье. Интродукция и биологические особенности. Уфа: Гилем, 2010. 164 с.
- Попов М. Г. Очерк растительности и флоры Карпат. М.: МОИП, 1949. 303 с.
- Салтан Н. В., Шлапак Е. П., Жиров В. К., Святковская Е. А., Гонтарь О. Б., Тростенюк Н. Н. Изучение пластичности фотосинтетического аппарата листьев дендроинтродуцентов в условиях урбано-среды Кольской Арктики // Известия Самарского научного центра РАН. 2017. Т. 19. № 2 (3). С. 545–549.
- Семенюк Н. Б., Долганова З. В. Сохранение и расширение генофонда сирени, создание зимостойких сортов для условий Западной Сибири // Достижения науки и техники АПК. 2008. № 7. С. 22–24.
- Сунцова Л. Н., Иншаков Е. М. Древесные растения в условиях техногенной среды // Хвойные boreальной зоны. 2007. Т. 24. № 1. С. 95–99.
- Чашухина А. А. Фенологические наблюдения над декоративными деревьями и кустарниковыми растениями // Бюллетень Ботанического сада (1957–1960). Владивосток: Изд-во ДВ НЦ АН СССР, 1970. С. 114–124.

- Шлапак Е. П., Салтан Н. В., Святковская Е. А., Гонтарь О. Б., Жиров В. К. Морфологические аспекты адаптации древесных интродуцентов в урбанизированной среде Кольской Арктики [Morphological aspects of adaptation of tree introducers in the urbanized environment of the Kola Arctic // Экологическая, промышленная и энергетическая безопасность. Севастополь, 2017. С. 1572–1575.
- Abakumov E., Shamilishviliy G., Yurtaev A. Soil polychemical contamination on Beliy island as key background and reference plot for Yamal region // Polish Polar Research Journal. 2017. Vol. 30. № 3. P. 313–332.
- Chambers L. E., Altwegg R., Barbraud C., Barnard P., Beaumont L. J., Crawford R. J. M. Phenological changes in the Southern Hemisphere // PLoS One. 2013. Vol. 8. № 10. P. 1–12.
- Cleland E. E., Allen J. M., Crimmins T. M., Dunne J. A., Pau S., Travers S. E. Phenological tracking enables positive species responses to climate change // Ecology. 2012. Vol. 93. № 8. P. 1765–1771.
- DeLucia E. H., Nabity P. D., Zavala J. A. Climate change: Resetting plant-insect interactions // Plant Physiology. 2012. Vol. 160. P. 1677–1685.
- Dihoru G., Negrean G. The Red book of vascular plants of Romania // Romanian Journal of Biology. 2009. Vol. 54. № 1. P. 101–114.
- Fiala N. Measuring sustainability: Why the ecological footprint is bad economics and bad environmental science // Ecological Economics. 2008. Vol. 67. № 4. P. 519–525.
- Gill A. L., Gallinat A. S., Sanders-DeMott R., Rigden A. J., Gianotti D. J. S., Mantooth J. A., Templer P. H. Changes in autumn senescence in Northern Hemisphere deciduous trees: A meta-analysis of autumn phenology studies // Annals of Botany. 2015. Vol. 116. № 6. P. 875–888.
- Körner C., Basler D. Phenology under global warming // Science. 2010. Vol. 327. № 5972. P. 1461–1462.
- Lendvay B., Pedryc A., Holm M. Characterization of nuclear microsatellite markers for the narrow endemic *Syringa josikaea* Jacq. fil ex Rchb. // Notulae Botanicae Horti Arrobotanici cluj – Napoka. 2013. Vol. 41 № 1. P. 301–305.
- Vasilevskaya N. V., Morozova D. A. Polyvariance of floral organogenesis of *Syringa josikaea* Jacq. (Oleaceae) in the conditions of the Arctic urbanized territory // Ecology and Sustainable Development. 2018. Vol. 1. № 1. P. 31–39.
- Vasilevskaya N. V., Domachina A. D. Teratomorphism of pollen of *Larix sibirica* Ledeb. (Pinaceae Lindl.) in the Arctic urbanized territory // Czech Polar Reports. 2018. Vol. 8. № 1. P. 24–36.
- Wang H., Ge. Q., Dai J., Tao Z. Geographical pattern in first bloom variability and its relation to temperature sensitivity in the USA and China // International Journal of Biometeorology. 2015. Vol. 59. P. 961–969.
- Wang H., Dai J., Rutishauser T., Gonsamo A. Trends and variability of lilac flowering phenology // Journal of Geophysical Research: Biogeoscience. 2018. Vol. 123. № 3. P. 807–817.
- Walker D. A., Deniels J. A., Matveeva N. V. et al. Circumpolar Arctic vegetation classification // Phytocoenologia. 2018. Vol. 48. № 2. P. 181–201.

MONITORING THE GROWTH AND DEVELOPMENT OF *SYRINGA JOSIKAEA* JACQ. FIL. IN THE CONDITIONS OF THE EURO-ARCTIC REGION (ON THE EXAMPLE OF THE CITY OF MURMANSK)

VASILEVSKAYA
Natalia Vladimirovna

D.Sc., Murmansk Arctic State University, n.v.vasilevskaya@gmail.com

MOROZOVA
Darya Anatolyevna

Murmansk Arctic State University, darya-morozova@inbox.ru

Keywords:

Syringa josikae Jacq.
phenology
Arctic
growth
development
temperature

Summary: The results of 2-year monitoring of the growth and development of *Syringa josikaea* Jacq. fil (Hungarian lilac) in the conditions of the Atlantic-Arctic climate of Murmansk (68°58' s. s., 33°4' s. d.) are presented. Phenological indicators were studied at four trial sites in different districts of the city. The vegetation period of *S. josikaea* at the latitude of the city of Murmansk is 125–136 days. A significant shortening of a number of phenological phases and their shift to later dates in comparison with other cities in the North of Russia was revealed. The sum of active temperatures (SAT) above 0 °C for each phenophase was calculated. It was shown that the phenophases of bud development, shoot growth, flowering, and leaf fall of *S. josikaea* occur almost synchronously in different regions of Murmansk and in the control, with the sums of active temperatures that differ significantly over the years. At the same time, phenophases can pass at minimum values of the sum of active temperatures. It can indicate that the development processes of *S. josikaea* are largely determined by genetics. Hungarian lilac is a species with a wide response rate, since it successfully vegetates and blooms in the conditions of the polar day and low temperatures of the Arctic region.

Received on: 12 February 2020

Published on: 23 June 2020

References

- Abakumov E., Shamilishviliy G., Yurtaev A. Soil polychemical contamination on Beliy island as key background and reference plot for Yamal region, Polish Polar Research Journal. 2017. Vol. 30. No. 3. P. 313–332.
- Aleksandrova M. S. Golovkin B. N. Resettlement of trees and shrubs to the Far North. L.: Nauka, 1978. 114 p.
- Babich N. A. Zalyvskaya O. S. Travnikova G. I. Introducents in the green building of northern cities. Arhangel'sk: Izd-vo AGTU, 2008. 143 p.
- Bogdanec T. P. Vasilevskaya N. V. Kommander Ya. Shevchenko A. V. Ecology of the Murmansk region with the basics of general ecology. Murmansk: Milori, 1998. 188 c.
- Broder B. M. Some results of utility forestry of Murmansk, Floristicheskie issledovaniya i zelenoe stroitel'stvo na Kol'skom poluostrove. Apatity: Izd-vo Kol'skogo filiala AN SSSR, 1975. P. 148–161.
- Bulygin N. E. Yarmishko V. T. Dendrology. M.: MGUL, 2001. 528 p.
- Chambers L. E., Altwegg R., Barbraud C., Barnard P., Beaumont L. J., Crawford R. J. M. Phenological changes in the Southern Hemisphere, PLoS One. 2013. Vol. 8. No. 10. P. 1–12.
- Chaschuhina A. A. Phenological observations of ornamental trees and shrubs, Byulleten' Botanicheskogo sada (1957–1960). Vladivostok: Izd-vo DV NC AN SSSR, 1970. P. 114–124.
- Cleland E. E., Allen J. M., Crimmins T. M., Dunne J. A., Pau S., Travers S. E. Phenological tracking enables positive species responses to climate change, Ecology. 2012. Vol. 93. No. 8. P. 1765–1771.
- DeLucia E. H., Nabity P. D., Zavala J. A. Climate change: Resetting plant-insect interactions, Plant Physiology. 2012. Vol. 160. P. 1677–1685.
- Demin V. I. Basic climate trends on the Kola Peninsula during the period of instrumental meteorological measurements, Trudy Kol'skogo NC RAN. 2012. T. 1. P. 99–110.
- Dihoru G., Negrean G. The Red book of vascular plants of Romania, Romanian Journal of Biology. 2009.

Vol. 54. No. 1. R. 101–114.

- Fiala N. Measuring sustainability: Why the ecological footprint is bad economics and bad environmental science, *Ecological Economics*. 2008. Vol. 67. No. 4. P. 519–525.
- Gerasimova A. A. Phenological monitoring of trees and shrubs of the city of Tyumen. Tyumen', 2015. 273 p.
- Gill A. L., Gallinat A. S., Sanders-DeMott R., Rigden A. J., Gianotti D. J. S., Mantooth J. A., Templer P. H. Changes in autumn senescence in Northern Hemisphere deciduous trees: A meta-analysis of autumn phenology studies, *Annals of Botany*. 2015. Vol. 116. No. 6. P. 875–888.
- Gontar' O. B. Makarova O. A. Dudakova E. F. The squares of the city of Murmansk – ecological routes to study nature and history of the native land, *Ekologicheskoe kraevedenie*. Ishim, 2016. P. 146–152.
- Gontar' O. B. Svyatkovskaya E. A. Trostenyuk N. N. Korobeynikova N. M. Shlapak E. P. Nosatenko O. Yu. Monitoring of the state of tree plantations at some landscaping objects in the central part of the city of Murmansk, *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN*. 2013. T. 15. No. 3 (2). P. 621–625.
- Gontar' O. B. Svyatkovskaya E. A. Trostenyuk N. N. Zhiron V. K. Stages of creation and analysis of the features of the assortment of decorative woody plants for optimal landscaping of urban areas of the Far North, *Vestnik MGTU*. 2011. T. 14. No. 3. P. 577–582.
- Gontar' O. B. Zhiron V. K. Kazakov L. A. Svyatkovskaya E. A. Trostenyuk N. N. Green building in the cities of the Murmansk region. Apatity: Izd-vo KNC RAN, 2010. 292 p.
- Körner C., Basler D. Phenology under global warming, *Science*. 2010. Vol. 327. No. 5972. P. 1461–1462.
- Kischenko I. T. Potapova M. N. Development of introduced species of *Syringa* (Oleacea) in the conditions of Karelia, *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2014. No. 2. P. 16–18.
- Komarov V. L. The doctrine of the species in plants. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1940. 212 p.
- Lendvay B., Pedryc A., Holm M. Characterization of nuclear microsatellite markers for the narrow endemic *Syringa josikaea* Jacq. fil ex Rchb., *Notulae Botanicae Horti Arrobotanici cluj – Napoka*. 2013. Vol. 41 No. 1. P. 301–305.
- Loginov V. B. To the methodology of constructing private theories of introduction, *Teorii i metody introdukcii rasteniy i zelenogo stroitel'stva*. Kiev, 1980. P. 58–60.
- Martynov L. G. Introduction of species of the genus Lilac (*Syringa*) in the conditions of a botanical garden of the middle taiga subzone, *Izvestiya Komi nauchnogo centra UrO RAN*. 2013. No. 4. P. 25–31.
- Morozova D. A. Phenology of the growth and development of *Syringa josikaea* Jacq. in the conditions of the Arctic city (on example of the city of Murmansk), *Nauchnoe soobshchestvo studentov XXI stoletiya. Estestvennye nauki*. Novosibirsk, 2018. No. 11 (69). P. 21–28.
- Overview of meteorological conditions, Murmanskoe upravlenie po gidrometeorologii i monitoringu okruzhayushey sredy. URL: <http://www.kolgimet.ru> (data obrascheniya: 01.09.2016).
- Penkina I. G. Tkachenko V. I. *Syringa* L. The growth and development of species of the genus *Syringa* L. in the Botanical Garden of Frunze, *Izvestiya AN Kirgizskoy SSR*. 1974. No. 2. P. 67–73.
- Penkina I. G. Lilacs in Chui Valley. Frunze: ILIM, 1978. 56 p.
- Pereverzev V. N. Soils and soil cover of the Kola Peninsula: history and current state of research, *Vestnik Kol'skogo NC RAN*. 2011. No. 1. P. 39–43.
- Polyakova N. V. Putenihin V. P. Vafin R. V. Lilacs in the Bashkir Urals. Introduction and biological features. Ufa: Gilem, 2010. 164 p.
- Polyakova N. V. *Syringa* L. Seasonal rhythm of development of species of the genus *Syringa* L. of the city of Ufa, *Vestnik Irkutskoy gosudarstvennoy sel'skhozaystvennoy akademii*. 2011. No. 2 (44). P. 120–125.
- Polyakova N. V. Introduction of lilac in the Bashkir Urals, *Estestvennye nauki*. 2009. No. 2. P. 48–53.
- Popov M. G. Essay of vegetation and flora of the Carpathians. M.: MOIP, 1949. 303 p.
- Report on the state and environmental protection of the Murmansk region in 2015. URL: <http://mpr.gov-murman.ru> (data obrascheniya: 12.02.2020).
- Saltan N. V. Shlapak E. P. Zhiron V. K. Svyatkovskaya E. A. Gontar' O. B. Trostenyuk N. N. The study of the plasticity of the photosynthetic apparatus of the leaves of dendrointroducers in the urban environment of the Kola Arctic, *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN*. 2017. T. 19. No. 2 (3). P. 545–549.
- Semenyuk N. B. Dolganova Z. V. Preservation and expansion of the lilac gene pool, the creation of winter-hardy varieties for the conditions of Western Siberia, *Dostizheniya nauki i tehniki APK*. 2008. No. 7. P. 22–24.
- Shlapak E. P., Saltan N. V., Svyatkovskaya E. A., Gontar' O. B., Zhiron V. K. Morfologicheskie aspekty adaptatsii drevesnykh introducentov v urbanizirovannoy srede Kol'skoy Arktiki [Morphological aspects of adaptation of tree introducers in the urbanized environment of the Kola Arctic, *Ekologicheskaya, promyshlennaya i energeticheskaya bezopasnost'*. Sevastopol', 2017. P. 1572–1575.
- Suncova L. N. Inshakov E. M. Woody plants under conditions of technogenic environment, *Hvoynye boreal'noy zony*. 2007. T. 24. No. 1. P. 95–99.
- Vasilevskaya N. V. Lebedevich I. E. The impact of technogenic pollution of the city of Murmansk on the

- growth and development of *Sorbus gorodkovii* Pojark, *Estestvennye i tehicheskie nauki*. 2016. No. 4 (94). P. 23–28.
- Vasilevskaya N. V. Morozova D. A. Dynamics of floral organogenesis of *Syringa josikaea* Jacq. during introduction in the conditions of Arctic climate of the city of Murmansk, *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologicheskie nauki*. 2017. No. 4 (165). P. 14–21.
- Vasilevskaya N. V. Morozova D. A. Pollen teratomorphism of *Syringa josikaea* Jacq. during introduction in the urbanized territories of the Russian Arctic, *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Biologicheskie nauki*. 2016. No. 8 (161). P. 7–13.
- Vasilevskaya N. V., Domachina A. D. Teratomorphism of pollen of *Larix sibirica* Ledeb. (Pinaceae Lindl.) in the Arctic urbanized territory, *Czech Polar Reports*. 2018. Vol. 8. No. 1. P. 24–36.
- Vasilevskaya N. V., Morozova D. A. Polyvariance of floral organogenesis of *Syringa josikaea* Jacq. (Oleaceae) in the conditions of the Arctic urbanized territory, *Ecology and Sustainable Development*. 2018. Vol. 1. No. 1. P. 31–39.
- Vidyakina A. A. Semenova M. V. Phenological observations of the development of vegetative and generative shoots of *Syringa josikaea* Jacq. in various areas of the city of Tyumen, *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya*. 2008. No. 9. P. 142–145.
- Walker D. A., Deniels J. A., Matveeva N. V. et al. Circumpolar Arctic vegetation classification, *Phytocoenologia*. 2018. Vol. 48. No. 2. P. 181–201.
- Wang H., Dai J., Rutishauser T., Gonsamo A. Trends and variability of lilac flowering phenology, *Journal of Geophysical Research: Biogeoscience*. 2018. Vol. 123. No. 3. P. 807–817.
- Wang H., Ge. Q., Dai J., Tao Z. Geographical pattern in first bloom variability and its relation to temperature sensitivity in the USA and China, *International Journal of Biometeorology*. 2015. Vol. 59. P. 961–969.
- Zhirov V. K. Gontar' O. B. Plant introduction as a priority area of scientific and practical activity of the Polar-Alpine Botanical Garden-Institute, *Vestnik Kol'skogo NC RAN*. 2009. No. 1. P. 34–44.



УДК УДК 599.742.1:591.151

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ СИМПАТРИЧНЫХ ПСОВЫХ (*CANIS LUPUS*, *VULPES VULPES*, *NYCTEREUTES PROCYONOIDES*): КРАНИОМЕТРИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

КОРАБЛЁВ

Николай Павлович

д. б. н., ФГБОУ ВО Великолукская государственная сельскохозяйственная академия, cranlab@gmail.com

КОРАБЛЁВ

Мирослав Павлович

к. б. н., Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, mir-kor@yandex.ru

КОРАБЛЁВ

Павел Николаевич

Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник, cranlab@mail.ru

ДИКАРЁВ

Станислав Вячеславович

ФГБОУ ВО Великолукская государственная сельскохозяйственная академия, cranlab@gmail.com

Ключевые слова:

волк
лисица обыкновенная
собака енотовидная
внутрипопуляционная
изменчивость
краниометрические данные

Аннотация: В статье рассмотрены факторы и формы проявления внутрипопуляционного размерного морфологического разнообразия у трех видов симпатричных млекопитающих семейства Псовые в ограниченном географическом пространстве в интервале 60-летнего временного периода. В рамках статистического анализа различных форм полиморфизма для каждого из трех видов определены масштабы размерной морфологической изменчивости, особенности проявления этого феномена, обсуждаются возможные механизмы влияния отдельных факторов. Показано, что размерный половой диморфизм, проявляющийся в порядке усиления в ряду: енотовидная собака (ИПД = 1.7), лисица обыкновенная (ИПД = 3.01), волк (ИПД = 3.55), ассоциирован преимущественно с признаками челюстного аппарата и зубов хищников, зависит, помимо полового отбора, от социальной организации видов. Пространственная изменчивость характеризуется выраженной внутрипопуляционной структурированностью у волка и менее выраженной у лисицы и енотовидной собаки. Движущими силами этой формы полиморфизма могут выступать как биологические особенности видов с более или менее характерным территориальным консерватизмом, так и адаптации к локальным условиям обитания, что проявляется на уровне селективно значимых одонтологических и челюстных признаков. Хронографическая изменчивость, присутствующая как объективный феномен, характеризуется различными трендами у каждого из хищников, может определяться адаптациями к спектру питания, а также иметь случайную природу из-за высокой суммарной гибели животных. Соотношение изученных

форм полиморфизма указывает на доминирование индивидуальной возрастной и гендерной изменчивости. Вторым порядком по силе влияния следует учитывать географический (пространственный) фактор и хронографическую изменчивость, в совокупности они определяют пространственно-временную внутрипопуляционную динамику морфологического разнообразия.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 27 марта 2020 года

Подписана к печати: 23 июня 2020 года

Введение

Изменчивость организмов – сложный биологический феномен, играет важную роль в поддержании жизнеспособности природных популяций и служит материалом естественного отбора (Тимофеев-Ресовский и др., 1978). Поливариантность онтогенеза отдельных особей, увеличивая внутрипопуляционный полиморфизм, способствует формированию целостной и устойчивой популяционной структуры (Шварц, 1980; Яблоков, 1987). При этом пространственная структура – важная характеристика популяции, от которой зависит сценарий микроэволюционных событий. Основные представления о типах популяционной структуры и их теоретические модели подробно разработаны, имеют прочную фундаментальную основу (Wright, 1951; Kimura, Weiss, 1964; Malécot, 1975). Однако характер эволюционных преобразований в континуальных и дискретных популяциях до сих пор принадлежит к числу мало изученных вопросов. В современной широкой трактовке изменчивость объектов живой природы определяется термином «биологическое разнообразие», которое включает в себя разнообразие в рамках вида, между видами, как на фенотипическом, так и на генотипическом уровнях. Морфологическое разнообразие – одно из фундаментальных свойств живой материи и неотъемлемая часть феномена биологического разнообразия (Пузаченко, 2009). Анализ факторов и форм разнообразия биоты, включая морфологический (структурный) полиморфизм, – важная задача, стоящая перед исследователем, изучающим сложные биологические системы в контексте их непрерывного эволюционного развития. Рассматривая краниометрическую изменчивость отдельных особей как элементов системы в качестве наименьшей единицы анализа, изучение ансамбля элементов дает статистическую характеристику популяции (Пузаченко, 2016).

Для европейской территории страны волк *Canis lupus* и лисица обыкновенная *Vulpes*

vulpes – аборигенные виды сем. Canidae, филогенетически длительное время населяющие эту местность. В рамках рассматриваемого участка ареала популяции ведут начало от животных, реколонизировавших восточно-европейскую равнину после максимума последнего Валдайского оледенения, закончившегося 17–20 тыс. лет назад (Пузаченко и др., 2016). Согласно данным палеореконокструкций, растительный покров запада Тверской области (территория Центрально-Лесного заповедника) состоял из елового и сосново-березового редколесья уже 11800–11000 лет назад, подобная типология сообществ была характерна для обширных пространств Восточно-Европейской равнины и Прибалтики (Динамика лесных экосистем..., 2011). Это позволяет предполагать активное заселение территории фитофагами и хищниками, а общность формирования населения *Canis lupus* Европы подтверждается результатами филогеографических исследований (Pilot et al., 2010). Сходной филогеографической историей характеризуются и популяции лисицы обыкновенной, занимающей близкую экологическую нишу, однако, в отличие от волка, лисица, по-видимому, могла населять арктические степные районы Северной и Центральной Европы во время последнего максимума оледенения (Kutschera et al., 2013).

Енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* – инвазионный вид, интродуцированный на территории Тверской области в 1934 г. Источником современных популяций послужил выпуск 50 особей на севере региона, относящихся к подвиду *N. p. ussuriensis*, автохтонные популяции которого населяют юг Дальнего Востока. Последовавший вскоре стремительный рост численности («акклиматизационный взрыв») привел к формированию обширной метапопуляции – объединению с животными, расселяющимися из соседних регионов, где также осуществлялись интродукции. Современное население енотовидной собаки в Европе характеризуется значительной генетической гомогенностью и несет следы множествен-

ных интродукций (Кораблёв и др., 2011; Drygala et al., 2016).

Собранные на ограниченной территории и временном масштабе промысловые выборки из популяций являются удобным объектом для изучения различных форм изменчивости и послужили отправной точкой для изучения половой и пространственно-временной динамики размерного полиморфизма хищных млекопитающих сем. Canidae. В Тверской области, которая послужила центром сбора краниологических коллекций, численность псовых за три последних десятилетия характеризуется следующим соотношением: волк – 375 (минимально 80, максимально 950) особей; лисица – 8.5 тыс. особей (минимально 5.5 тыс.; максимально 12.8 тыс.). Численность енотовидной собаки превышает суммарную численность аборигенных Canidae и в последнем десятилетии составляет в среднем 12.3 тыс. особей (минимально 10.1 тыс.; максимально 14.7 тыс.) (данные уполномоченных региональных органов Росприроднадзора).

Априорные знания биологии объектов исследования, наличие морфологических и генетических данных позволяют принять исходную гипотезу существования единой популяции каждого из рассматриваемых видов в пределах географического региона исследований. Эта работа дополняет и обобщает серию публикаций, посвященных морфологической изменчивости черепа хищных млекопитающих, населяющих центр европейской части России (Кораблёв и др., 2012,

2013, 2014, 2015, 2016, 2018).

Цель работы – изучить в сравнительном межвидовом аспекте масштаб и факторы краниометрической изменчивости симпатричных для европейской территории России представителей Canidae (*Canis lupus*; *Vulpes vulpes*; *Nyctereutes procyonoides*) на внутрипопуляционном уровне.

Материалы

Объекты изучения – краниологические коллекции трех симпатричных для рассматриваемой территории представителей сем. Canidae: волк *Canis lupus*, лисица обыкновенная *Vulpes Vulpes*, енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides*, – общим объемом 1010 экз., выборки черепов каждого вида дифференцированы по полу и возрасту (табл. 1).

Регион исследования включает в себя несколько административных областей: Тверскую, Смоленскую, Вологодскую; представляет Восточно-Европейскую равнину, частично охватывает южные отроги Валдайской возвышенности, служащей Каспийско-Балтийским водоразделом, с максимальными отметками высот около 300 м н. у. м., где сохранились первичные южнотаежные экосистемы (рис. 1). В целом территория сбора материала слабо урбанизирована, покрыта преимущественно вторичными лесами и экосистемами с высокой мозаичностью, в ее границах отсутствуют географические барьеры, нарушающие панмиксию изучаемых хищников.

Таблица 1. Характеристика и распределение по видам исследованного материала

Характеристика выборки	<i>Canis lupus</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Nyctereutes procyonoides</i>
Объем; самцы/самки	326; 177/149	403; 183/157	281; 143/138
Период сбора; лет	1950–2016; 66	1958–2008; 50	1947–2015; 68
Количество признаков	15	17	13
Административная область сбора	Тверская, Смоленская, Вологодская	Тверская	Тверская, Вологодская
Количество локалитетов	7	4	4
Расстояние, км (лимиты)	80–430	100–450	60–400

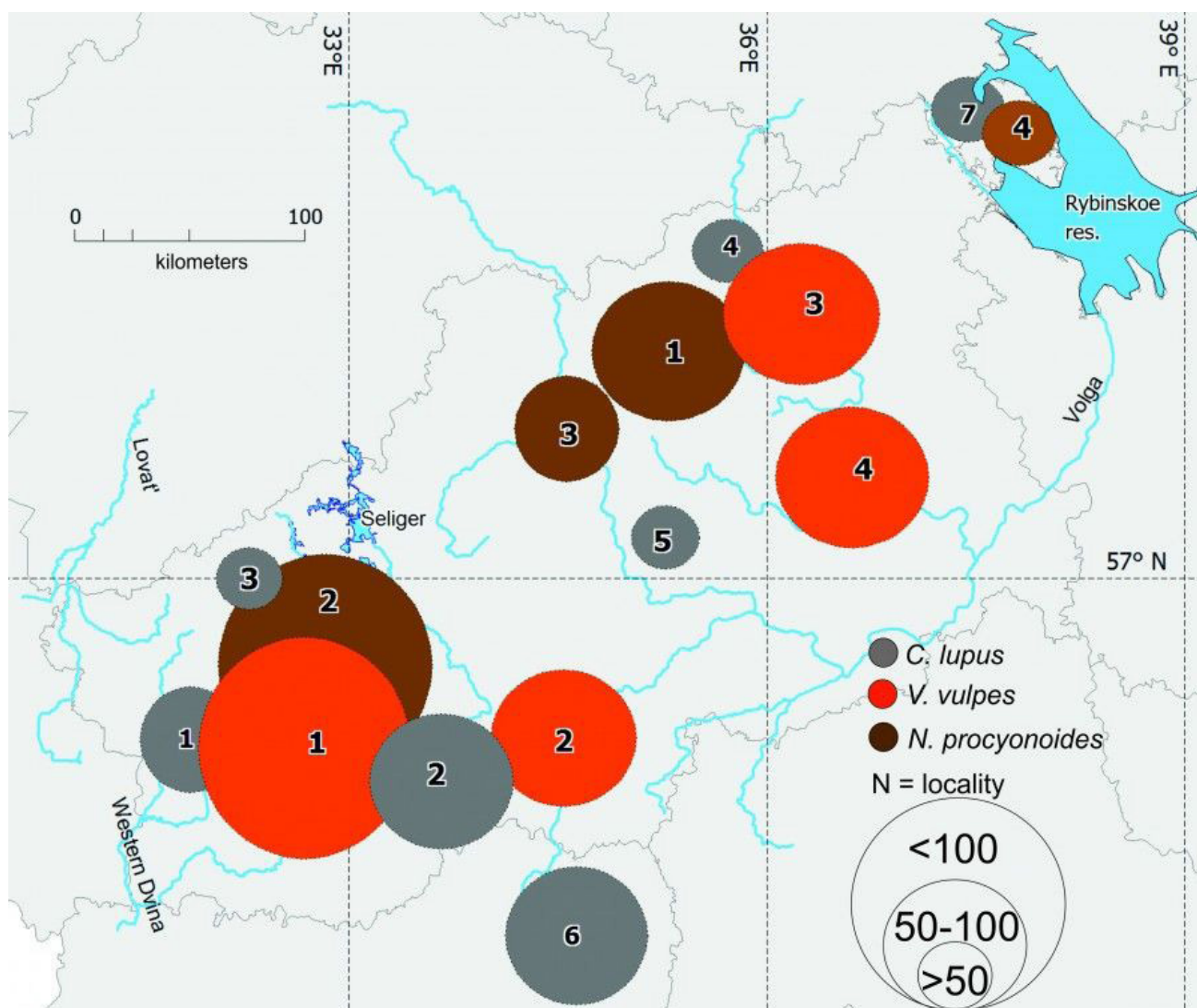


Рис. 1. Карта районов сбора материала. Номера локалитетов для каждого вида изученных Canidae показаны в эллипсах

Fig. 1. Map of collection areas. Locality numbers for each species of Canidae are shown in ellipses

В качестве тестируемых факторов полиморфизма использована половая принадлежность животных и их возраст, период добычи, расстояние между локалитетами и их географические координаты, полученные как центроиды между выборками в системе настольной картографии – геоинформационной системе. Выделение локалитетов основано на объеме поступления краниологического материала из отдельных административных районов, объединение которых осуществлялось по территориальному принципу – максимальной близости и протяженным общим границам.

Методы

Особенностью методического подхода стало применение стандартизированной методики оценки размерного морфологического разнообразия животных, занимаю-

щих в существенной мере перекрывающиеся экологические ниши в пределах единого географического пространства.

Первичная информация о размерной изменчивости получена путем измерения черепов цифровым штангенциркулем с точностью до 0.01 мм. Подробное изложение используемой схемы измерений представлено в ранее опубликованных работах: для *N. procyonoides* (Кораблёв и др., 2012); *V. vulpes* (Кораблёв и др., 2018); *C. lupus*. Подготовка цифрового материала для статистического анализа осуществлялась в рамках стандартных процедур: заполнение пропусков в измерениях поврежденных черепов методом линейной регрессии, элиминация аутлаеров, проверка на соответствие нормальному распределению и, при необходимости, его трансформация перед осуществлением параметрического многомерного анализа.

Визуализация изменчивых анатомических областей черепа выполнена на 3D-моделях объектов, полученных с помощью трехмерного сканера RangeVision Smart и программного обеспечения, поставляемого с оборудованием.

Для статистической обработки результатов измерения краниометрических признаков использовали параметрические методы многомерной статистики – общую модель двухфакторного дискриминантного анализа для изучения внутривидовой изменчивости. В качестве тестируемых факторов для определения гендерных различий учитывали пол и возраст животных, для оценки пространственной (географической) изменчивости факторами выступали географическое положение локалитета и половая принадлежность животных. В качестве непараметрического аналога использована пермутационная процедура перестановок с анализом множественного отклика (MRPP) (McCune, Grace, 2002).

С целью снижения размерности морфологического пространства проведено многомерное неметрическое шкалирование всего массива измерений отдельно для каждого вида хищников. Предикторами выступали тестируемые факторы, во всех случаях использована метрика Евклида, количе-

ство итераций составляло от 300 до 999. В дальнейшем работали с полученными осями многомерного шкалирования, которые обобщали изменчивость всех краниометрических признаков и достоверно коррелировали с предикторами. Для интерпретации результатов, количественного и качественного учета влияния факторов на полученные в ходе процедуры многомерного шкалирования макропеременные использованы ранговый коэффициент корреляции Спирмена и модели многофакторного линейного регрессионного анализа.

Для оценки влияния фактора изоляции расстоянием на морфологическую изменчивость животных применяли тест Мантеля (1000 итераций) с натуральными и логарифмированными значениями географических расстояний между локалитетами и морфологическими, оцениваемыми как квадрат дистанций Махаланобиса. Расчеты выполнены в программах: MS Excel, MapInfo, PC-ORD, IBD, Statistica 12.0, статистической среде R (R Core Team..., 2018).

Результаты

Размерный половой диморфизм
Обобщенная характеристика размерного полового диморфизма изученных представителей сем. Canidae представлена в табл. 2.

Таблица 2. Характеристика полового диморфизма псовых

Показатель	<i>Canis lupus</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Nyctereutes procyonoides</i>
Коэффициент вариации (σ/μ)	5.09 ± 0.49/4.93 ± 0.54	4.37 ± 0.39/4.62 ± 0.38	4.98 ± 0.38/4.70 ± 0.41
Средний индекс полового диморфизма (ИПД)*	3.55	3.01	1.65
Критерий Вилкоксона-ламбда (W-λ)**	0.93	0.99	0.96
Критерий Фишера (F)**	31.7; $p < 0.001$	4.8–5.46; $p \leq 0.03$	10.6; $p < 0.001$
Квадрат дистанции Махаланобиса (D^2)**	2.38; $p < 0.00001$	2.02; $p < 0.001$	0.57; $p < 0.01$
Средний % верной классификации (μ/σ)**	80.0 (91.7/56.3)	76.9 (73.4/80.5)	66.4 (67.6/65.2)
Значимо дискриминирующие признаки**	Ширина головки су- ставного отростка ниж- ней челюсти	Кондилобазальная дли- на черепа; расстояние от заднего края барабан- ных камер до переднего края резцовой кости; ширина верхнего клыка у основания	Ширина верхнего клы- ка у основания

Примечание. * – индекс полового диморфизма рассчитывали по формуле: $\text{ИПД} = 100 \times (X_{\text{♂}} - X_{\text{♀}}) / X_{\text{♀}}$, где ИПД – величина полового диморфизма в процентах; $X_{\text{♂}}$ и $X_{\text{♀}}$ – средние величины признаков для самцов и самок, отражает масштаб различий в процентах. ** – результаты дискриминантного анализа.

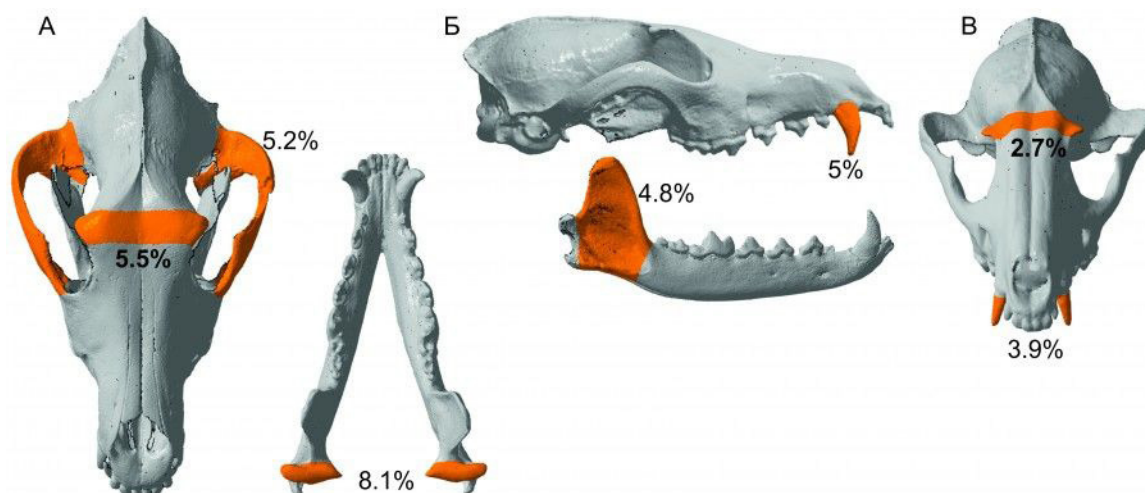


Рис. 2. Анатомические области черепа псовых с максимальным проявлением размерного полового диморфизма, % – значения ИПД. А – *C. lupus*, Б – *V. vulpes*, В – *N. procyonoides*

Fig. 2. Anatomical areas of the skull of canids with the maximum manifestation of dimensional sexual dimorphism, % – value of ISD. A – *C. lupus*, Б – *V. vulpes*, В – *N. procyonoides*

Среднее значение ИПД краниометрических признаков волка составило 3.55. В группе неполовозрелых животных ИПД был ниже – 2.88. По всем используемым в исследовании краниометрическим переменным размеры самцов превосходят размеры самок. Максимальные проявления полового диморфизма найдены для признака «ширина головки суставного отростка нижней челюсти» (ИПД = 8.1); высокие значения индекса также характерны для признаков «скуловая ширина» (ИПД = 5.5) и «ширина заглазничных отростков» (ИПД = 5.2) (рис. 2А). Минимальные межполовые различия отмечены для признаков зубной системы («длина коронки первого премоляра» (ИПД = 0.36)). Средние значения коэффициента вариации в группе взрослых самцов и самок близки, достоверные различия между ними отсутствуют ($p < 0.05$). Пол волков репродуктивного возраста корректно распознается дискриминантным анализом лучше для самцов, чем самок. На протяжении всего возраста особей, включенных в исследование, значимо дискриминирующей пол переменной служит лишь один признак – «ширина головки суставного отростка нижней челюсти».

Среднее значение ИПД по всем краниометрическим признакам взрослых особей лисы обыкновенной составило 3.01, в то время как для неполовозрелых животных существенно меньше – 1.04. За исключением заглазничного сужения самцы по всем признакам превосходят размерами самок. Максимальные значения ИПД = 5.02 характерны для ширины клыка и высоты венеч-

ного отростка ИПД = 4.80 (рис. 2Б). Средние значения коэффициента вариации самок и самцов различаются недостоверно ($p < 0.05$). Корректная классификация половой принадлежности самцов и самок в рамках дискриминантного анализа осуществляется с равной вероятностью. Наибольшей разрешающей способностью для распознавания пола обладают два признака черепа и один признак зубной системы.

Средний индекс полового диморфизма енотовидной собаки в группе взрослых животных составил 1.65, в то время как у животных предрепродуктивного возраста был незначительно ниже – 1.57. Самцы крупнее самок по всем признакам, но максимальные проявления различий характерны для ширины клыка (ИПД = 3.94) и ширины заглазничных отростков (ИПД = 2.68) (рис. 2В). Минимальные половые различия отмечены для признаков: «заглазничное сужение» (ИПД = -0.12), «длина верхнего зубного ряда» (ИПД = 0.69) и «длина нижнего зубного ряда» (ИПД = 0.86). Несмотря на близкие средние значения коэффициента вариации, достоверные различия между самцами и самками по этому показателю существуют ($p = 0.01$). Дискриминантный анализ определяет лишь один значимый для выявления пола признак – «ширина клыка у основания». Корректная классификация с равной долей вероятности определяет пол самца и самки.

Как следует из приведенных данных, максимально выраженным половым диморфизмом характеризуется череп волка, несколько меньшими гендерными различиями обладает лисица и минимально вы-

раженным половым диморфизмом – енотовидная собака. Общая тенденция для всех изученных видов – прогрессирующее увеличение размерного полового диморфизма с возрастом животных, максимальных величин этот показатель достигает у взрослых особей. Следует отметить, что наибольший половой диморфизм признаков ассоциирован с зубочелюстным аппаратом хищников и отчасти анатомическими областями черепа

– местами прикрепления жевательной мускулатуры.

Пространственная изменчивость

Популяции симпатричных видов псовых на ограниченной географической территории характеризуются достоверной пространственной морфологической структурированностью, но с различной степенью проявления этого феномена (табл. 3).

Таблица 3. Характеристика пространственной изменчивости псовых

Показатель	<i>Canis lupus</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Nyctereutes procyonoides</i>
Критерий Вилкоксона-ламбда ($W-\lambda$)	0.84–0.91	0.83–0.97	0.82–0.97
Критерий Фишера (F)	2.24–4.42	3.12–22.6	2.78–18.91
Количество значимо дискриминирующих признаков	6	6	4
Квадрат дистанции Махаланобиса (D^2) (ср. значение, лимиты)	5.21 (1.9–12.6)	1.65 (0.78–3.33)	1.65 (0.85–2.66)
Средний % верной классификации (лимиты)	63.5 (33.3–91.8)	54.6 (30.9–73.9)	60 (15.4–80.3)
MRPP/a-posteriori парно различающиеся локалитеты, количество	$T = -6.16 \dots -6.5$; $A = 0.06$; $p > 0.0001/2$	$T = -4.79$; $A = 0.01$; $p > 0.001/2$	$T = -6.5 \dots -4.41$; $A = 0.04–0.06$; $p > 0.0001/3$
Различающиеся признаки, % максимальных различий	Максимальная длина коронки P^1 верхней челюсти 12.7 %;		длина верхнего ряда коренных зубов 1.4 %;
	коронарная длина второго моляра 12.2 %;	Кондилобазальная длина черепа 2.0 %; коронарная длина P^4 1.2 %;	коронарная длина P^4 3.7 %;
	кондилобазальная длина черепа 6.8 %;	скуловая ширина 1.5 %;	ширина верхней челюсти над клыками 3.4 %;
	длина верхней челюсти 9.9 %;	длина нижней челюсти 0.8 %;	длина нижней челюсти 2.8 %
	общая длина зубного ряда нижней челюсти 4.9 %;	ширина роострума 6.9 %;	
	альвеолярная длина ряда коренных зубов нижней челюсти 2.1 %	ширина на уровне яремных отростков 2.2 %	
Оценка изоляции расостоянием (тест Мантеля)	$Z = 31.8–31708.6$; $r = -0.1–0.03$; $p \leq 0.38$	$Z = 7589.56$; $r = 0.54$; $p \leq 0.16$	$Z = 2.26–1876.1$; $r = -0.33 \dots -0.42$; $p \leq 0.57$

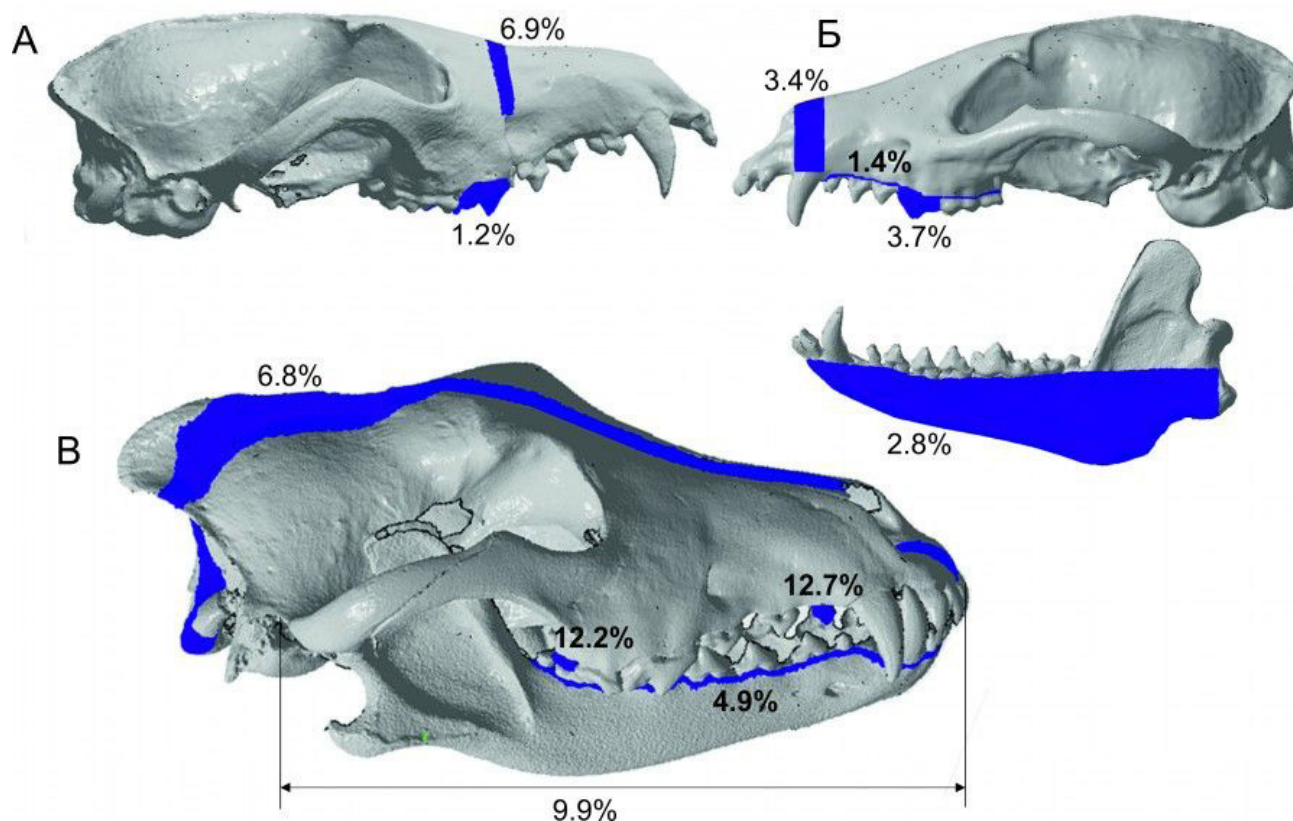


Рис. 3. Доля варьирования пространственной изменчивости краниометрических признаков псовых. А – *V. vulpes*, Б – *N. procyonoides*, В – *C. lupus*

Fig. 3. The proportion of variation in spatial variability of craniometric signs of canids. А – *V. vulpes*, Б – *N. procyonoides*, В – *C. lupus*

Рассматривая эту форму морфологической изменчивости в сравнительном межвидовом аспекте, следует констатировать наиболее выраженную пространственную структурированность в популяции волка. Об этом свидетельствуют результаты дискриминантного анализа и масштаб изменчивости значимо различающихся признаков, максимальных различий среди которых достигали признаки зубной системы и линейные размеры черепа (рис. 3В). Использование пермутационной процедуры и многомерного параметрического анализа показывает сходные результаты: с точки зрения большего морфологического своеобразия волка можно выделить два локалитета – 2 и 6, представляющие собой выборки из популяции с минимальной географической дистанцией (не более 80 км), в то время как остальные локалитеты характеризуются высокой степенью подобию.

Используемые методы статистического анализа указывают, что пространственная краниометрическая изменчивость лисицы обыкновенной менее выражена, чем у вол-

ка. В частности, об этом свидетельствует меньший диапазон изменчивости признаков, меньшая доля корректно классифицированных особей в априори определенных локалитеты, более низкие значения D^2 . У лисицы в большей степени пространственной изменчивости подвержена ширина роstrума на уровне подглазничных отверстий, коронарная длина P^4 и ширина клыка у основания (рис. 3А). Двухфакторный дискриминантный и пермутационный анализы подтверждают наиболее выраженные отличия у животных репродуктивного возраста из двух локалитетов – 1 и 4, разделенных максимальной географической дистанцией в 450–500 км.

Пространственная изменчивость енотовидной собаки выражена для четырех краниометрических признаков, определяемых с помощью дискриминантного анализа. Однако максимальный масштаб изменчивости проявили всего два признака: «коронарная длина P^4 » и «ширина верхней челюсти над клыками» (рис. 3Б). Критерии статистического анализа указывают на соотносимую

степень проявления пространственной изменчивости енотовидной собаки и лисицы. Различия заключаются в большем количестве локалитетов, различающихся морфологическим своеобразием у интродуцированного вида. Дискриминантный анализ и MRPP позволяют выделить три локалитета, достоверно различающихся в большинстве парных апостериорных сравнений и характеризующихся максимальным значением корректной классификации особей, – 1, 2 и 3.

Фактор изменчивости в соответствии с моделью «изоляция расстоянием» для из-

ученных хищников в рамках географического пространства, ограниченного дистанцией 500 км, не обнаруживает достоверной изменчивости краниометрических признаков. Иными словами, упорядоченная расстоянием изменчивость в изученных локалитетах отсутствует, поскольку сопоставление матриц морфологических и географических дистанций не выявило значимой корреляции между ними.

Хронографическая изменчивость

Для изученных видов псовых характерно проявление хронографической изменчивости краниометрических признаков (табл. 4).

Таблица 4. Характеристика хронографической изменчивости псовых

Показатель	<i>Canis lupus</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Nyctereutes procyonoides</i>
Изменчивые признаки, % изменчивости	Максимальная длина черепа 2.2 %; длина верхней челюсти 2.4 %; максимальная длина коронки P^1 верхней челюсти 8.7 %; максимальная длина коронки M^2 верхней челюсти 11.8 %; длина нижней челюсти 2.2 %	Ширина рострума 9.6 %; коронарная длина четвертого премоляра 2 %; ширина клыка 7.9 %	Кондилобазальная длина черепа 2.7 %; расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости 3.0 %; расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничных отверстий 2.8 %; коронарная длина P^4 5.4 %; ширина верхнего клыка у основания 3.5 %; ширина рострума 4.3 %; ширина по заглазничным отросткам 3 %; длина нижней челюсти 2.9 %; длина нижнего ряда коренных зубов 2.4 %; высота венечного отростка 3.2 %
Тренд изменчивости	Слабо выраженное увеличение размеров на фоне флуктуации	Флуктуация без выраженного тренда	Увеличение длины черепа на фоне флуктуации признаков, характеризующих линейные продольные размеры
Статистика изменчивых признаков Краскела – Уоллеса ($K-W$)	$H = 8.72-49.8$; $p = 0.03-0.001$	$H = 7.1-57.6$; $p < 0.001$	$H = 10.9-42.5$; $p \leq 0.01$

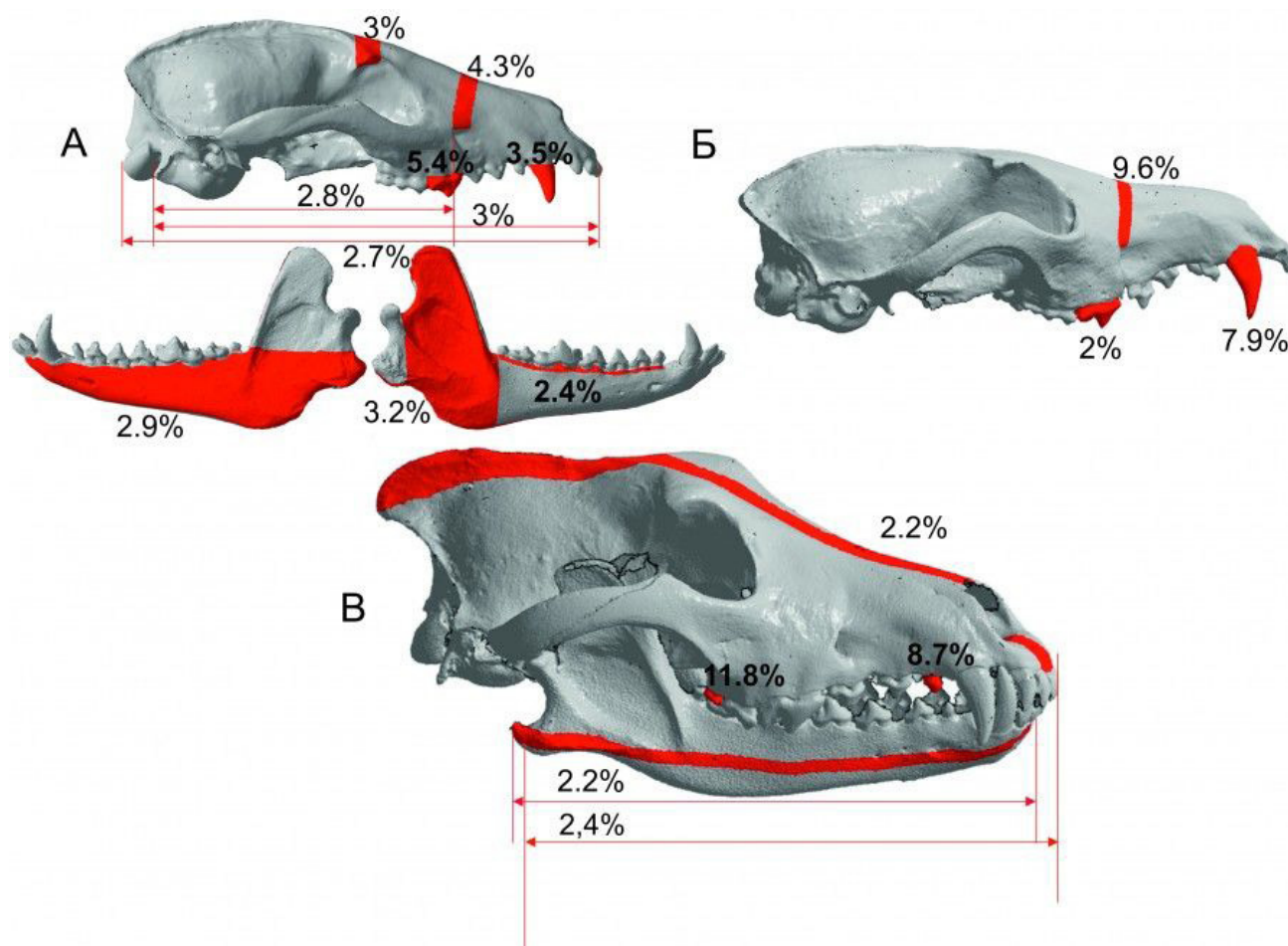


Рис. 4. Доля варьирования хронографической изменчивости краниометрических признаков псовых. А – *N. procyonoides*, Б – *V. vulpes*, В – *C. lupus*

Fig. 4. The proportion of variation in the chronographic variability of craniometric signs of canids. A – *N. procyonoides*, Б – *V. vulpes*, В – *C. lupus*

Изучение динамики морфологической изменчивости во временном аспекте позволяет выделить у волка пять переменных, характеризующих вариабельность отдельных элементов зубной системы и черепа (рис. 4В). Масштаб варьирования размеров выше у одонтологических признаков, чем краниометрических. Характер временной изменчивости имеет тренд увеличения краниометрических и уменьшения одонтологических признаков на фоне выраженной флуктуации по периодам сбора.

Анализ краниометрических признаков лисицы обыкновенной за период сбора коллекции определил достоверную и более выраженную изменчивость одного краниометрического и несколько менее появляющуюся изменчивость двух одонтологических признаков (рис. 4Б). Характер варьирования признаков не позволяет отметить выраженную тенденцию в изменчивости их разме-

ров – они флуктуируют без определенной направленности.

Хронографическая изменчивость енотовидной собаки достоверно проявляется на двух одонтологических и восьми краниометрических признаках (рис. 4А). Несмотря на большее количество изменчивых переменных, масштаб их варьирования ниже, чем у волка и лисицы. Однако характер хронографической изменчивости имеет более выраженную тенденцию укрупнения размеров, характеризующих длину черепа, что особенно отчетливо проявлялось до середины 1980-х гг., с начала 1990-х гг. наступила стабилизация размеров, а на рубеже 2010-х гг. присутствует тренд снижения размеров отдельных краниометрических переменных.

Приоритетность факторов полиморфизма

Для оценки приоритетности тестируемых

предикторов-факторов, оказывающих влияние на размерную морфологическую изменчивость изученных Canidae, использован многофакторный линейный регрессионный анализ зависимых макропеременных осей многомерного шкалирования.

Краниометрическая изменчивость волка воспроизводится тремя ОМШ (96.4 %). Доля объясняемой осями изменчивости составила: ОМШ-1 = 57.8 %; ОМШ-2 = 30.4 %; ОМШ-3 = 8.2 %, значение стресса – 0.07. ОМШ-1 коррелирует с географическим положением локалитета ($r_{\text{Spearman}} = 0.28$), в большей мере описывает изменчивость кондилобазальной длины черепа ($r_{\text{Spearman}} = -0.50$) и коронарной длины M^2 ($r_{\text{Spearman}} = 0.32$). ОМШ-2 коррелирует с полом ($r_{\text{Spearman}} = 0.21$) и возрастом ($r_{\text{Spearman}} = -0.49$), а также двенадцатью краниометрическими переменными: максимально выражены для скуловой ширины ($r_{\text{Spearman}} = -0.77$) и заглазничных отростков ($r_{\text{Spearman}} = -0.74$). ОМШ-3 коррелирует с периодом добычи животных ($r_{\text{Spearman}} = 0.14$) и всеми краниометрическими признаками, наибольшие корреляции характерны для длины черепа ($r_{\text{Spearman}} = -0.55$), длины верхней ($r_{\text{Spearman}} = -0.47$) и нижней ($r_{\text{Spearman}} = -0.45$) челюсти, признаков, характеризующих длину зубного ряда ($r_{\text{Spearman}} = -0.43...-0.44$).

Размерный полиморфизм черепа лисицы обыкновенной удовлетворительно описывается (93.9 %) тремя осями: ОМШ-1 = 65.3 %; ОМШ-2 = 16.5 %; ОМШ-3 = 12.1 %. Значение стресса составило 0.108. ОМШ-1 коррелирует с полом ($r_{\text{Spearman}} = 0.50$) и возрастом животных ($r_{\text{Spearman}} = -0.52$); ОМШ-3 – с периодом добычи ($r_{\text{Spearman}} = -0.34$) и географическим положением локалитета (долгота $r_{\text{Spearman}} = -0.45$; широта $r_{\text{Spearman}} = -0.27$). При этом ОМШ-1 воспроизводит изменчивость длины церебральной и висцеральной частей черепа ($r_{\text{Spearman}} \geq |0.70|$), а ОМШ-3 – ширину рострума, коронарную длину P^4 и ширину коронки клыка у основания.

Краниометрический полиморфизм енотовидной собаки описывается (98.1 %) двумя ОМШ: ОМШ-1 = 91 %; ОМШ-2 = 7.1 %. Значение стресса – 0.07. ОМШ-1 коррели-

рует со всеми тестируемыми факторами полиморфизма, в большей мере с районом добычи ($r_{\text{Spearman}} = -0.21$) и полом животных ($r_{\text{Spearman}} = -0.23$), в меньшей – с возрастом ($r_{\text{Spearman}} = -0.18$) и периодом добычи ($r_{\text{Spearman}} = -0.12$). Наряду с этим данная макропеременная характеризуется наибольшими значениями корреляции $r_{\text{Spearman}} = |0.70 - 0.98|$ с краниометрическими признаками, описывающими длину черепа (кондилобазальная длина, длина от барабанных камер до резцовой кости и подглазничного отверстия, межорбитальным промежутком), и одонтологическими признаками: длиной верхнего ряда коренных зубов, коронарной длиной P^4 .

Поскольку в анализ включены черепа всех особей выборки, был добавлен фактор возрастной индивидуальной аллометрической изменчивости, который, как очевидно следует из результатов анализа, доминирует над остальными факторами размерного полиморфизма.

Как показали результаты изучения, размерный половой диморфизм выступает видовой характеристикой изученных Canidae. Поэтому он стал вторым по значимости после возрастной изменчивости фактором размерного полиморфизма.

Результаты проведенного анализа в отношении волка (рис. 5) показали абсолютное преобладание фактора индивидуальной аллометрической изменчивости над размерным половым диморфизмом. Наряду с этим пространственная изменчивость превосходит по мощности проявления хронографическую. Результаты регрессионного анализа выявили сходное соотношение факторов полиморфизма у лисицы (рис. 6). Однако, в отличие от волка, факторы возрастной и половой изменчивости лисицы характеризуются близким по силе влиянием. В соотношении пространственно-временной изменчивости доминирует принадлежность к локалитету больше, чем время сбора, что свидетельствует о преобладании пространственной изменчивости над временной.

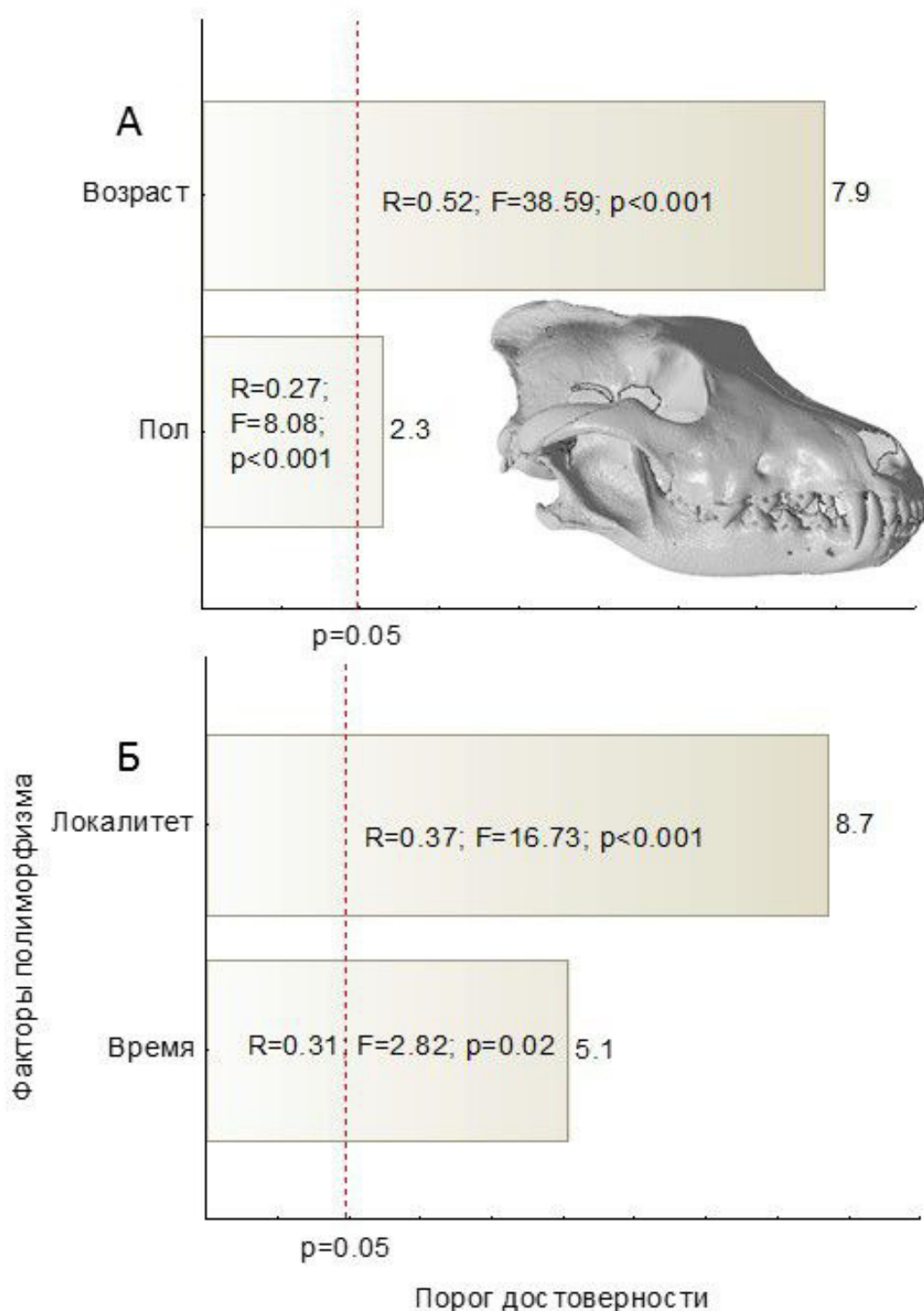


Рис. 5. Гистограммы коэффициентов Парето, характеризующие размерную морфологическую изменчивость *Canis lupus*, обобщенную с помощью макропеременных – ОМШ. Здесь и далее в столбцах показаны значения параметров регрессионной модели. А – ОМШ-2, 30.4 % изменчивости; Б – ОМШ-1, 57.8% изменчивости

Fig. 5. Pareto charts characterizing the dimensional morphological variability of *Canis lupus* generalized using macro variables - axes of non-metric multidimensional scaling (NMS). Hereinafter in columns the values of the regression model parameters are shown. А – The second axis of NMS, 30.4 % of variability, Б – The first axis of NMS, 57.8 % of variability

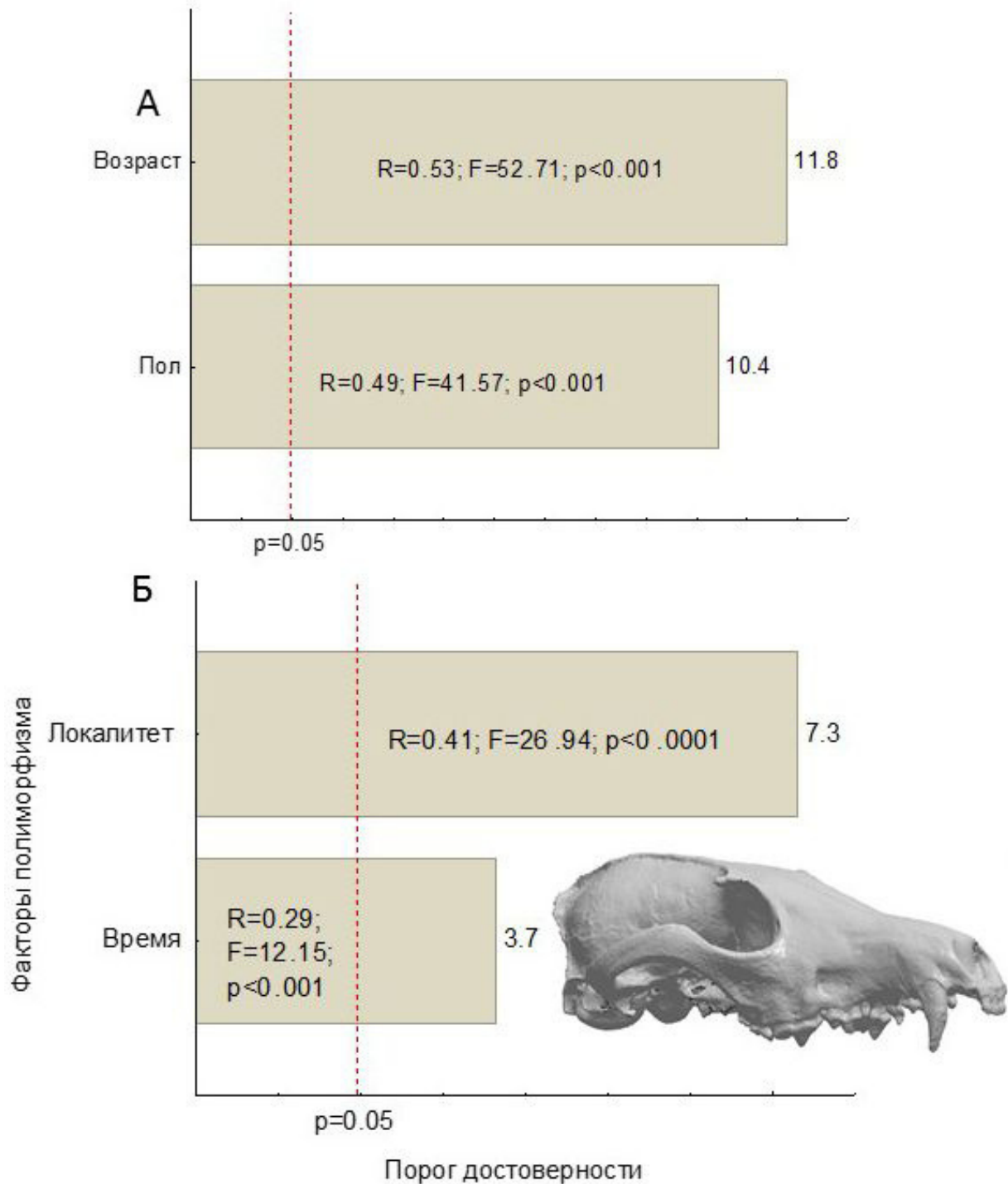


Рис. 6. Гистограммы коэффициентов Парето и характеризующие размерную морфологическую изменчивость *Vulpes vulpes*, обобщенную с помощью макропеременных – ОМШ. А – ОМШ-1, 65.3 % изменчивости; Б – ОМШ-3, 12.1 % изменчивости

Fig. 6. Pareto charts characterizing dimensional morphological variability of *Vulpes vulpes* generalized using macro variables - axes of non-metric multidimensional scaling (NMS). А – The first axis of NMS, 65.3 % of variability, Б – The third axis of NMS, 12.1 % of variability

Влияние тестируемых факторов размерного морфологического полиморфизма енотовидной собаки несколько отличается отaborигенных Canidae (рис. 7).

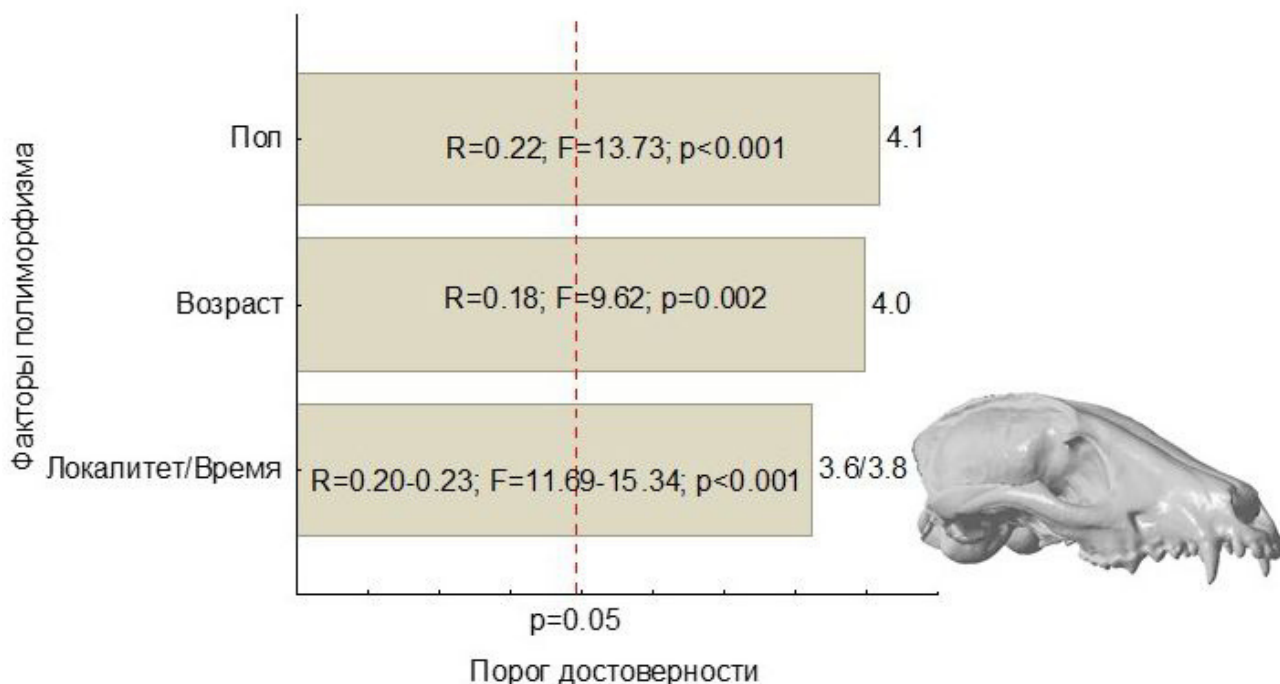


Рис. 7. Гистограммы коэффициентов Парето, характеризующие размерную морфологическую изменчивость *Nyctereutes procyonoides*, обобщенную с помощью одной макропеременной – оси многомерного шкалирования, объясняет 91 % изменчивости

Fig. 7. Pareto charts characterizing dimensional morphological variability of *Nyctereutes procyonoides* generalized using one macro variable – axis of non-metric multidimensional scaling, it explains 91 % of variability

Превалирующая доля дисперсии краниометрических признаков описывается одной осью многомерного шкалирования, что позволяет использовать эту макропеременную для характеристики соотношения факторов полиморфизма. Ведущую роль в проявлении краниометрической изменчивой играет половая принадлежность, а не возрастная составляющая, что, скорее, можно объяснить относительной гомогенностью выборки по возрастному составу, представленной черепами практически взрослых животных. На втором месте по силе влияния в паритетном соотношении выступает пространственная и временная изменчивости, по мощности лишь немногим уступающие возрастному и половому полиморфизму.

Обсуждение

Половой диморфизм

В ряду хищных млекопитающих, населяющих европейскую территорию страны, Canidae демонстрируют менее выраженные межполовые различия, чем Mustelidae (Кораблёв и др., 2014). Будучи фундаментально

обусловленным половым отбором, половой диморфизм связан с социальной организацией видов, которая у псовых отличается от таковой кунных. Волк, лисица и енотовидная собака проявляют более или менее выраженные черты моногамной стратегии размножения, являясь «облигатными моногамами», поскольку часто самец активно участвует в поимке и доставке добычи кормящей самке и ее детенышам (Kleiman, 1977). В ряду рассматриваемых видов наиболее выраженные размерные половые различия характерны для волка, половозрелые самцы которого в среднем на 3.6 % крупнее самок. Для обыкновенной лисицы также отмечены относительно высокие межполовые различия – средний размер самцов превосходит самок на 3 %. Наименее диморфна енотовидная собака, самцы которой крупнее самок лишь на 1.7 %. Такие соотношения межполовых различий подтверждаются и результатами дискриминантного анализа. Еще одну особенность проявления размерного полового диморфизма можно отметить, обратив внимание на тот факт, что максималь-

ные различия между самцами и самками обнаруживаем среди признаков, характеризующих зубной и челюстной аппараты, но не общие размеры черепа. Учитывая преимущественно моногамный образ жизни псовых рассматриваемой области, такие морфологические различия между полами призваны снизить внутривидовую конкуренцию за счет некоторой сегрегации их трофических ниш, что в большей мере выражено у волка и лисицы. Слабо выраженный половой диморфизм енотовидных собак может отражать их широкую пищевую специализацию, которая снижает не только меж-, но и внутривидовую конкуренцию. Отсутствие достоверных различий коэффициентов вариации краниометрических признаков самцов и самок указывает на сходство ширины их экологической ниши, однако различия этого показателя у енотовидной собаки заставляют с осторожностью трактовать результаты и полагать существование незначительной внутривидовой специализации обоих полов псовых, что не противоречит известным биологическим особенностям этих видов.

Пространственная изменчивость

Волк. Большинство авторов при изучении краниологических коллекций вида, собранных на территориях разного масштаба, подтверждается существенная изменчивость как краниометрических, так и одонтологических признаков (Россолимо, Долгов, 1965; Юдин, 2013; Milenković et al., 2010). Наши результаты указывают на достоверную пространственную изменчивость четырех признаков (кондилобазальной длины черепа, длины верхней челюсти, коронарной длины первого премоляра, коронарной длины второго моляра), наибольших масштабов различия достигали между локалитетами, расположенными на минимальной географической дистанции. При этом упорядоченная географическая изменчивость в соответствии с моделью «изоляция расстоянием» отсутствовала, что может быть вызвано как единообразием экологических факторов и спектра питания на изучаемой территории, так и панмиксией, определяемой биологическими особенностями волка. Пространственная структурированность популяции этого представителя Canidae может быть интерпретирована с учетом биологических особенностей. Волк – вид с ярко выраженной социальной организацией (Овсяников и др., 1985). Стая занимает определенное пространственное положение с выраженным

территориальным зонированием, описываемым посредством буферных зон (Mech, 1994) или более дифференцированных пространственных субъединиц (Эрнандес-Бланко и др., 2005; Мельник и др., 2007). Волчьи семьи могут в течение длительного времени занимать определенную местность, а их расселяющееся потомство формирует семейные пары и нередко занимает соседние участки (Mech, Boitani, 2003). Территориальный консерватизм волка (Эрнандес-Бланко и др., 2005; Мельник и др., 2007) при определенных условиях приводит к формированию внутривидовых деменов – семейных групп, характеризующихся определенным генотипическим и фенотипическим родством. Подобная социальная организация способствует проявлению эффекта Валунда, когда в результате нарушения панмиксии в мелких неравночисленных семейных группах происходит близкородственное скрещивание, и формируются временные инбредные линии, характеризующиеся морфологическим своеобразием. Однако постоянный охотничий пресс, нарушающий родственные связи и стимулирующий иммиграцию и эмиграцию особей, не позволяет этим фенотипическим различиям принять дальнейший дивергентный характер.

Лисица обыкновенная. Изменчивость краниометрических признаков вида на минимальной географической дистанции, не превышающей 150 км, обнаруживалась и ранее, в частности такие сведения известны для животных, населяющих британские острова (Huson, Page, 1980). Отмеченная нами пространственная изменчивость затрагивает ширину рострума и коронарную длину P^4 – признаки, ассоциированные с зубочелюстным аппаратом. Функциональная обусловленность признаков позволяет предполагать влияние на них как трофических, так и социальных факторов. Известно, что внутри- и межвидовые взаимодействия в рамках гильдий экологических ниш хищников могут оказывать влияние на вариабельность признаков черепа и зубной системы (Van Valen, 1965; Meiri et al., 2005). В пределах рассматриваемой территории плотность популяции лисицы не высока, в среднем составляет 0.1 особи на км², что в значительной мере нивелирует остроту внутривидовой конкуренции. Кроме того, среди симпатричных Canidae хищник не имеет прямых конкурентов и, за исключением антагонистических отношений с волком, может вступать в агрессивные межвидовые контакты

с енотовидной собакой при совместном использовании нор (Kowalczyk et al., 2008; Сидорчук, Рожнов, 2010). В изменчивости зубной системы лисицы значительную роль играют особенности рациона в различных частях ареала и на различных этапах филогенеза (Szuma, 2008; Szuma, Germonpré, 2020). Циклические колебания численности мелких млекопитающих – основных объектов питания лисицы связаны с динамичными параметрами среды Каспийско-Балтийского водораздела (Истомин, 2008), что создает предпосылки к изменению рациона хищника в масштабах территории исследования, характеризующейся высокой мозаичностью. Отсутствие упорядоченной географической изменчивости по принципу «изоляция расстоянием» в рамках изученного фрагмента ареала обусловлено биологическими особенностями вида – протяженными индивидуальными участками и высокой территориальной мобильностью. Поэтому следует предполагать комплементарное влияние на размерную вариабельность черепа лисицы обсуждаемых причин изменчивости, что в совокупности приводит к пространственной внутрипопуляционной структурированности.

Енотовидная собака. Пространственная структурированность вида связана с четырьмя признаками, но степень проявления этой формы изменчивости выражена в меньшей мере, чем у аборигенных хищников. Новейшая история популяций енотовидной собаки включает интродукцию и последующие процессы освоения территории по мере естественного расселения. Поэтому механизм возникновения пространственной структурированности может быть связан с адаптациями к новым условиям обитания, а также определяться демографическими особенностями, зависящими от путей освоения территории. Выраженная изменчивость одонтологических признаков енотовидной собаки может свидетельствовать об адаптивном характере, демонстрируя приспособление к изменившемуся спектру питания. Как показали исследования изменчивости окклюзивной поверхности зубной системы вида, фиксируются достоверные отличия в контрастном сравнении животных, интродуцированных в Европе, по отношению к популяциям автохтонного ареала (Korablev et al., 2017). В целом обнаруженная внутрипопуляционная пространственная изменчивость согласуется с биологическими особенностями

енотовидной собаки. Таковыми выступают отсутствие территориального консерватизма, склонность к широким перемещениям. Поэтому обширная метапопуляция енотовидной собаки в европейской части страны с учетом стабильно высокой численности и эврибионтности определяет слабую внутрипопуляционную структурированность.

Отсутствие упорядоченной географической изменчивости по принципу «изоляция расстоянием» у изученных представителей Canidae не стало сюрпризом. Обширные территориальные участки семейных групп волка, в европейской части страны составляющие от 200 до 280 км², индивидуальные участки лисицы порядка 30 км², годовые перемещения енотовидной собаки на расстояние до 80 км, а также относительно стабильная численность создают предпосылки для панмиксии на подобного масштаба площадях. Способствуют этому и отсутствие градиента факторов среды, а также географических барьеров, поэтому влияние подобных биологических и географических особенностей нивелирует эту модель изменчивости.

Хронографическая изменчивость

Хронографическая динамика морфологического разнообразия присутствует у всех трех изученных видов, но характеризуется различными тенденциями. При всем многообразии факторов, обсуждаемых в отношении феномена временной изменчивости животных, их можно свести к трем группам и рассмотреть в качестве гипотез.

Во-первых, внутривидовая временная изменчивость размеров млекопитающих объясняется исходя из природно-климатического контекста – глобальных климатических процессов и опосредованного антропогенного влияния. Механизм, описываемый этой концепцией, складывается из двух взаимосвязанных процессов: глобального потепления, приводящего к увеличению первичной продуктивности экосистем (eNPP Rule) (Huston, Wolverton, 2011), и прямого влияния температурного фактора, действующего на гомойотермных животных в соответствии с биогеографическим правилом Бергмана (Yom-Tov, 2003; Yom-Tov, Geffen, 2011). Частным случаем выступает антропогенное влияние, проявляющееся в формировании агроландшафтов, характеризующихся высокой продуктивностью, что часто приводит к увеличению размеров консументов высших порядков (Yom-Tov, 2003; Yom-Tov, Yom-Tov, 2012).

Во-вторых, объясняется фундаментальным правилом Копа – Депере, определяющим укрупнение размеров организмов в ходе филогенеза, и, как показали недавние исследования, этот процесс также зависит от совокупности биотических и абиотических факторов, менявшихся в физиографической истории континентов (Smith et al., 2010).

В-третьих, хронографическая изменчивость определяется биотическими взаимодействиями, формирующимися в природных сообществах в рамках системы «хищник – жертва»: размеры хищников коррелируют с размером жертвы (Mech, Paul, 2008; Yom-Tov, Geffen, 2011).

Рассмотрим более подробно обсуждаемые гипотезы в отношении хронографической изменчивости волка. Изученный участок ареала за 50-летний период характеризуется приращением температуры +2.08 °C (Пузаченко, 2012). Однако не климатические сдвиги, а депопуляция сельского населения и усиление лесопользования привели к сукцессиям и увеличению мозаичности угодий, что повлекло увеличение численности основной добычи волка – лося *Alces alces* и кабана *Sus scrofa*. Поэтому тенденцию укрупнения отдельных краниометрических признаков волка на ограниченном пространственно-временном интервале мы склонны объяснять биотическими причинами межвидового взаимодействия в системе «хищник – жертва» при регулярной охоте на лося и кабана на фоне устойчивой тенденции увеличения плотности популяции жертвы. В пользу этого свидетельствуют и проявившие хронографическую изменчивость функционально важные в добыче крупной жертвы признаки челюстного аппарата. Реалистичность гипотезы подтверждают и тренды численности крупных млекопитающих, которые доминируют в рационе волка на рассматриваемой территории.

Влияние правила Копа – Депере необходимо анализировать на достаточно больших временных периодах филогенетического масштаба, однако подобные эмпирические обобщения применялись к новейшей истории популяций волка ранее (Раменский и др., 1985).

У лисицы этот тип изменчивости носит флуктуирующий характер без определенного тренда. Изменения климатической обстановки в районе исследования не привели к глубоким трансформациям экосистем, однако хозяйственная деятельность человека в связи с усилением лесопользования и

упадком сельского хозяйства вызвала масштабные сукцессионные изменения и повысила мозаичность экосистем. Осцилляцию размеров можно связать, учитывая их функциональную обусловленность, с доминирующим типом питания в рационе хищника, например пульсационной динамикой численности преобладающей жертвы – микромаммалия, демографическая и видовая структура мелких млекопитающих, как показали мониторинговые исследования А. В. Истомина (2008) в Тверской области, характеризуется нестационарной динамикой.

Временная изменчивость интродуцированной в Европе енотовидной собаки, на наш взгляд, может быть связана с заполнением естественной экологической емкости экосистем при отсутствии напряженной внутри- и межвидовой конкуренции, т. е. объясняется тем, что животные осваивали вакантную экологическую нишу. Это заключение согласуется с высказанным С. С. Шварцем (1980) мнением об укрупнении размера тела акклиматизированных видов вследствие заполнения свободных экологических ниш в местах интродукции. Однако присутствует и функциональная причина – одонтологические признаки также претерпевают хронографическую изменчивость, что можно рассматривать сквозь призму влияния трофического фактора.

Также полагаем, что возможной причиной хронографической изменчивости псовых может быть интенсивная ненаправленная элиминация вследствие суммарной гибели, как из-за добычи человеком, так и в результате естественных причин. Доля гибели молодых зверей *Canis lupus* в течение первых двух лет жизни достигает 60–80 % (Данилов и др., 1985). Выживаемость лисицы в отдельных популяциях (районы Урала) составляет от 33 % у сеголетков до 56 % у взрослых животных (Korytin, 2002). Для сеголетков енотовидной собаки смертность достигает 61 % только за три первых месяца жизни (Kowalczyk et al., 2009). Высокая суммарная гибель особей может приводить к отклонениям от «среднего» фенотипа в большую или меньшую сторону, вызывая ненаправленные (стохастические) осцилляции размеров. Таким образом, временная изменчивость псовых в этой части ареала может быть вызвана комплексным действием ряда факторов, среди которых трофическая обстановка и стохастические факторы, вызванные интенсивной элиминацией животных в результате суммарной гибели.

Соотношение факторов полиморфизма

Общей тенденцией полиморфизма трех видов хищных млекопитающих является приоритетность влияния индивидуальной онтогенетической изменчивости. Вторым по значимости вклада служит размерный половой диморфизм. Пространственная изменчивость преобладает над хронографической, их совокупный эффект определяет пространственно-временную изменчивость животных в изученных промысловых сборах.

Результаты изучения внутрипопуляционной изменчивости хищных млекопитающих позволяют рассматривать морфологическую структурированность на минимальной географической шкале как общую закономерность. Степень наблюдаемых различий не высока, не упорядочена в географическом отношении и определяется, очевидно, сочетанием эндогенных и внешних факторов. Отмеченные морфологические различия могут не иметь адаптивных качеств, но, повышая полиморфизм, формируют сложную внутрипопуляционную систему, устойчивую к дестабилизирующим факторам, а также служат материалом для адаптациогенеза, позволяя динамично реагировать на изменяющиеся в пространственно-временном континууме параметры среды.

Заключение

Морфологическая структурированность популяций крупных и средних хищных млекопитающих на микрогеографической шкале вызвана биологическими особенностями этих видов. Самые сильные проявления наблюдаемого феномена в пространственном отношении обнаружены у волка. Это может быть связано с групповым семейным размещением и образом жизни хищника. Строгая

территориальность и тесные родственные связи формируют демы, которые нарушают равновесную численность генотипов, уклоняются от распределения Харди – Вайнберга в силу эффекта Валунда. Ситуация с лисицей может складываться по похожему сценарию. Однако менее выраженная пространственная изменчивость вида определяется и иной жизненной стратегией: варьированием репродукции от облигатной моногамии до факультативной полигамии, т. е. менее выраженной социальной организацией. Пространственная популяционная структура енотовидной собаки наименее выражена, что вполне ожидаемо, учитывая отсутствие территориальности, склонность вида к кочевому образу жизни, подобные биологические особенности предопределяют панмиксию.

В случае географического микро(мезо) масштаба пространственная структурированность популяции этих видов может не являться адаптацией к среде обитания, а носить отчасти стохастический и эфемерный характер. Демы существуют несколько поколений и исчезают, что нивелирует морфологическую структурированность. Кроме того, высокая суммарная смертность видов вносит дестабилизирующее влияние, способствуя динамичному изменению популяционной структуры. Тем не менее в отдельных случаях следует полагать и адаптивную природу селективно значимых признаков, в первую очередь одонтологических, находящихся под более сильным контролем со стороны генотипа. Этот вывод соответствует сущности синтетической теории эволюции, постулирующей преимущественное размножение определенных фенотипов (генотипов) и передачу их потомкам применительно к селективно значимым функционально обусловленным признакам.

Библиография

- Данилов П. И., Гурский И. Г., Кудактин А. Н. Размножение и структура популяции // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука, 1985. С. 378–389.
- Динамика лесных экосистем юга Валдайской возвышенности в позднем плейстоцене и голоцене / Отв. ред. Е. Ю. Новенко. М.: ГЕОС, 2011. 112 с.
- Истомин А. В. Мелкие млекопитающие в региональном экологическом мониторинге (на примере Каспийско-Балтийского водораздела). Псков: Псковский гос. пед. ун-т, 2008. 278 с.
- Кораблёв Н. П., Кораблёв М. П., Рожнов В. В., Кораблёв П. Н. Полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834), интродуцированной в бассейне Верхней Волги // Генетика. 2011. Т. 47. № 10. С. 1378–1385.
- Кораблёв Н. П., Кораблёв М. П., Кораблёв П. Н. Краниометрическая изменчивость енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray, Carnivora, Canidae) Тверской области: от интродуцентов до современных популяций // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 2012. Т. 117. № 1. С. 16–25.
- Кораблёв М. П., Кораблёв Н. П., Кораблёв П. Н. Популяционные аспекты полового диморфизма

- в гильдии куньих Mustelidae, на примере четырех видов: *Mustela lutreola*, *Neovison vison*, *Mustela putorius*, *Martes martes* // Известия РАН. Сер. биол. 2013. № 1. С. 70–78.
- Кораблёв М. П., Кораблёв П. Н., Кораблёв Н. П. Внутрипопуляционное разнообразие и внутрипопуляционная дифференциация (на примере пяти видов отряда Carnivora) // Вестник Тверского государственного университета. Сер. биология и экология. 2014. № 4. С. 114–122.
- Кораблёв М. П., Кораблёв П. Н., Кораблёв Н. П., Туманов И. Л. Внутрипопуляционный полиморфизм лесного хоря (*Mustela putorius*, Carnivora, Mustelidae) // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. № 5. С. 580–592.
- Кораблёв М. П., Кораблёв Н. П., Кораблёв П. Н., Туманов И. Л. Внутрипопуляционный полиморфизм лесной куницы (*Martes martes*, Carnivora, Mustelidae) Тверской области // Зоологический журнал. 2016. Т. 95. № 1. С. 80–93.
- Кораблёв Н. П., Кораблёв М. П., Кораблёв А. П., Кораблёв П. Н., Зиновьев А. В., Жагарайте В. А., Туманов И. Л. Факторы полиморфизма краниометрических признаков лисицы обыкновенной (*Vulpes vulpes*, Carnivora, Canidae) в центре Европейской части России // Зоологический журнал. 2018. Т. 97. № 9. С. 1175–1188.
- Мельник К. С., Эрнандес-Бланко Х. А., Литвинова Е. М., Чистополова М. Д., Огурцов С. В., Поярков А. Д. Биотопическая избирательность и характер передвижения волка *Canis lupus* (Mammalia, Canidae) в пределах его семейного участка в заповеднике Калужские Засеки // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 2007. Т. 112. № 6. С. 3–14.
- Овсяников Н. Г., Поярков А. Д., Бологов В. П. Коммуникация и социальная организация // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука, 1985. С. 295–310.
- Пузаченко Ю. Г. Биологическое разнообразие в биосфере: системологический и семантический анализ // Биосфера. 2009. Т. 1. № 1. С. 25–38.
- Пузаченко Ю. Г. Вековые изменения климата в районе заповедника // Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Вып. 6. Великие Луки, 2012. С. 6–32.
- Пузаченко Ю. Г., Желтухин А. С., Козлов Д. Н., Кораблёв Н. П., Федяева М. В., Пузаченко М. Ю., Сиунова Е. В. Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник: Научно-популярный очерк. Изд. 2-е. Тверь: ООО «Печатня», 2016. 79 с.
- Пузаченко А. Ю. Количественные закономерности морфологического разнообразия черепа млекопитающих // Сборник трудов Зоологического музея МГУ им. М. В. Ломоносова. 2016. Т. 54. С. 229–268.
- Раменский С. Е., Смирнов В. С., Гурский И. Г., Павлов М. П. Увеличение размеров одновозрастных волков в XX веке // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука, 1985. С. 261–266.
- Россолимо О. Л., Долгов В. А. Закономерности изменчивости черепа волка (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) на территории СССР // Acta Theriologica. 1965. Vol. 10. № 12. Р. 195–207.
- Сидорчук Н. В., Рожнов В. В. Европейский барсук в Дарвинском заповеднике. Традиционные и новые методы в изучении экологии и поведения норных хищников. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. 123 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1978. 407 с.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
- Эрнандес-Бланко Х. А., Поярков А. Д., Крутова В. И. Организация семейной группы волков (*Canis lupus lupus*) в Воронежском биосферном заповеднике // Зоологический журнал. 2005. Т. 84. № 1. С. 80–83.
- Юдин В. Г. Волк Дальнего Востока России. 2-е изд., перераб. и доп. Владивосток: Дальнаука, 2013. 412 с.
- Яблоков А. В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.
- Drygala F., Korablev N., Ansorge H., Fickel J., Isomursa M., Elmeros M., Kowalczyk R., Baltrunaite L., Saarma U., Schulze C., Borkenhagen P., Frantz C. A. Homogenous population genetic structure of the invasive raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Europe as a result of rapid population expansion // PLoS ONE. 2016. Vol. 11. № 4. DOI: 10.1371/journal.pone.0153098.t001.
- Huson L. W., Page R. J. C. Multivariate geographical variation of the Red fox (*Vulpes vulpes*) in Wales // Journal of Zoology. 1980. Vol. 191. P. 453–459.
- Huston M. H., Wolverton S. Regulation of animal size by eNPP, Bergmann's rule and related phenomena // Ecological Monographs. 2011. Vol. 81. P. 349–405.
- Kimura M., Weiss G. H. The Stepping Stone Model of Population Structure and the Decrease of Genetic Correlation with Distance // Genetics. 1964. Vol. 49. № 4. P. 561–576.
- Kleiman D. G. Monogamy in mammals // The Quarterly Review of Biology. 1977. Vol. 52. P. 39–68.
- Korablev N. P., Szuma E., Korablev P. N., Zinoviev A. V. Dental polymorphism of the raccoon dog in indigenous and invasive populations: internal and external causation // Mammal Research. 2017.

Vol. 62. P. 163–177.

- Korytin N. S. Analysis of Survival of the Red Fox (*Vulpes vulpes* L.) at the Phases of Population Growth and Decline // Russian Journal of Ecology. 2002. Vol. 33. № 3. P. 186–193.
- Kowalczyk R., Jędrzejewska B., Zalewski A., Jędrzejewski W. Facilitative interactions between the Eurasian badger (*Meles meles*), the red fox (*Vulpes vulpes*), and the invasive raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Białowieża Primeval Forest, Poland // Can. J. Zool. 2008. Vol. 86. P. 1389–1396.
- Kowalczyk R., Zalewski A., Jędrzejewska B., Ansorge H., Bunevich A. N. Reproduction and Mortality of Invasive Raccoon Dogs (*Nyctereutes procyonoides*) in the Białowieża Primeval Forest (Eastern Poland) // Annales Zoologici Fennici. 2009. Vol. 46. № 4. P. 291–301.
- Kutschera V., Lecomte N., Janke A., Selva N., Sokolov A., Haun T., Steyer K., Nowak C., Hailer F. A range-wide synthesis and timeline for phylogeographic events in the red fox (*Vulpes vulpes*) // BMC Evolutionary Biology. 2013. Vol. 13. P. 114.
- Malécot G. Heterozygosity and relationship in regularly subdivided populations // Theoretical Population Biology. 1975. Vol. 8. № 2. P. 212–241.
- McCune B., Grace J. B. Analysis of Ecological Communities. Oregon, Gleneden Beach: MjM Software Design, 2002. 300 p.
- Mech L. D. Buffer Zones of Territories of Gray Wolves as Regions of Intraspecific Strife // Journal of Mammalogy. 1994. Vol. 75. № 1. P. 199–202.
- Mech L. D., Boitani L. Wolf Social Ecology. USGS Northern Prairie Wildlife Research Center, 2003. 318 p.
- Mech L. D., Paul W. J. Wolf body mass cline across Minnesota related to taxonomy? // Can. J. Zool. 2008. Vol. 86. № 8. P. 933–936.
- Milenković M., Ipetic V. J. S., Blagoevic J., Tatovic S., Vujosevic M. Skull variation in Dinaric–Balkan and Carpathian gray wolf populations revealed by geometric morphometric approaches // Journal of Mammalogy. 2010. Vol. 91. № 2. P. 376–386.
- Meiri S., Dayan T., Simberloff D. Variability and Sexual Size Dimorphism in Carnivores: Testing the Niche Variation Hypothesis // Ecology. 2005. Vol. 86. № 6. P. 1432–1440.
- Pilot M., Branicki W., Jędrzejewski W., Goszczyński J., Jędrzejewska B., Dykyy I., Shkvyrya M., Tsingarska E. Phylogeographic history of grey wolves in Europe // BMC Evolutionary Biology. 2010. Vol. 10. P. 104.
- R Core Team, R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/2018>.
- Smith F. A. et al. The Evolution of Maximum Body Size of Terrestrial Mammals // Science. 2010. Vol. 330. P. 1216–1219. DOI: 10.1126/science.1194830.
- Szuma E. Evolutionary and climatic factors affecting tooth size in the red fox *Vulpes vulpes* in the Holarctic // Acta Theriologica. 2008. Vol. 53. P. 289–332.
- Szuma E., Germonpré M. Size of the lower carnassial in the arctic and the red fox from Late Pleistocene in Belgium compared to other ancient and extant populations // Mammal Research. 2020. Vol. 65. P. 127–139.
- Yom-Tov Y. Body sizes of carnivores commensal with humans have increased over the past 50 years // Functional Ecology. 2003. Vol. 17. P. 323–327.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S. Observations on variation in skull size of three mammals in Israel during the 20th century // Zoologischer Anzeiger. 2012. Vol. 251. P. 331–334.
- Yom-Tov Y., Geffen E. Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls // Biological Reviews. 2011. Vol. 86. P. 531–541.
- Van Valen L. M. Morphological variation and the width of the ecological niche // Am. Nat. 1965. Vol. 99. P. 377–390.
- Wright S. The genetic structure of populations // Ann. Eugen. 1951. Vol. 15. P. 323–354.

Благодарности

Исследования поддержаны РФФИ и Правительством Тверской области 14-04-97510; 18-44-690001. Авторы искренне благодарны профессору А. В. Зиновьеву за предоставленную возможность работать с краниологическими коллекциями Тверского государственного университета. Выражаем признательность рецензентам, замечания которых позволили улучшить качество публикации, и организаторам Чтений за приглашение участвовать в работе встречи.

INTRA-POPULATION POLYMORPHISM OF SYMPATRIC CANIDS (*CANIS LUPUS*, *VULPES VULPES*, *NYCTEREUTES PROCYONOIDES*): CRANIOMETRIC DATA

KORABLEV
Nikolay Pavlovich

D.Sc., Velikie Luki State Agricultural Academy, cranlab@gmail.com

KORABLEV
Miroslav Pavlovich

Ph.D., Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, mir-kor@yandex.ru

KORABLEV
Pavel Nikolaevich

Central Forest State Nature Biosphere Reserve, cranlab@mail.ru

DIKAREV
Stanislav Vyacheslavovich

Velikie Luki State Agricultural Academy, cranlab@gmail.com

Keywords:

wolf
red fox
raccoon dog
intra-population
variability
craniometric data

Summary: Studying essential background of mammalian biology at the level of intra-population morphological diversity provides important information for understanding the patterns of formation and stability of complex biological systems, and serves as an important basis for developing in-situ management and conservation of biological diversity. The article discusses the factors and forms of manifestations of intra-population dimensional morphological diversity in three species of sympatric mammals of the Canids family in a limited geographical area within a 60-year time period. In the framework of statistical analysis of various forms of polymorphism for each of three forms, the magnitude of the dimensional and morphological variability, the features of this phenomenon and the possible mechanisms of influence of individual factors are discussed. It is shown that the dimension of sexual dimorphism (SSD) is manifested in the order of amplification in the row: the raccoon dog (ISD = 1.7), red fox (ISD = 3.01), wolf (ISD = 3.55). It is associated mainly with signs of jaw apparatus and carnassial teeth. In addition to sexual selection, SSD depends on the social organization of species. Spatial variability in the studied species is characterized by pronounced intra-population structure in the grey wolf and less pronounced in the red fox and raccoon dog. The driving forces of this form of polymorphism can be both the biological features of species with more or less characteristic territorial conservatism, and adaptation to local living conditions, which is manifested at the level of selectively significant functional odontological and maxillary features. Chronographic variability, present as an objective phenomenon, is characterized by different trends in each of the predators. It can be determined by adaptations to the food spectrum, and also has a random nature due to the high total death of animals. The ratio of the studied forms of polymorphism indicates the dominance of individual age and gender variability. The geographical (spatial) factor and chronographic variability should be considered as the second order of influence; they together determine the spatial-temporal dynamics of intra-population morphological diversity.

Received on: 27 March 2020

Published on: 23 June 2020

References

Blanko H. A. Poyarkov A. D. Krutova V. I. Organization of a family group of wolves (*Canis lupus lupus*) in the Voronezh Biosphere Reserve, Zoologicheskii zhurnal. 2005. T. 84. No. 1. P. 80–83.

- Craniometric variability of racoon dogs (*Nyctereutes procyonoides* Grey., carnivora, Canidae) of Tver region: from introducents to modern populations, Byulleten' Moskovskogo obschestva ispytateley prirody. Otd. biol. 2012. T. 117. No. 1. P. 16–25.
- Danilov P. I. Gurskiy I. G. Kudaktin A. N. Reproduction and population structure. Breeding, Volk. Proishozhdenie, sistematika, morfologiya, ekologiya. M.: Nauka, 1985. P. 378–389.
- Drygala F., Korablev N., Ansorge H., Fickel J., Isomursa M., Elmeros M., Kowalczyk R., Baltrunaite L., Saarma U., Schulze C., Borkenhagen P., Frantz C. A. Homogenous population genetic structure of the invasive raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Europe as a result of rapid population expansion, PLoS ONE. 2016. Vol. 11. No. 4. DOI: 10.1371/journal.pone.0153098.t001.
- Dynamics of forest ecosystems in the South of the Valdai Upland in the Late Paleyostocene and Holocene, Otv. red. E. Yu. Novenko. M.: GEOS, 2011. 112 p.
- Huson L. W., Page R. J. C. Multivariate geographical variation of the Red fox (*Vulpes vulpes*) in Wales, Journal of Zoology. 1980. Vol. 191. P. 453–459.
- Huston M. H., Wolverton S. Regulation of animal size by eNPP, Bergmann's rule and related phenomena, Ecological Monographs. 2011. Vol. 81. R. 349–405.
- Intra-population diversity and intra-population differentiation (on the example of five species of the Carnivora order), Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. biologiya i ekologiya. 2014. No. 4. P. 114–122.
- Istomin A. V. Small mammals in regional environmental monitoring (on the example of the Caspian-Baltic watershed). Pskov: Pskovskiy gos. ped. un-t, 2008. 278 p.
- Kimura M., Weiss G. H. The Stepping Stone Model of Population Structure and the Decrease of Genetic Correlation with Distance, Genetics. 1964. Vol. 49. No. 4. P. 561–576.
- Kleiman D. G. Monogamy in mammals, The Quarterly Review of Biology. 1977. Vol. 52. P. 39–68.
- Korablev N. P., Szuma E., Korablev P. N., Zinoviev A. V. Dental polymorphism of the raccoon dog in indigenous and invasive populations: internal and external causation, Mammal Research. 2017. Vol. 62. R. 163–177.
- Korytin N. S. Analysis of Survival of the Red Fox (*Vulpes vulpes* L.) at the Phases of Population Growth and Decline, Russian Journal of Ecology. 2002. Vol. 33. No. 3. P. 186–193.
- Kowalczyk R., Jędrzejewska B., Zalewski A., Jędrzejewski W. Facilitative interactions between the Eurasian badger (*Meles meles*), the red fox (*Vulpes vulpes*), and the invasive raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Białowieża Primeval Forest, Poland, Can. J. Zool. 2008. Vol. 86. P. 1389–1396.
- Kowalczyk R., Zalewski A., Jędrzejewska B., Ansorge H., Bunevich A. N. Reproduction and Mortality of Invasive Raccoon Dogs (*Nyctereutes procyonoides*) in the Białowieża Primeval Forest (Eastern Poland), Annales Zoologici Fennici. 2009. Vol. 46. No. 4. P. 291–301.
- Kutschera V., Lecomte N., Janke A., Selva N., Sokolov A., Haun T., Steyer K., Nowak C., Hailer F. A range-wide synthesis and timeline for phylogeographic events in the red fox (*Vulpes vulpes*), BMC Evolutionary Biology. 2013. Vol. 13. P. 114.
- Malécot G. Heterozygosity and relationship in regularly subdivided populations, Theoretical Population Biology. 1975. Vol. 8. No. 2. P. 212–241.
- McCune B., Grace J. B. Analysis of Ecological Communities. Oregon, Gleneden Beach: MjM Software Design, 2002. 300 p.
- Mech L. D. Buffer Zones of Territories of Gray Wolves as Regions of Intraspecific Strife, Journal of Mammalogy. 1994. Vol. 75. No. 1. P. 199–202.
- Mech L. D., Boitani L. Wolf Social Ecology. USGS Northern Prairie Wildlife Research Center, 2003. 318 p.
- Mech L. D., Paul W. J. Wolf body mass cline across Minnesota related to taxonomy?, Can. J. Zool. 2008. Vol. 86. No. 8. R. 933–936.
- Meiri S., Dayan T., Simberloff D. Variability and Sexual Size Dimorphism in Carnivores: Testing the Niche Variation Hypothesis, Ecology. 2005. Vol. 86. No. 6. P. 1432–1440.
- Mel'nik K. S. Blanko H. A. Litvinova E. M. Chistopolova M. D. Ogurcov S. V. Poyarkov A. D. Biotopic selectivity and movement patterns of the grey wolf *Canis lupus* (Mammalia, Canidae) within its family site in the Kaluzhskie Zaseki Nature Reserve, Byulleten' Moskovskogo obschestva ispytateley prirody. Otd. biol. 2007. T. 112. No. 6. P. 3–14.
- Milenković M., Ipetić V. J. S., Blagojević J., Tatović S., Vujosević M. Skull variation in Dinaric–Balkan and Carpathian gray wolf populations revealed by geometric morphometric approaches, Journal of Mammalogy. 2010. Vol. 91. No. 2. R. 376–386.
- Ovsyanikov N. G. Poyarkov A. D. Bologov V. P. Communication and social organization, Volk. Proishozhdenie, sistematika, morfologiya, ekologiya. M.: Nauka, 1985. P. 295–310.
- Pilot M., Branicki W., Jędrzejewski W., Goszczyński J., Jędrzejewska B., Dykyy I., Shkvyrya M., Tsingarska E. Phylogeographic history of grey wolves in Europe, BMC Evolutionary Biology. 2010. Vol. 10. P. 104.
- Population aspects of sexual dimorphism in the Mustelidae guild on the example of four species: *Mustela lutreola*, *Neovison vison*, *Mustela putorius*, *Martes martes*, Izvestiya RAN. Ser. biol. 2013. No. 1. P. 70–78.

- Puzachenko A. Yu. The Quantitative patterns of morphological diversity of mammalian skull, Sbornik trudov Zoologicheskogo muzeya MGU im. M. V. Lomonosova. 2016. T. 54. C. 229–268.
- Puzachenko Yu. G. Zheltuhin A. S. Kozlov D. N. Fedyaeva M. V. Puzachenko M. Yu. Siunova E. V. Central Forest State Nature Biosphere Reserve. Izd. 2-e. Tver': OOO «Pechatnya», 2016. 79 p.
- Puzachenko Yu. G. Biodiversity in the biosphere: a systemic and semantic analysis, Biosfera. 2009. T. 1. No. 1. P. 25–38.
- Puzachenko Yu. G. Century-old climate change in the area of the reserve, Trudy Central'no-Lesnogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika. Vyp. 6. Velikie Luki, 2012. P. 6–32.
- R Core Team, R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/2018>.
- Ramenskiy S. E. Smirnov V. S. Gurskiy I. G. Pavlov M. P. Increasing the size of the same-age wolves in the 20th century, Volk. Proishozhdenie, sistematika, morfologiya, ekologiya. M.: Nauka, 1985. P. 261–266.
- Resovskiy N. V. Voroncov N. N. Yablokov A. V. Brief outline of the theory of evolution. M.: Nauka, 1978. 407 p.
- Rossolimo O. L. Dolgov V. A. Regularities of variability of the skull of the wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) in the territory of the USSR, Acta Theriologica. 1965. Vol. 10. No. 12. R. 195–207.
- Rozhnov V. V. Polymorphism of the control area of mitochondrial DNA of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834) introduced to the Upper Volga basin, Genetika. 2011. T. 47. No. 10. P. 1378–1385.
- Shvarc S. S. Ecological patterns of evolution. M.: Nauka, 1980. 277 p.
- Sidorchuk N. V. Rozhnov V. V. European badger in the Darwin Reserve. Traditional and new methods in the study of ecology and behavior of burrowing predators. M.: T-vo nauchnyh izdaniy KMK, 2010. 123 p.
- Smith F. A. et al. The Evolution of Maximum Body Size of Terrestrial Mammals, Science. 2010. Vol. 330. P. 1216–1219. DOI: 10.1126/science.1194830.
- Szuma E. Evolutionary and climatic factors affecting tooth size in the red fox *Vulpes vulpes* in the Holarctic, Acta Theriologica. 2008. Vol. 53. P. 289–332.
- Szuma E., Germonpré M. Size of the lower carnassial in the arctic and the red fox from Late Pleistocene in Belgium compared to other ancient and extant populations, Mammal Research. 2020. Vol. 65. P. 127–139.
- Tumanov I. L. Intra-population polymorphism of the pine marten (*Martes martes*, Carnivora, Mustelidae) of the Tver oblast, Zoologicheskii zhurnal. 2016. T. 95. No. 1. P. 80–93.
- Tumanov I. L. Intra-population polymorphism of the polecat (*Mustela putorius*, Carnivora, Mustelidae), Zoologicheskii zhurnal. 2015. T. 94. No. 5. P. 580–592.
- Van Valen L. M. Morphological variation and the width of the ecological niche, Am. Nat. 1965. Vol. 99. P. 377–390.
- Wright S. The genetic structure of populations, Ann. Eugen. 1951. Vol. 15. P. 323–354.
- Yablokov A. V. Population biology. M.: Vyssh. shk., 1987. 303 p.
- Yom-Tov Y. Body sizes of carnivores commensal with humans have increased over the past 50 years, Functional Ecology. 2003. Vol. 17. P. 323–327.
- Yom-Tov Y., Geffen E. Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls, Biological Reviews. 2011. Vol. 86. P. 531–541.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S. Observations on variation in skull size of three mammals in Israel during the 20th century, Zoologischer Anzeiger. 2012. Vol. 251. P. 331–334.
- Yudin V. G. Wolf of the Russian Far East. 2-e izd., pererab. i dop. Vladivostok: Dal'nauka, 2013. 412 p.
- Zinov'ev A. V. Zhagarayte V. A. Tumanov I. L. Polymorphism factors of craniometric characteristics in the Red Fox (*Vulpes vulpes*, Carnivora, Canidae) in the center of European Russia, Zoologicheskii zhurnal. 2018. T. 97. No. 9. P. 1175–1188.



УДК УДК 630*161.02+630*174.754

СМЕНА ЖИЗНЕННОГО СОСТОЯНИЯ КАК СПОСОБ ВЫЖИВАНИЯ *PINUS SYLVESTRIS* L. НА ТЕХНОГЕННО ЗАГРЯЗНЕННОЙ ТЕРРИТОРИИ

КУЗНЕЦОВА
Нина Федоровна

кад. биол. наук, ФГБУ Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии, nfsenyuk@mail.ru

КЛУШЕВСКАЯ
Елена Сергеевна

ФГБУ Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии, ekogenlab@gmail.com

Ключевые слова:
сосна
обыкновенная
норма реакции
семенная
продуктивность
физиологические
показатели
техногенный стресс

Аннотация: Лесные древесные растения являются неотъемлемой частью экологического каркаса больших городов. Целью исследования было сравнительное морфологическое и физиолого-биохимическое изучение лесных культур сосны с техногенно загрязненной (г. Воронеж, автомагистраль «Дон») и экологически благоприятной территории (Воронежская область, Ступинский тест-объект). Изучено распределение изменчивости между популяциями и внутри них по признакам семенной продуктивности (число и процент семян на шишку) и водного режима (дефицит влаги, общее количество влаги, содержание коллоидно-связанной воды). Показано, что у ступинской популяции диапазон изменчивости признаков минимален. Семенная продуктивность шишек высокая. Физиолого-биохимические показатели, наоборот, имеют более низкие модальные значения. Это свидетельствует, что популяция находится в состоянии динамического равновесия, которое характеризуется устойчивостью и упорядоченностью. Насаждение «Московский проспект», напротив, имеет пониженную продуктивность, более широкую норму реакции, высокий уровень вариабельности признаков. Различия между объектами (за исключением содержания влаги) статистически достоверны. В оптимальные годы амплитуда изменчивости и типы трансформации структуры не меняются, что подтверждает стабильность данных жизненных состояний. Константность признаков указывает, что сосна вдоль автотрассы представляет слабо неравновесную систему. Обсуждается энергетическая концепция адаптации растений, согласно которой приспособление вида к техногенному стрессу требует дополнительной энергии. Растения, чтобы выжить, вынуждены перейти на менее энергос затратный путь развития. Неравновесное состояние обеспечивает определенный уровень их стрессоустойчивости и в то же время ведет к снижению качества и продуктивности сосновых лесов и их семенных потомств.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 11 февраля 2020 года

Подписана к печати: 23 июня 2020 года

Введение

Центрально-Черноземный район (ЦЧР) характеризуется высоким уровнем экологической напряженности (7-й ранг) (Гостева, 2010). В его больших городах изменены микроклимат, почвенный и растительный покровы, подземные воды. Во второй половине XX в. население Воронежа увеличилось вдвое. Часть лесных массивов из созданного в 1960-х гг. зеленого пояса (в основном лесные культуры сосны) вошла в черту город. Сосна обыкновенная очень чувствительна к техногенному стрессу (Лесные экосистемы..., 1990). Поэтому исследование экологического потенциала, адаптации и причин ослабления вида на урбанизированных территориях является актуальной задачей экологической генетики, физиологии и биохимии (Grey, Deneke, 1986; Чиркова, 2002; Brandt et al., 2016).

Целью работы является изучение на контрастном экологическом фоне структуры популяций, нормы реакции и ее сдвигов у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) по морфологическим и физиолого-биохимическим признакам генеративной и вегетативной сферы.

Материалы

Объектами исследования являлись два одновозрастных 53–55-летних насаждения сосны из экологически контрастных мест произрастания. Ступинский тест-объект (Воронежская область, Рамонской район, лесные культуры II класса бонитета, 30 деревьев, контроль) является объектом длительного мониторинга (1987–2020 гг.), типичное для лесостепной зоны по вегетативной и семенной продуктивности насаждение, прилегающее к Воронежскому биосферному заповеднику. Исследования на опытном объекте «Московский проспект» проводятся с 2007 г. Участок лесных культур находится в черте г. Воронежа (30 деревьев, опыт), вдоль крупной автотрассы М-4 «Дон», уровень эмиссионной нагрузки 6.02 т/год на км² (Куролап, Клепиков, 2013). За годы мониторинга в регионе произошло 8 засух (1991, 1995, 2001, 2007, 2010, 2012, 2014, 2019 гг.), 3 года были холодными (1990, 1994, 2016), остальные соответствовали категории оптимальных.

Методы

Интенсивность семеношения сосны оценивалась по 5-балльной шкале В. Г. Каппера, полнотерности семян (%) и числу семян в шишке (шт.). Полнотерность вычисля-

ли как соотношение числа полных семян к общему их числу (полные + пустые). Для оценки полиморфизма деревьев и определения частотного распределения генотипов диапазон их изменчивости разбит на классы продуктивности в следующих границах: по полнотерности семян: I – 0.0–24.9 %; II – 25.0–49.9 %; III – 50.0–74.9 %; IV – 75 % и выше; по числу семян в шишке: I – 0.0–9.9; II – 10.0–19.9; III – 20.0–29.9; IV – 30.0 и больше.

Для физиолого-биохимических исследований в мае с 11 модельных деревьев отобраны побеги второго года жизни и проведен анализ средней пробы хвои. Исследования водного режима растений (дефицит влаги, общее количество влаги, содержание коллоидно-связанной воды) проводили по общепринятой методике Х. Н. Починка (1976). Содержание свободного пролина определяли в воздушно-сухих пробах методом Bates et al. (1973). Для статистической обработки данных использовали программу Statistica 6.

Результаты

Ступинский тест-объект. Район исследований относится к зоне высокопродуктивных сосновых лесов (Kuznetsova et al., 2019). В оптимальные годы интенсивность семеношения сосны стабильно высокая (4 балла). Потенциальная норма реакции по полнотерности семян составляет 0–100 %. Реализованная норма вдвое уже и имеет асимметричный характер. Модальные значения признака (79–86 %) находятся в области высокопродуктивного IV класса. Выборка оптимальных лет имеет однотипную структуру, при которой основная часть деревьев выборки относится к продуктивным III и IV классам (рис. 1).

Потенциальная норма реакции по числу семян равна 0–50 семян. Модальные значения реализованной нормы признака (19.6–26.1 семени) расположены в центре вариационного ряда и, как правило, в зоне деревьев III класса продуктивности. Максимальный размах амплитуды изменчивости составляет 77.2 % (5.2–43.8 семени) от потенциальной. В структуре выборки представлены деревья всех классов – от I до IV (рис. 2). Число низкопродуктивных и высокопродуктивных деревьев невелико, но последних больше. Поскольку внутрипопуляционная выборка в оптимальные годы существенно не меняется, то групповой вклад классов в семенную продукцию года приблизительно одинаковый.

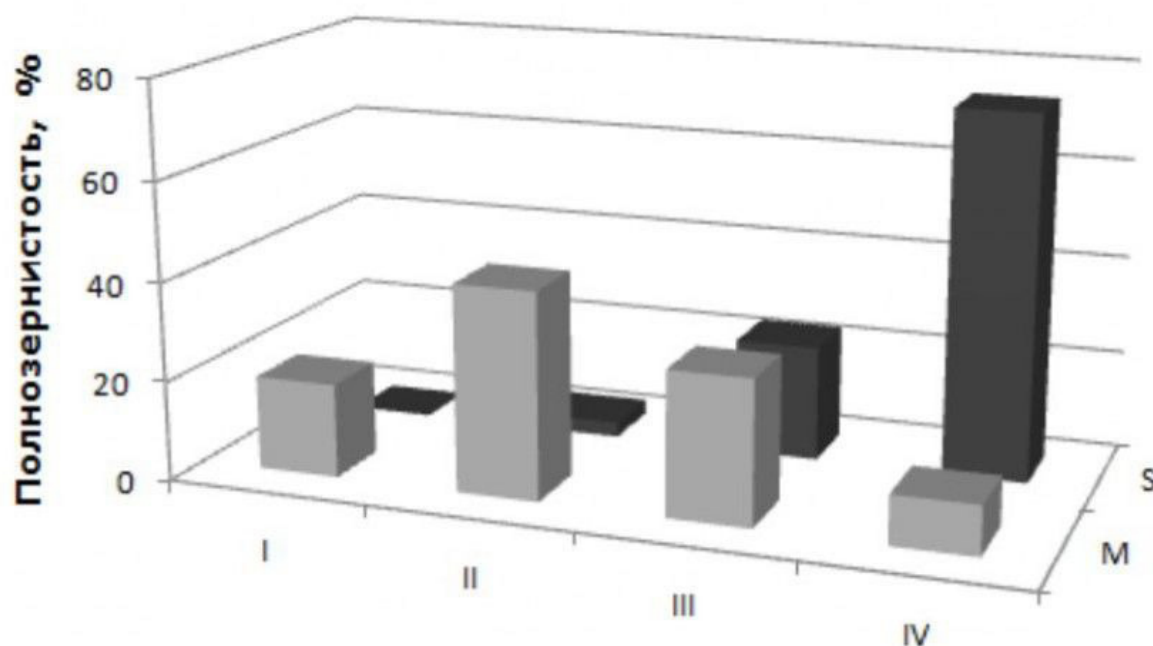


Рис. 1. Распределение деревьев сосны обыкновенной по полнозернистости семян в оптимальные годы: I класс – 0–24.9 %; II класс – 25.0–49.9 %; III класс – 50.0–74.9 %; IV класс – 75 % и выше. S – Ступинский тест-объект, M – Московский проспект

Fig. 1. Distribution of Scots pine trees by the proportion of plump seeds in optimal years: I class – 0–24.9 %; II class – 25.0–49.9 %; III class – 50.0–74.9 %; IV class – 75 % and above. S – Stupinsky test-object; M – Moscosky avenue

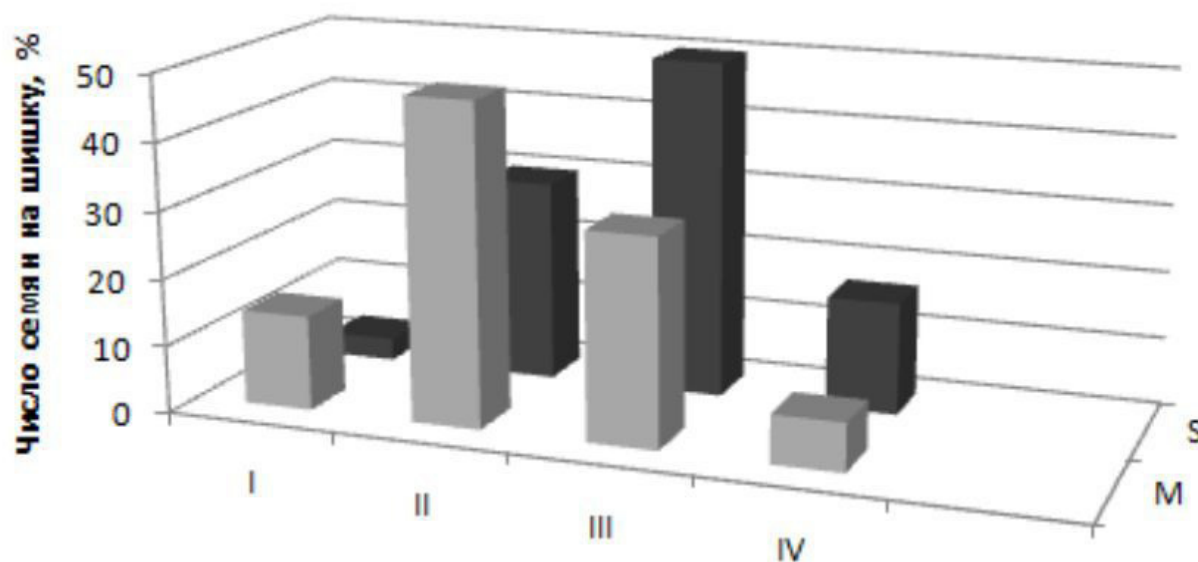


Рис. 2. Распределение деревьев сосны обыкновенной по числу семян на шишку в оптимальные годы: I класс – 0.0–9.9; II класс – 10.0–19.9; III класс – 20.0–29.9; IV класс – 30.0 семени и больше. S – Ступинский тест-объект, M – Московский проспект

Fig. 2. Distribution of Scots pine trees by the number of seeds per cone in optimal years: I class – 0.0–9.9; II class – 10.0–19.9; III class – 20.0–29.9; IV class – 30.0 and more. S – Stupinsky test-object; M – Moscovsky avenue

Подробный анализ физиолого-биохимических показателей ступинской популяции дан в предыдущей работе (Клушевская, Кузнецова, 2016). Здесь мы приводим краткую информацию, необходимую для сравнительного анализа. Установлено, что средние значения уровня влаги в свежесобранных образцах хвои составляют 55.3 ± 1.11 %. Размах изменчивости признака небольшой – в пределах 11.6 % (50.7–62.3 %). Уровень

дефицита влаги – 8.7 ± 0.81 %. Амплитуда изменения признака составляет всего 6.6 % (6.0–12.6 %). Количество коллоидно-связанной воды – 19.1 ± 1.65 %. Амплитуда изменчивости признака 16.9 %, максимальные значения достигают 27.7 %. Для деревьев контроля характерен в среднем невысокий уровень пролина – 2.96 ± 0.27 мкМ/г, который колеблется в достаточно узких пределах (1.84–4.53 мкМ/г) (рис. 3).

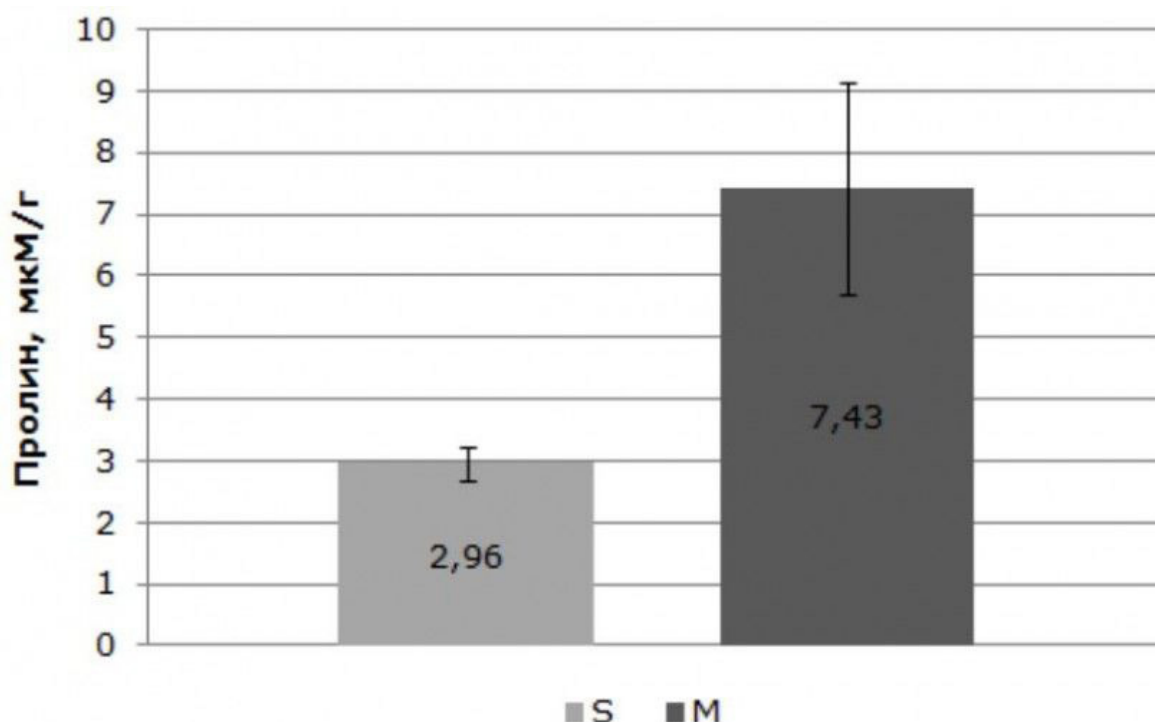


Рис. 3. Содержание пролина в хвое сосны обыкновенной в оптимальные годы. S – Ступинский тест-объект, M – Московский проспект

Fig. 3. The proline content in the needles of Scots pine in optimal years. S – Stupinsky test-object; M – Moscowsky avenue

Объект «Московский проспект». Ювенильный период формирования насаждения «Московский проспект» пришелся на относительно нормальные экологические условия. После того как в середине 1970-х гг. данный лесной массив вошел в городской округ Воронежа, его развитие продолжалось под прессингом постоянно нарастающего техногенного стресса.

По данным мониторинговых исследований, интенсивность семеношения большинства деревьев Московского проспекта ниже региональной нормы – 2–3 балла. Шишки, как правило, более мелкие по размеру. Средний уровень полнотелости семян составляет 69.1 ± 3.0 %. Значения варьируют в границах 62.8–78.9 %, что на 15–20 % ниже региональной нормы. Реализованная

норма реакции вдвое шире ступинской и по амплитуде приблизилась к потенциальной (0.0–93.7 %). Изменилась структура выборки за счет появления низкопродуктивного I класса и резкого увеличения доли деревьев II класса (см. рис. 1). Модальные значения второго признака – число семян на шишку – ниже региональной нормы на треть: 16.4 ± 1.4 шт. (в пределах 13.6–17.2 семени) и находятся в зоне II класса (см. рис. 2). Реализованная норма реакции смещена к левому пределу (0.0–37.4 семени), амплитуда изменения признака близка к Ступино (74.8 %). Здесь следует учитывать, что пустосемянность у сосны обусловлена гибелью зародышей в раннем эмбриогенезе. Редукция числа семян связана с летальностью семян до оплодотворения из-за недоопыления и

нарушения проэмбриогенеза.

Уровень влаги в свежесобранной хвое деревьев выше, чем на контрольном объекте, – 60.5 ± 2.82 %, что, по-видимому, обусловлено его природой. В литературе описаны случаи увеличения содержания влаги в хвое сосны обыкновенной по мере приближения к источникам загрязнения как приспособительная реакция организма, направленная на детоксикацию избыточного содержания тяжелых металлов (Кизеев и др., 2009). По содержанию влаги деревья очень разнородны. Амплитуда изменчивости признака составляет 31.3 % ($40.2\text{--}71.6$ %), что в 2.7 раза больше, чем в Ступино (11.6 %) (см. рис. 2). Величина дефицита влаги – 16.2 ± 1.83 %, что выше контроля в 1.9 раза. Причем если минимальные значения признака сопоставимы (5–6 %), то максимальные отличаются вдвое: 12.6 % в Ступино, 25.6 % – на Московском проспекте. Ранее показано, что атмосферное загрязнение способно повышать дефицит влаги растений за счет роста скорости водоотдачи и понижения водоудерживающей способности хвои сосны (Прожерина, 2006). Еще одним анализируемым показателем является содержание коллоидно-связанной воды. Ее уровень у деревьев опытного варианта резко, в 3.9 раза, повышен (75.3 ± 2.37 %). Нижняя граница признака равна 58.9 %, что на 1/3 выше верхнего его предела в контроле.

Свободный пролин является стрессовым метаболитом, его концентрация свидетельствует о текущем состоянии растения и прямо зависит от факторов окружающей среды (Кузнецов, Шевякова, 1999; Verbruggen, Hermans, 2008). Установлено, что содержание пролина в хвое деревьев с Московского проспекта превышает контроль в 2.5 раза (7.43 ± 1.73 мкМ/г). Для них характерна широкая область распределения признака (1.45–15.38 мкМ/г) (см. рис. 3). Ранее для сосны и ели показано увеличение пролина в хвое при атмосферном загрязнении (Дорофеева, 1981).

Обсуждение

В оптимальные годы ступинская популяция находится в состоянии, близком к равновесию, характеризуется упорядоченностью процессов, оптимальной изменчивостью и устойчивостью. Особенностью таких лесных экосистем является то, что они всегда после возмущения (в пределах адаптационных возможностей вида) возвращаются в исходное положение – региональной нормы. Для

поддержания упорядоченности им необходима энергия. В зоне высокопродуктивных сосновых лесов, куда входит район исследований, энергетических ресурсов у сосны в системах «вид – среда» и «генотип – среда» достаточно для сбалансированного развития вегетативной и генеративной сферы, что подтверждается экспериментальными данными.

На техногенно загрязненной территории Московского проспекта биологические и экологические требования сосны обыкновенной и параметры среды обитания совпадают лишь частично. Растительные сообщества тратят часть своей энергии на детоксикацию внутренней среды и сохранение гомеостаза. Поэтому они вынуждены не просто приспосабливаться к хронической стрессовой нагрузке, но использовать наименее энергозатратные пути выживания и жизнеобеспечения. Один из таких путей – переход в качественно иное жизненное состояние – слабо неравновесной системы. Для неравновесных систем при отсутствии внешнего воздействия характерен более низкий уровень упорядоченности. При половом воспроизведении избыточная изменчивость частично нивелируется путем элиминации наиболее отклоняющихся генотипов, что проявляется в виде пустосемянности и уменьшения числа семян в шишках.

При смене одного устойчивого состояния на другое неизбежно происходит преобразование предшествующей структуры и функций (Раутиан, 1993). Во многом это происходит посредством реорганизации метаболических процессов, усиления репаративной способности растений, расширения нормы реакции (Чудинова, Орлова, 2006). При частичном дисбалансе генотипы имеют больше степеней свободы, нормы реакции перекрываются, что обеспечивает их устойчивость к дополнительной стрессовой нагрузке. Однако переход в данное функциональное состояние сопряжен с падением качества как лесных экосистем, так и их семенного потомства. При нормализации среды данное состояние обратимо. Возвращение сосны к динамическому равновесию происходит в ходе полового размножения в системе «родители – потомки» (Кузнецова, Машкина, 2011).

Заключение

Деревья и популяционные выборки насаждений сосны из экологически благоприятных (Ступинский тест-объект) и техногенно

загрязненных (Московский проспект) мест обитания достоверно отличаются по экологически зависимым морфологическим и физиолого-биохимическим показателям, за исключением содержания влаги. При сравнении данных объектов наблюдается общая тенденция – расширение границ варьирования признаков в неблагоприятных условиях.

Морфологические признаки у анализируемых объектов имеют разную структурированность и адаптивную норму реакции. Повышенная изменчивость и тип трансформа-

ции структуры выборки в череде оптимальных лет не меняется, что свидетельствует о стабильности данных состояний. Вероятно, при хроническом техногенном загрязнении стрессоустойчивость вида обеспечивается переходом растений на менее энергозатратный путь развития – слабо неравновесной системы. Высвобождающаяся при этом энергия идет на поддержание жизнеспособности и выживание растений в аномальных условиях.

Библиография

- Гостева С. Р. Экологическая безопасность России и устойчивое развитие // Вестник ТГТУ. 2010. Т. 16. № 3. С. 704–718.
- Дорофеева Л. М. Индивидуальная изменчивость сосны обыкновенной по термостойкости // Исследование форм внутривидовой изменчивости растений. Свердловск: ИЭРИЖ УНЦ АН СССР, 1981. С. 81–90.
- Кизеев А. Н., Жиров В. К., Никанов А. Н. Влияние промышленных эмиссий предприятий Кольского полуострова на ассимиляционный аппарат сосны // Экология человека. 2009. № 1. С. 9–14.
- Клушевская Е. С., Кузнецова Н. Ф. Оценка устойчивости сосны обыкновенной к засухе по физиологическим характеристикам хвои // Лесоведение. 2016. № 3. С. 216–222.
- Кузнецов В. В., Шевякова Н. И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений. 1999. Т. 46. № 2. С. 321–336.
- Кузнецова Н. Ф., Машкина О. С. Реакция на стресс и ее последствие у сосны обыкновенной в онтогенезе и при смене поколений // Хвойные бореальной зоны. 2011. Т. XXVIII. № 1–2. С. 83–90.
- Куролуп С. А., Клепиков О. В. Интегральное медико-экологическое зонирование как основа региональной стратегии устойчивого развития Воронежского региона // Вестник ТГУ. 2013. Т. 18. Вып. 2. С. 516–519.
- Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение / Под ред. А. К. Алексеева. Л.: Наука, 1990. 200 с.
- Починок Х. Н. Методы биохимического анализа растений // Методы исследования водного режима растений. Киев: Наукова Думка, 1976. С. 318–324.
- Прожерина Н. А. Адаптация хвойных к аэротехногенному загрязнению в районе Архангельской промышленной агломерации // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Сер.: Естественные науки. 2006. № 2. С. 77–82.
- Раутиан А. С. О природе генотипа и наследственности // Журнал общей биологии. 1993. Т. 54. № 2. С. 13–148.
- Чиркова Т. В. Физиологические основы устойчивости растений. СПб.: СПбГУ, 2002. 244 с.
- Чудинова Л. А., Орлова Н. В. Физиология устойчивости растений. Пермь: Изд-во Пермского университета, 2006. 124 с.
- Bates L. S., Waldren R. P., Teare I. D. Rapid determination of free proline for water stress studies // Plant Soil. 1973. Vol. 39. № 1. P. 205–207. DOI: 10.1007/BF00018060.
- Brandt L., Levis A. D., Fahey R., Scott L., Darling L., Swanston C. A framework for adapting urban forests to climate change // Environment Science and Policy. 2016. Vol. 66. P. 393–402. DOI: 10.1016/j.envsci.2016.06.005.
- Grey G. W., Deneke F. J. Urban Forestry. 2nd Ed. New York: John Wiley and Sons, 1986. 299 p.
- Kuznetsova N. F., Semenov M. A., Sautkina M. Yu. Pine forests of East European plain / Pinus: Growth, Distribution and Uses. New York: Nova Science Publ., 2019. P. 1–47.
- Verbruggen N., Hermans C. Proline accumulation in plants: a review // Amino Acids. 2008. № 35. P. 753–759. DOI: 10.1007/s00726-008-0061-6.

Благодарности

Исследования выполнены в рамках госзадания Всероссийского института лесной генетики, селекции и биотехнологии.

CHANGING THE VITAL STATE OF *PINUS SYLVESTRIS* L. AS A WAY OF SURVIVAL IN A TECHNOGENICALLY POLLUTED TERRITORY

KUZNETSOVA
Nina Fedorovna

Ph.D., FSBI All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology, nfsenyuk@mail.ru

KLUSHEVSKAYA
Elena Sergeevna

FSBI All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology, ekogenlab@gmail.com

Keywords:

Scots pine
reaction norm
seed productivity
physiological traits
technogenic stress

Summary: Forest woody plants are an integral part of the ecological framework of large cities. The aim of the research was a comparative morphological and physiological-biochemical study of pine forest cultures from technogenically polluted (Voronezh, “Don” highway) and environmentally friendly territory (Voronezh region, Stupinsky test-object). We studied the distribution of variability between populations and within them by the traits of seed productivity (number and proportion of plump seeds per cone) and water regime (moisture deficiency, total moisture content, amount of colloid-bound water). It is shown that the range of variability of traits in the Stupino population is minimal. Seed efficiency of cones is high. Physiological and biochemical parameters, on the contrary, have lower modal values. This indicates that the population is in a state of dynamic equilibrium, which is characterized by stability and order. The “Moscovsky avenue” planting, on the contrary, has lower productivity, a wider response rate, and a high level of trait variability. Differences between the objects (with the exception of moisture content) are statistically significant. In optimal years, the amplitude of variability and types of structure transformation do not change, which confirms the stability of these vital states. The constancy of the traits indicates that the pine trees growing along the highway are a weak non-equilibrium system. We discuss the energy concept of plant adaptation, according to which the adaptation of a species to anthropogenic stress requires additional energy. To survive, plants are forced to switch to a less energy-consuming path of development. The non-equilibrium state provides a certain level of their stress resistance and at the same time leads to a decrease in the quality and productivity of pine forests and their seed progenies.

Received on: 11 February 2020

Published on: 23 June 2020

References

- Bates L. S., Waldren R. P., Teare I. D. Rapid determination of free proline for water stress studies, *Plant Soil*. 1973. Vol. 39. No. 1. P. 205–207. DOI: 10.1007/BF00018060.
- Brandt L., Levis A. D., Fahey R., Scott L., Darling L., Swanston C. A framework for adapting urban forests to climate change, *Environment Science and Policy*. 2016. Vol. 66. P. 393–402. DOI: 10.1016/j.envsci.2016.06.005.
- Chirkova T. V. Physiological basics of plant resistance. SPb.: SPbGU, 2002. 244 p.
- Chudinova L. A. Orlova N. V. Physiology of plant resistance. Perm': Izd-vo Permskogo universiteta, 2006. 124 p.
- Dorofeeva L. M. Individual variability of Scots pine by heat resistance, *Issledovanie form vnutrividovoy izmenchivosti rasteniy*. Sverdlovsk: IERiZh UNC AN SSSR, 1981. P. 81–90.
- Forest ecosystems and atmospheric pollution, Pod red. A. K. Alekseeva. L.: Nauka, 1990. 200 p.
- Gosteva S. R. Ecological safety of Russia and sustainable development, *Vestnik TGTU*. 2010. T. 16. No. 3. P. 704–718.
- Grey G. W., Deneke F. J. *Urban Forestry*. 2nd Ed. New York: John Wiley and Sons, 1986. 299 p.
- Kizeev A. N. Zhironov V. K. Nikanov A. N. Impact of industrial emissions of Kola peninsula enterprises on pine assimilatory apparatus, *Ekologiya cheloveka*. 2009. No. 1. P. 9–14.
- Klushevskaya E. S. Kuznetsova N. F. The Scots pine draught tolerance assessment based on needle

- physiological indices, Lesovedenie. 2016. No. 3. P. 216–222.
- Kurolap S. A. Klepikov O. V. Integral medical-ecological zoning as the basis of regional strategy for sustainable development of Voronezh region, Vestnik TGU. 2013. T. 18. Vyp. 2. P. 516–519.
- Kuznecov V. V. Shevyakova N. I. Proline under stress: biological role, metabolism, regulation, Fiziologiya rasteniy. 1999. T. 46. No. 2. P. 321–336.
- Kuznecova N. F. Mashkina O. S. Reaction on stress and its aftereffect in Scots pine during ontogenesis and when the generations change, Hvoynye boreal'noy zony. 2011. T. XXVIII. No. 1–2. P. 83–90.
- Kuznetsova N. F., Semenov M. A., Sautkina M. Yu. Pine forests of East European plain, Pinus: Growth, Distribution and Uses. New York: Nova Science Publ., 2019. P. 1–47.
- Pochinok H. N. Methods of biochemical analysis of plants, Metody issledovaniya vodnogo rezhima rasteniy. Kiev: Naukova Dumka, 1976. P. 318–324.
- Prozherina N. A. Adaptation of conifers to the aero-technogenic pollution in the Arkhangelsk industrial agglomeration, Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Ser.: Estestvennye nauki. 2006. No. 2. P. 77–82.
- Rautian A. S. On the nature of the genotype and heredity, Zhurnal obshchey biologii. 1993. T. 54. No. 2. P. 13–148.
- Verbruggen N., Hermans C. Proline accumulation in plants: a review, Amino Acids. 2008. No. 35. P. 753–759. DOI: 10.1007/s00726-008-0061-6.



УДК 574.583(28):581 – Биологические науки

ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ КЛАССИФИКАЦИИ ФИТОПЛАНКТОНА ДЛЯ ОЦЕНКИ КАЧЕСТВА ВОДЫ НЕКОТОРЫХ ЛЕВОБЕРЕЖНЫХ ПРИТОКОВ Р. ВОЛГИ (БАССЕЙН ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА)

КУЛИЗИН

Павел Владимирович

ННГУ им. Н. И. Лобачевского, KulizinPavel@yandex.ru

ВОДЕНЕЕВА

Екатерина Леонидовна

к. б. н., доцент, ННГУ им. Н. И. Лобачевского,
vodeneeva@mail.ru

ОХАПКИН

Александр Геннадьевич

д. б. н., ННГУ им. Н. И. Лобачевского, okhapkin@bio.unn.ru

Ключевые слова:

фитопланктон
качество воды
«функциональные» группы
показатель экологического
состояния
Q индекс
сапробность

Аннотация: На примере двух равнинных рек бассейна Средней Волги показаны результаты использования принятых в странах Европы (WDF) и РФ подходов к оценке качества вод и их вероятная связь. Применение функциональной классификации фитопланктона выявило преобладание в планктоне рек водорослей из кодонов ТВ, D, часто при сопутствии в летний период групп, показателей эвтрофирования вод (P, N1, W2, L0). Продемонстрирована более высокая чувствительность индексов сообщества Q и EQR как показателей экологического состояния в сравнении с сапробиологическим анализом и индексом УКИЗВ.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: С. Ф. Комулайнен

Рецензент: Е. В. Лепская

Получена: 09 сентября 2019 года

Подписана к печати: 23 июня 2020 года

Введение

Прогрессирующее усиление темпов загрязнения и эвтрофирования водных экосистем и контроль за их состоянием, основанный на научно разработанной оценке качества вод, приобретает особую значимость при мониторинге водных ресурсов (Семенченко, Разлуцкий, 2011). Традиционные физические и химические методы контроля качества вод и биоиндикации в разных странах достаточно сильно различаются и нередко адаптированы к условиям региона. В России

на протяжении многих лет распространенной является система сапробности, направленная на оценку органического загрязнения и часто не отражающая истинного состояния качества вод водоемов (Шитиков и др., 2003).

Исходя из того, что к разным экологическим условиям адаптирована группа видов водорослей, сходных по устойчивости к определенным абиотическим факторам, в рамках концепции Водной Рамочной Директивы Европейского союза (WFD) была разработана и принята функциональная классификация фитопланктона и связанные с ней индексы со-

общества Q и EQR (Семенченко, Разлуцкий, 2011; Reynolds et al., 2002; Borics et al., 2007; Piirsoo et al., 2010; Abonyi et al., 2014).

Цель работы – использование метода функциональной классификации фитопланктона и рассчитанных на его основе индексов сообщества Q и EQR для оценки качества вод двух крупных левобережных волжских притоков бассейна Чебоксарского водохранилища (рек Ветлуга и Керженец), а также сравнение полученных результатов с данными

традиционно применяемых в РФ методов оценки качества воды по фитопланктону.

Материалы

Пробы фитопланктона отбирались еженедельно в период открытой воды (с мая по ноябрь) в среднем течении рек Ветлуга (ст. 1 – Воскресенский район, д. Чернышиха – 2014, 2016 гг., ст. 2 – Варнавинский район, пос. Варнавино – 2010 г.) и Керженец (ст. 3 – Борский район, пос. Рустай – 2008, 2014 и 2016 гг.) (рис. 1).



Рис. 1. Карта-схема исследованных водотоков с обозначением станций отбора проб
Fig. 1. Map of the studied watercourses with designation of sample stations

Отбор и обработка проб проводились по общепринятой для фитопланктона методике (Методика..., 1975; Экологический мониторинг..., 1995). Водоросли идентифицировали с использованием микроскопа MEIJI (Япония) при увеличении 1000 $\times$. Перечень определителей и сводок, используемый для определения видового состава, указывался в предыдущих работах (Охапкин, 1998; Воденеева, 2006б). Всего было проанализировано порядка 60 проб фитопланктона.

Методы

Качество воды оценивали по индексу сапробности, рассчитанному по численности (S_N) и биомассе (S_B) индикаторных видов (Оксиук и др., 1993). Значение индексов сапробности для отдельных видов приведены

в соответствии с «Унифицированными методами исследования...» (Унифицированные методы..., 1975, 1977), а также работой R. Wegl (Wegl, 1983). Величины индекса сапробности соответствовали классам качества воды: 4.00 – грязные (VI) (Методика..., 1975; Оксиук и др., 1993).

Расчет индекса сообществ Q производился по формуле (Семенченко, Разлуцкий, 2011):

$$Q = \sum P_i F_i$$

где P_i – доля биомассы i -й функциональной группы в общей биомассе функциональных групп; F_i – коэффициент этой группы в исследуемой группе водоемов.

Функциональные группы фитопланктона, а также фактор F , необходимые для расчета

индекса Q , выделяли согласно классификации Рейнольдса (Reynolds, 2002) с дополнениями Падисак (Padisak et al., 2009) и Борикс (Borics, 2007). Индекс Q соответствовал значениям экологического состояния согласно шкале от 0 до 5: 0–1 – плохое, 1–2 – низкое, 2–3 – умеренное, 3–4 – хорошее и 4–5 – высокое.

Показатель экологического качества (Ecological Quality Ratio (EQR)) (Семенченко, Разлуцкий, 2011; Borics, 2007) оценивается как отношение наблюдаемого значения к эталонному (ожидаемому) и применяется для разных биоиндикаторов, в том числе и для фитопланктона:

$$EQR = Q/5.$$

По значениям EQR Водная Рамочная Директива делит весь диапазон условий на пять категорий качества (от 0 до 1): высокое (High), хорошее (Good), умеренное (Moderate), низкое (Poor), плохое (Bad) (Семенченко, Разлуцкий, 2011). Чем ближе значения EQR к единице, тем выше степень сходства между наблюдаемыми и эталонными условиями и, как следствие, лучше экологическое состояние водоема.

Статистическую обработку проводили с использованием программы Statistica 8.0, достоверность различий определяли с помощью критерия Манна – Уитни.

Результаты

Реки Керженец и Ветлуга являются типично равнинными и входят в систему Волги и ее притоков. По характеру водного режима они относятся к восточноевропейскому типу с преимущественно снежным типом питания (Природа..., 1974). По длине русла (р. Ветлуга – 899 км, р. Керженец – 290 км) и площади водосборного бассейна (39400 км² и 6140 км²) исследуемые водотоки относятся к категориям больших и средних рек.

Особенностями вод исследованных рек являются низкая минерализация, слабкокислая реакция и повышенные значения цветности. По результатам гидрохимической оценки качество вод в р. Ветлуге изменялось в среднем классами 3 «б» – 4 «а» (очень загрязненные – грязные), а в р. Керженец – 3 «б» (очень загрязненные) (таблица). Для р. Ветлуги в 2014 и 2016 гг. характерно высокое содержание органических веществ (по ХПК) до 47.2 мг/л, соединений меди до 2–8 ПДК и железа до 4–9 ПДК (по максимальным концентрациям) (Качество..., 2017). В 2010 г. качество воды вниз по течению реки ухудшалось от разряда «б» 3-го класса на участках

реки у г. Ветлуга (УКИЗВ 3.14) до разряда «а» 4-го класса в черте д. Марьино (4.35) (Качество..., 2011). Для р. Керженец характерно загрязнение воды нефтепродуктами (до 4 ПДК), органическими веществами (по ХПК) до 37.5 мг/л, соединениями меди (до 3 ПДК), железа (до 4 ПДК). Качество воды р. Керженец стабилизировалось на уровне разряда «б» 3-го класса («очень загрязненная» вода) (Качество..., 2017).

Анализ архивных данных, литературных источников (Воденеева, 2006а, 2006б; Воденеева и др., 2016) и результаты собственных наблюдений позволили выявить в планктоне 795 видовых и внутривидовых таксонов водорослей, относящихся к 189 родам, 67 семействам, 25 порядкам, принадлежащих 8 отделам. Таксономическое разнообразие водорослей в исследованных водотоках было представлено 592 (р. Керженец) и 531 (р. Ветлуга) видовыми и внутривидовыми таксонами. Ведущими систематическими группами в водотоках выступали зеленые (по 42 % от общего таксономического разнообразия) и диатомовые (25–30 %) водоросли. Значительная доля видового богатства принадлежала отделам *Euglenophyta* (10 и 13 %) и *Cyanophyta* (по 7 %). Менее значимыми были отделы *Chrysophyta* (5 и 6 %), *Dinophyta* (2.5 и 2 %), *Xanthophyta* (2 и 3 %) и *Cryptophyta* (1.5 и 2 %). Сравнительный анализ видового состава фитопланктона исследованных водотоков показал довольно высокую степень сходства (коэффициент Серенсена $K_s = 58$ %) их флористических списков, что отражает общность условий формирования стока этих рек. Высокое видовое богатство фитопланктона и его своеобразие в каждом водотоке определялись в основном природными особенностями водосбора, характеризующегося преобладанием лесов и болот, морфометрией (длина русла), гидродинамическим режимом, содержанием биогенных элементов и органических веществ.

Средние за год значения биомассы фитопланктона в р. Керженец в разные годы исследований достоверно не отличались и составляли от 1.39 ± 0.24 (в 2016 г.) до 2.07 ± 0.68 г/м³ (в 2008 г.) с максимумом значений (12.08 г/м³) в 2014 г. и были схожими с предыдущими годами исследований (Воденеева, 2006б). В р. Ветлуге биомасса фитопланктона варьировала в разные годы от 1.04 ± 0.18 (в 2016 г.) до 1.51 ± 0.42 г/м³ (в 2014 г.) с наибольшими показателями (4.38 г/м³) в 2014 г. Общая биомасса растительного план-

ктона исследуемых водотоков, как правило, была сформирована диатомовыми (72–75 % средневегетационной) и зелеными (8.9–9 %), а в летний период — синезелеными (до 63 % биомассы фитопланктона р. Ветлуги) и динофитовыми (до 76 % в р. Керженец) водорослями.

Средние значения индексов сапробности р. Керженец, вычисленные по численности (1.86 ± 0.05 – 2008 г., 2.06 ± 0.02 – 2014 г., 1.82 ± 0.04 – 2016 г.) и биомассе (1.95 ± 0.04 – 2008 г., 2.01 ± 0.03 – 2014 г., 1.8 ± 0.06 – 2016 г.), в разные годы менялись незначительно, соответствуя уровню умеренно загрязненных вод. В р. Ветлуге во все сезоны вегетации разных лет исследований варьирование показателей органического загрязнения также происходило в пределах III класса вод (умеренно загрязненные).

Фитопланктон обеих рек в период исследования был представлен 21 функциональной группой (кодоном) фитопланктона, среди которых постоянным и ведущим компонентом выступала группа T_b . Для ча-

сти представителей литературные данные о принадлежности к какой-либо группе отсутствовали. Общими для обеих рек оказалось 16 кодонов ($P, D, W_0, W_1, W_2, F, E, H_1, L_0, C, T_b, X_1, X_2, X_3, J$ и Y).

Применение функциональной классификации пресноводных водорослей для оценки качества вод по индексу сообщества Q показало, что в р. Керженец средние его значения изменялись от 2.33 ± 0.15 до 3.42 ± 0.18 и соответствовали «умеренному» (2008, 2014 гг.) и «хорошему» (2016 г.) состоянию вод. Показатель экологического состояния EQR оценивал качество вод р. Керженец как «низкое» (2008 г.), «плохое» (2014 г.) и «умеренное» (2016 г.) (см. табл. 1).

В р. Ветлуге средний за период исследований индекс Q варьировал от 2.58 ± 0.15 до 3.15 ± 0.2 , а индекс EQR – от 0.51 ± 0.03 до 0.63 ± 0.03 . Качество вод по индексу Q оценивалось как «умеренное» (2010 г.) и «хорошее» (2014, 2016 гг.), а по EQR – как «низкое» (2010 г.) и «умеренное» (2014, 2016 гг.).

Оценка качества воды исследуемых водотоков с использованием разных подходов

Водоток	Показатель качества и экологического состояния	Сезон			
		весна	лето	осень	вегетационный период
Ветлуга (2014/2016)	Sb индекс сапробности, рассчитанный по биомассе фитопланктона	III класс качества умеренно загрязненные	III класс качества умеренно загрязненные	III класс качества умеренно загрязненные	III класс качества умеренно загрязненные
	Q	хорошее	умеренное	хорошее	хорошее
	EQR	хорошее	плохое/низкое	хорошее	умеренное
	Гидрохимический показатель УКИЗВ*	–	–	–	«Б» III класс (очень загрязненная)
Ветлуга (2010)	Sb	III класс качества умеренно загрязненные	III класс качества умеренно загрязненные	III класс качества умеренно загрязненные	III класс качества умеренно загрязненные
	Q	умеренное	умеренное	хорошее	умеренное
	EQR	плохое	низкое	умеренное	низкое
	Гидрохимический показатель УКИЗВ*	–	–	–	От «Б» III класса до разряда «А» IV класса
Керженец (2014/2016)	Sb	III класс качества умеренно загрязненные	III класс качества умеренно загрязненные	III класс качества умеренно загрязненные	III класс качества умеренно загрязненные
	Q	умеренное	хорошее	умеренное/хорошее	умеренное
	EQR	плохое	умеренное	плохое	низкое
	Гидрохимический показатель УКИЗВ*	–	–	–	«Б» III класс (очень загрязненная)

Обсуждение

Индекс сапробности, разработанный в (Pantle, Buck, 1955; Sládeček, 1963; Zelinka, Marvan, 1968), характеризует органическое загрязнение водных масс в виде числовых значений и позволяет сравнивать состояние водоемов различных районов и в разные сроки исследования (Семенченко, Разлуцкий, 2011). Этот показатель оказался информативным в долгосрочной перспективе, что позволило выявить изменения в сторону ухудшения качества вод р. Волги с начала XX в. по настоящее время (Охупкин, 1997; Воденеева и др., 2016). В некоторых случаях он не отражал реального состояния вод, испытывающих загрязнение не только легко минерализуемыми органическими веществами, но также тяжелыми металлами и нефтепродуктами (Старцева, 2002).

Сезонные изменения индексов сапробности в р. Керженец выражены довольно четко, отражая ход процессов загрязнения

и самоочищения, протекающих в водотоках (рис. 2). Весной при максимальном поступлении органических веществ с водосборной территории, с водами половодья показатели загрязнения вод органическим веществом возрастали. Наблюдалось интенсивное развитие фитопланктона, связанное с поступлением в планктон бентосных диатомей *Melosira varians* Ag., *Navicula radiosa* Kütz., *Surirella robusta* Ehr. и развитием зеленых водорослей (*Pandorina morum* (O. F. Müll.) Bory., виды рода *Chlamydomonas*), большая часть из которых является β -мезосапробами. В начале лета значения индексов сапробности снижались, отражая активацию процессов самоочищения воды. Основу биомассы также определяла *Melosira varians* при содоминировании пеннатных диатомей. В конце лета и осенью наблюдалась стабилизация индексов сапробности по численности и биомассе в пределах от 1.6 до 2.2.

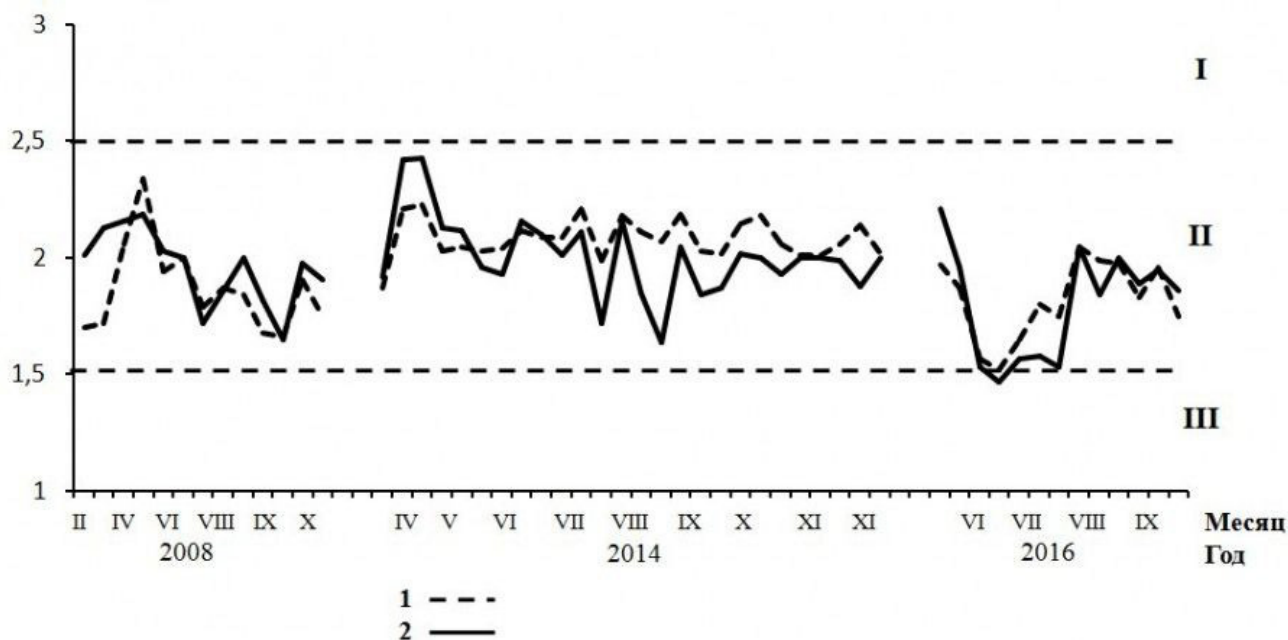


Рис. 2. Динамика индекса сапробности, рассчитанного по численности (1) и биомассе (2) фитопланктона р. Керженец в разные годы исследований. Условные обозначения: I – загрязненная (IV класс), II – умеренно загрязненная (III класс), III – чистая (II класс)

Fig. 2. Dynamics of the saprobity index calculated from the abundance (1) and biomass (2) of phytoplankton in the Kerzhenets river in different years. Water quality: I – fairly poor (IV class), II – fair (III class), III – good (II class)

В р. Ветлуге с марта по ноябрь показатели органического загрязнения также варьировали в пределах III класса вод (умеренно загрязненные) за счет присутствия в водах β -мезосапробов: *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Co

mpère., *Navicula radiosa*, *Pinnularia viridis* (Nitz.) Ehr., *Pandorina morum* и видов рода *Chlamydomonas*, *Dolichospermum spiroides* (Kleb.) Wacklin, Hoffm. & Komárek и др. (рис. 3).

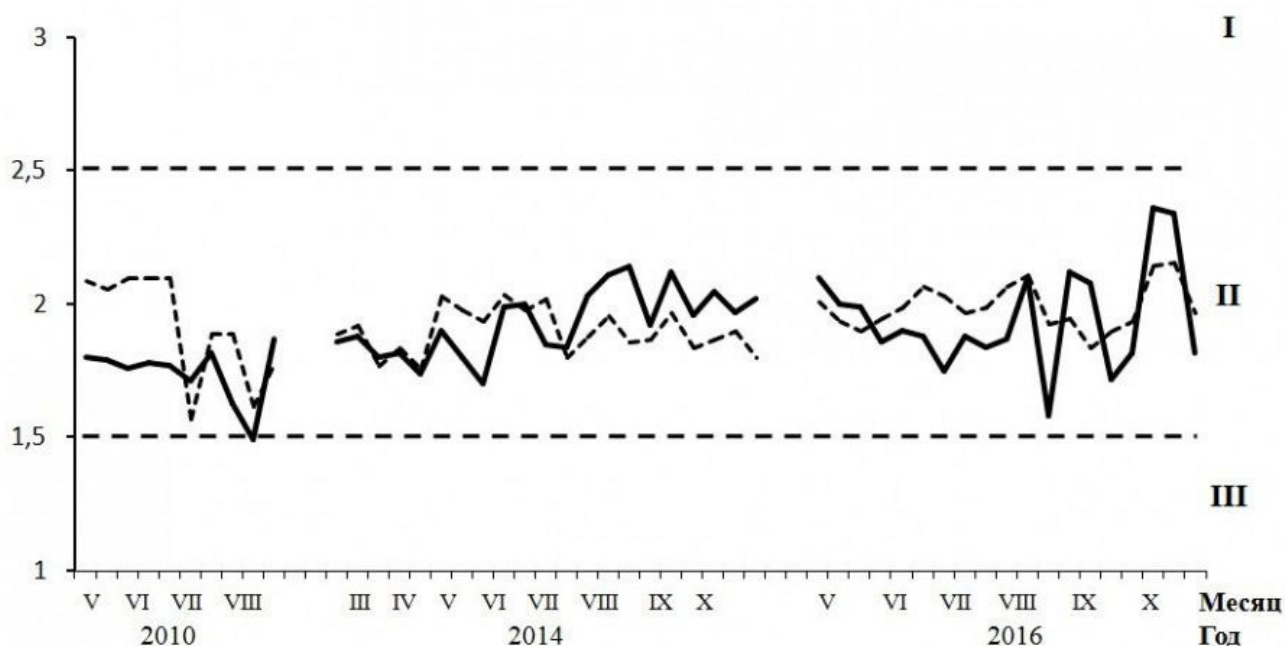


Рис. 3. Динамика индекса сапробности, рассчитанного по численности (S_N) и биомассе (S_B) фитопланктона р. Ветлуги в разные годы исследований. Условные обозначения те же, что и на рис. 2

Fig. 3. Dynamics of the saprobity index calculated from the abundance (1) and biomass (2) of phytoplankton in the Vetluga river in different years. Water quality: I – fairly poor (IV class), II – fair (III class), III – good (II class)

В 2010 г. повышение значений индексов сапробности наблюдалось весной ($1.78 \pm 0.01 - S_B$; $2.08 \pm 0.01 - S_N$) и летом ($1.88 \pm 0.07 - S_B$; $1.72 \pm 0.04 - S_N$), когда в планктоне доминировали водоросли – показатели β - α и α -мезосапробных условий (*Pteromonas angulosa* (Cart.) Lemm. индикационное значение 2.3), эвгленовых (весна) и синезеленых водорослей (лето). В 2014 и 2016 гг. максимальные индексы сапробности ($2.14 - S_B$, $1.96 - S_N$ в 2014 г.; $2.36 - S_B$, $2.15 - S_N$ в 2016 г.) отмечены осенью, что связано с развитием α -мезосапроба *Stephanodiscus hantzschii* Grun.

В обеих реках в течение всех периодов исследования индексы сапробности, вычисленные как по численности, так и по биомассе, колебались преимущественно в диапазоне только III класса качества вод (см. таблицу).

В р. Керженец в весенних комплексах доминировали представители кодона T_B (*Melosira varians*) в сопровождении кодонов W_0 (виды рода *Chlamydomonas* spp.), W_2 (*Gymnodinium* spp.) и B (*Aulacoseira* cf. *subarctica* (O. Müll.) Haworth). Летом формировался более разнообразный комплекс, представленный кодонами T_B (*Melosira varians* – *Navicula* spp.), B , P , W_0 и W_2 . Осенние альгоценозы менее разнообразны и вновь определялись развитием

диатомей из группы T_B (*Melosira varians*). В последние годы в сложении альгоценозов возрастает доля динофитовых водорослей, особенно в летний сезон, когда формируется более лимнофильный планктон с преобладанием групп W_2 и L_0 (*Gymnodinium* spp., *Peridiniopsis kevei* Grigor. et Vasas).

В 2008 г. в р. Керженец основным компонентом потамопланктона весной и осенью выступала *Melosira varians* (кодон T_B), которая является показателем истинно лотических условий и характеризующаяся высоким значением фактора F . Наблюдающаяся летом в последние годы (2014, 2016 гг.) смена ценологических типов фитопланктона с доминированием фитофлагеллят (*Gymnodinium* sp., *Peridiniopsis kevei*), вероятно, связана с изменением уровня режима, снижением степени турбулентности и постепенным переходом лотических условий к лимническим. Это отразилось на значениях индексов Q (1.91 ± 0.13 в 2014 г., 2.86 ± 0.14 в 2016 г.) и EQR (0.37 ± 0.02 в 2014 г., 0.57 ± 0.02 в 2016 г.) в сторону ухудшения экологического состояния в период низких значений водности.

Доминирование в весенних и осенних альгоценозах р. Керженец во все годы исследований группы T_B обусловлено увеличением в этот период проточности и формированием истинных лотических условий, что отразилось на улучшении экологического

состояния реки. По индексу Q воды реки в данные периоды соответствовали «хорошему» (2008 г.) и «умеренному» (2014 г.) экологическому состоянию.

Летом отмечалось содоминирование различных функциональных групп с доминированием лимнофильных автохтонных и ал-

лохтонных представителей (кодоны L0, W1), что, вероятно, определялось сменой гидродинамических условий и обогащением вод биогенными элементами (Качество..., 2017). Качество вод варьировало от «умеренного» (2008, 2016 гг.) до «низкого» (2014 г.) (см. таблицу, рис. 4, 6).

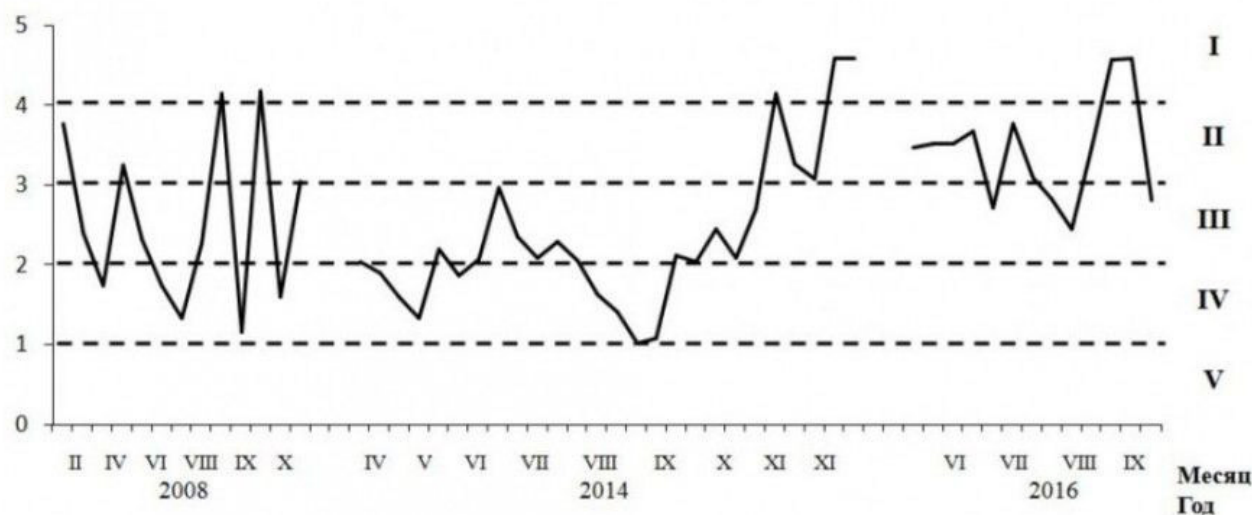


Рис. 4. Динамика индекса Q в р. Керженец, рассчитанного по функциональным группам фитопланктона в разные годы исследований. Условные обозначения: I – высокое, II – хорошее, III – умеренное, IV – низкое, V – плохое качество вод

Fig. 4. Dynamics of the Q index in the Kerzhenets river calculated by phytoplankton functional groups in different years. Water quality: I – excellent, II – good, III – medium, IV – tolerable, V – bad

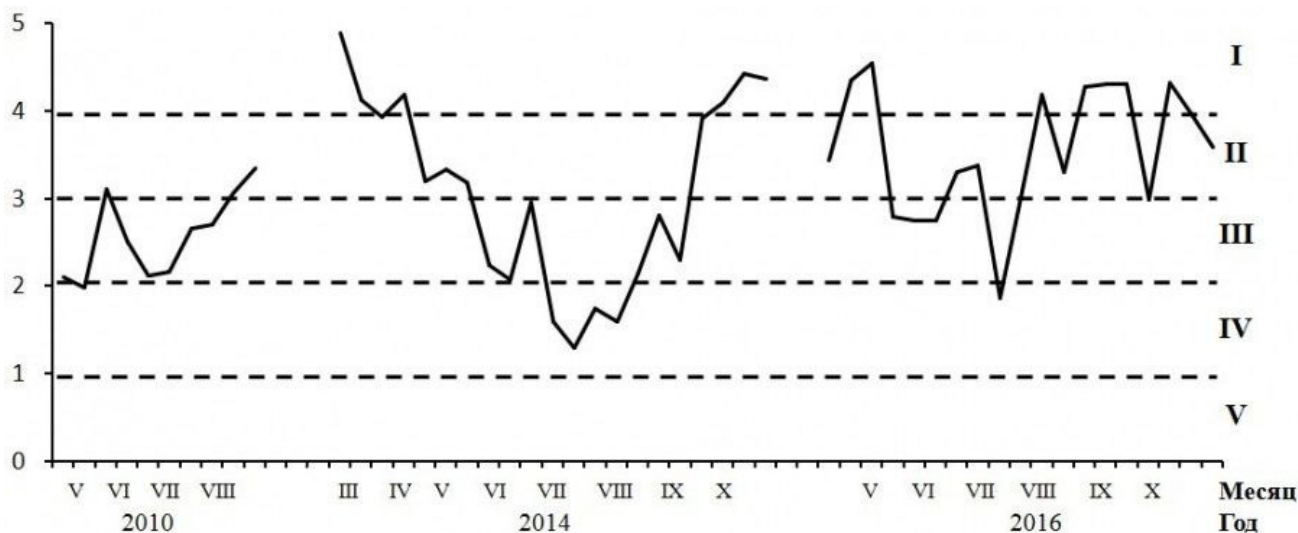


Рис. 5. Динамика индекса Q в р. Ветлуге, рассчитанного по функциональным группам фитопланктона в разные годы исследований. Условные обозначения те же, что и на рис. 4

Fig. 5. Dynamics of the Q index in the Vetluga river calculated by phytoplankton functional groups in different years. Water quality: I – excellent, II – good, III – medium, IV – tolerable, V – bad

В р. Ветлуге весной доминировали диатомовые водоросли из групп T_B (*M. varians*, *Amphora ovalis* (Kütz.) Kütz., *Navicula radiosa*), D (*Ulnaria ulna*) с сопутствием золотистых водорослей из группы E (*Dinobryon divergens* Imhof.). Более разнообразно, как и в р. Керженец, функциональные группы были представлены в летний сезон. Помимо постоянно присутствующих представителей групп (T_B и D), летом появлялись виды, свойственные эвтрофным водоемам из кодонов P (*Aulacosira granulata* (Ehr.) Simonsen), H_1 (*Dolichospermum spiroides*) при участии динофитовых водорослей (кодоны W_2 – *Gymnodinium* spp., L_0 – *Peridinium* spp.). Осенние альгоценозы определялись развитием групп T_B (*N. radiosa*, *Nitzschia* spp.), D (*U. ulna*, *Stephanodiscus hantzschii* Grun.), B и P .

В anomalно теплом и маловодном 2010 г. в весенних и летних альгоценозах интенсивнее обычного вегетировали фитофлагелляты лимнического комплекса $L-W_2$ (*Peridinium* spp., *Gymnodinium* spp.) при участии групп W_0 (*Chlamydomonas* spp.) и W_1 (*Euglena* spp.), летом – групп B (*Aulacoseira* cf. *subarctica*), H_1 (*Dolichospermum* affine (Lemmerm.) Wacklin, L. Hoffm. & Komárek.), осенью – P (*A. granulata*).

В р. Ветлуге в сезонном аспекте низкие значения индексов Q и EQR отмечались летом за счет доминирования цианопрокариот (*Dolichospermum spiroides*, *D. affine*) и динофлагеллят (*Gymnodinium* sp., *Peridiniopsis kevei*) с низкими значениями фактора F (рис. 5, 7).

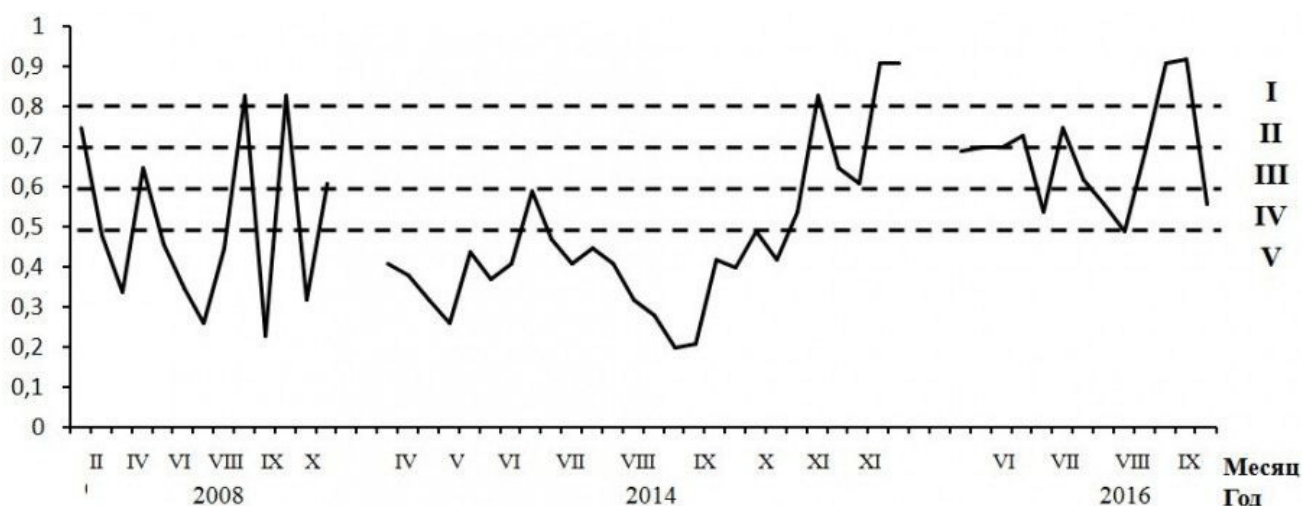


Рис. 6. Динамика индекса EQR в р. Керженец, рассчитанного по функциональным группам фитопланктона в разные годы исследований. Условные обозначения те же, что и на рис. 4

Fig. 6. Dynamics of the EQR index in the Kerzhenets river calculated by phytoplankton functional groups in different years. Water quality: I – excellent, II – good, III – medium, IV – tolerable, V – bad

Набор функциональных групп и их сукцессия для фитопланктона р. Ветлуги оказались схожими. Весной и осенью отмечено доминирование диатомей из группы T_B . Летом набор функциональных групп был более разнообразен, что являлось следствием резкого возрастания видового богатства фитопланктона и уже отмечалось ранее (Piirsoo et al., 2010). Присутствие в период anomalно высоких температур 2010 г. групп L_0 , W_1 , H_1 , P свидетельствовало об уменьшении расхода воды (минимальные значения отмечены в летний период – 27.6 м³/с при среднем значении 140 м³/с) и высоком содержании органических веществ, способствующих развитию «эвтрофного» планктона. Качество вод варьировало в

пределах двух классов: «хорошее» (весна, осень) и «умеренное» (лето) (см. таблицу, рис. 5, 7).

В отличие от индекса сапробности, Q и EQR продемонстрировали значимые отличия одной реки от другой, указывая на более напряженное экологическое состояние р. Керженец (см. таблицу). Возможно, это определяется меньшей водностью и протяженностью этой реки в сравнении с р. Ветлугой и различиями физико-географических характеристик их водных бассейнов. Межгодовые флуктуации экологического состояния, согласно этому подходу, в целом не значимы, кроме anomalно жаркого и маловодного 2010 г., который как по индексу сапробности, так и

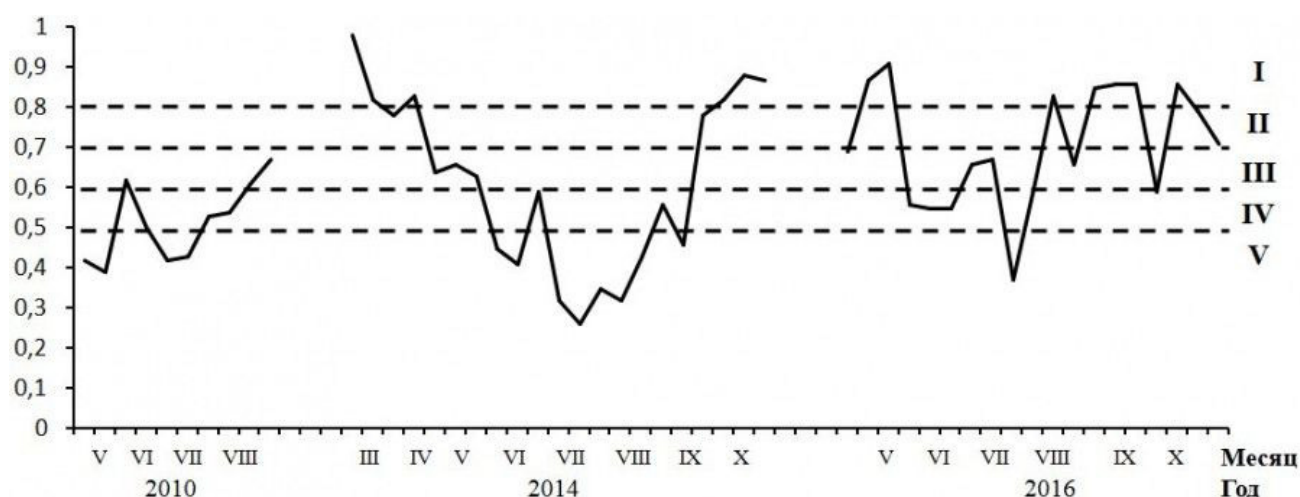


Рис. 7. Динамика индекса *EQR* в р. Ветлуге, рассчитанного по функциональным группам фитопланктона в разные годы исследований. Условные обозначения те же, что и на рис. 4

Fig. 7. Dynamics of the *EQR* index in the Vetliga river calculated by phytoplankton functional groups in different years. Water quality: I – excellent, II – good, III – medium, IV – tolerable, V – bad

по гидрохимическим показателям (УКИЗВ) отличался заметным снижением качества воды р. Ветлуги.

Сравнение средних значений индексов сапробности, подсчитанных для различных сезонов и между отдельными годами, не выявило достоверных различий. Только для аномально жаркого и маловодного года (2010 г.) эти различия проявились более существенно для р. Ветлуги (критерий Манна – Уитни равен 24.5 (2010 и 2014 гг.) и 28.5 (2010 и 2016 гг.) при $p < 0.05$).

Заключение

Применение различных методов оценки качества воды и экологического состояния водотоков показало, что система сапробности в большинстве случаев не выявила значимых различий между сезонами и между разными годами, что было показано и для правобережных притоков р. Волги (Воденеева и др., 2019). Показатели сапробности позволили

показать заметное различие в качестве вод р. Ветлуги лишь для аномально жаркого 2010 г. В целом сапробиологический анализ не выявил достоверных различий качества воды в реках, протекающих в пределах одного водосбора и испытывающих разную антропогенную нагрузку.

В отличие от индекса сапробности, *Q* и *EQR* отразили воздействие суммы компонентов среды, формирующей качество воды, и выявили отличия одной реки от другой, определяющиеся различием морфометрии, гидродинамики и физико-географических характеристик их водных бассейнов.

Таким образом, применение разных подходов позволило получить более полную информацию об экологическом состоянии водотоков и качестве их вод. Рассмотренные индексы не заменяют, а скорее дополняют друг друга, поскольку отражают различные аспекты качественных изменений, происходящих в водотоках и на водосборе.

Библиография

- Воденеева Е. Л. Состав и структура фитопланктона гумозно-ацидных водоемов (на примере водных объектов заповедника «Керженский»): Дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2006а. 165 с.
- Воденеева Е. Л. Динамика биомассы и доминирующие виды фитопланктона водных объектов заповедника «Керженский» // Труды ГПБЗ «Керженский». Нижний Новгород, 2006б. Т. 3. С. 46–57.
- Воденеева Е. Л., Кулизин П. В., Охапкин А. Г. О развитии инвазийного вида *Peridiniopsis kevei* et Vasas (Dinophyta) в среднем течении р. Керженец (Нижегородская область) // Труды Государственного природного заповедника «Керженский». Т. 8. Нижний Новгород, 2016. С. 68–75.
- Воденеева Е. Л., Кулизин П. В., Коломина К. Е., Шарагина Е. М., Охапкин А. Г. Оценка качества воды некоторых правобережных притоков р. Волги (бассейн Чебоксарского водохранилища) с использованием функциональной классификации фитопланктона // Гидробиологический жур-

- нал. 2019. Т. 55. № 6. С. 56–70.
- Качество поверхностных вод Российской Федерации: Ежегодник 2010 . Ростов-на-Дону, 2011. 553 с.
- Качество поверхностных вод Российской Федерации: Ежегодник 2016 . Ростов-на-Дону, 2017. 555 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовский. М.: Наука, 1975. 239 с.
- Оксиук О. П., Жукинский В. Н., Брагинский Л. П., Линник П. Н., Кузьменко М. И., Кленус В. Г. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиологический журнал. 1993. Т. 29. № 4. С. 62–76.
- Охупкин А. Г. Видовой состав фитопланктона как показатель условий существования в водотоках разного типа // Ботанический журнал. 1998. Т. 83. № 9. С. 1–13.
- Охупкин А. Г. Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока (на примере р. Волги и ее притоков) : Дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1997. 280 с.
- Природа Горьковской области . Горький: Волго-Вятское кн. изд-во, 1974. С. 126–179.
- Семенченко В. П., Разлуцкий В. И. Экологическое качество поверхностных вод . 2-е изд., испр. Минск: Белорусская наука, 2011. 329 с.
- Старцева Н. А. Состав и структура фитопланктона малых водоемов урбанизированного ландшафта (на примере г. Нижнего Новгорода): Дис. ... канд. биол. наук . Нижний Новгород, 2002. 170 с.
- Унифицированные методы исследования качества вод: Атлас сапробных организмов . М., 1977. 227 с.
- Унифицированные методы исследования качества вод: Методы биологического анализа вод . М., 1975. Ч. 3. 176 с.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. . Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
- Экологический мониторинг. Методы биомониторинга . Нижний Новгород: ННГУ, 1995. 192 с.
- Abonyi A., Leitão M., Stanković I., Borics G., Várbíró G., Padisák J. A large river (River Loire, France) survey to compare phytoplankton functional approaches: do they display river zones in similar ways? // Ecological indicators. 2014. Vol. 46. P. 11–22.
- Borics G., Várbíró G., Grigorszky I., Krasznai E., Szabó S., Kiss K. A new evaluation technique of potamoplankton for the assessment of the ecological status of rivers // Arch. Hydrobiol. Suppl. 2007. Vol. 161 (3–4). P. 465–486.
- Padisák J., Crossetti L. O., Naselli-Flores L. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates // Hydrobiologia. 2009. Vol. 621. P. 1–19.
- Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und Darstellung der Ergebnisse // Gas und Wasserfach. 1955. Vol. 96. № 18. P. 604–618.
- Piirsoo K., Pall P., Tuvikene A., Viik M., Vilbaste S. Assessment of water quality in a large lowland river (Narva, Estonia / Russia) using a new Hungarian potamoplanktic method // Estonian Journal of Ecology. 2010. Vol. 59. № 4. P. 243–258.
- Reynolds C. S., Huszar V., Kruk C., Naselli-Flores L. & Melo S. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton // Journal of Plankton Research. 2002. Vol. 24. № 5. P. 417–428.
- Reynolds C. S., Irish A. E. Modelling phytoplankton dynamics in lakes and reservoirs: the problem of in-situ growth rates // Hydrobiologia. 1997. P. 5–17.
- Sládeček V. A guide to limnosaprobial organisms // Sb. Vysokeskoľy chem. – technol. v Praze. 1963. Bd. 7. № 2. S. 543–612.
- Wegl R. Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. 1983. Bd. 26. P. 1–175.
- Zelinka M., Marvan P. Bemerkungen zu neuen Methoden der saprobiologischen Wasserbeurteilung // Verhandlung Int. Vereinigung de Limnologie. 1968. Bd. 16. S. 817–822.

Благодарности

Авторы выражают благодарность заместителю начальника ЦМС ФГБУ «ВЕРХНЕ-ВОЛЖСКОЕ УГМС» В. А. Максимовой за предоставленные для анализа материалы по гидрохимии и гидрологии исследованных водотоков.

THE EXPERIENCE OF USING THE FUNCTIONAL CLASSIFICATION OF PHYTOPLANKTON TO ASSESS THE WATER QUALITY OF SOME LEFT-BANK TRIBUTARIES OF THE VOLGA RIVER (BASIN OF THE CHEBOKSARY RESERVOIR)

KULIZIN
Pavel Vladimirovich

Lobachevsky university, KulizinPavel@yandex.ru

VODENEEVA
Ekaterina Leonidovna

Ph.D., Lobachevsky university, vodeneeva@mail.ru

OKHAPKIN
Alexander Gennadyevich

D.Sc., Lobachevsky university, okhapkin@bio.unn.ru

Keywords:
phytoplankton
water quality
“functional” groups
indicator of ecological
status
Q index
saprobity

Summary: On the example of two flat rivers of the Middle Volga basin, the results of using the approaches adopted in Europe (WDF) and in the Russian Federation to assess water quality and their probable relationship are shown. The use of the functional classification of phytoplankton revealed the predominance of algae in the plankton of the TB, D codons, often when accompanied in the summer by groups, indicators of water eutrophication (P, H1, W2, L0). A higher sensitivity of the community indexes Q and EQR as indicators of environmental status was demonstrated in comparison with the saprobiological analysis and the UKIZV index.

Reviewer: S. F. Komulajnen
Reviewer: E. V. Lepskaya

Received on: 09 September 2020

Published on: 23 June 2020

References

- Abonyi A., Leitão M., Stanković I., Borics G., Várbíró G., Padisák J. A large river (River Loire, France) survey to compare phytoplankton functional approaches: do they display river zones in similar ways?, Ecological indicators. 2014. Vol. 46. P. 11–22.
- Borics G., Várbíró G., Grigorszky I., Krasznai E., Szabó S., Kiss K. A new evaluation technique of potamoplankton for the assessment of the ecological status of rivers, Arch. Hydrobiol. Suppl. 2007. Vol. 161 (3–4). P. 465–486.
- Environmental monitoring. Biomonitoring methods. Nizhny Novgorod: NNGU, 1995. 192 p.
- Methodics of studying the biogeocoenoses in inland water bodies, Red. F. D. Morduhay-Boltovskiy. M.: Nauka, 1975. 239 p.
- Ohapkin A. G. Structure and succession of phytoplankton under overregulation of the river flow (on the example of the Volga River and its tributaries): Dip. ... d-ra biol. nauk. SPb., 1997. 280 p.
- Ohapkin A. G. The species composition of phytoplankton as an indicator of the conditions of existence in watercourses of different types, Botanicheskiy zhurnal. 1998. T. 83. No. 9. P. 1–13.
- Oksiyuk O. P. Zhukinskiy V. N. Braginskiy L. P. Linnik P. N. Kuz'menko M. I. Klenus V. G. Complex ecological qualityclassification of land surface water, Gidrobiologicheskiy zhurnal. 1993. T. 29. No. 4. P. 62–76.
- Padisák J., Crossetti L. O., Naselli-Flores L. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates, Hydrobiologia. 2009. Vol. 621. P. 1–19.
- Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und Darstellung der Ergebnisse, Gas und Wasserfach. 1955. Vol. 96. No. 18. P. 604–618.
- Piirsoo K., Pall P., Tuvikene A., Viik M., Vilbaste S. Assessment of water quality in a large lowland river (Nar-

- va, Estonia, Russia) using a new Hungarian potamoplanktic method, *Estonian Journal of Ecology*. 2010. Vol. 59. No. 4. P. 243–258.
- Reynolds C. S., Huszar V., Kruk C., Naselli-Flores L. & Melo S. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton, *Journal of Plankton Research*. 2002. Vol. 24. No. 5. P. 417–428.
- Reynolds C. S., Irish A. E. Modelling phytoplankton dynamics in lakes and reservoirs: the problem of in-situ growth rates, *Hydrobiologia*. 1997. P. 5–17.
- Semenchenko V. P. Razluckyiy V. I. Ecological quality of surface waters. 2-e izd., ispr. Minsk: Belorusskaya navuka, 2011. 329 p.
- Shitikov V. K. Rozenberg G. S. Zinchenko T. D. Quantitative Hydroecology: System Identification Techniques. Tol'yatti: IEVB RAN, 2003. 463 p.
- Sládeček V. A guide to limnosaprobical organisms, *Sb. Vysokeskoly chem. – technol. v Praze*. 1963. Bd. 7. No. 2. S. 543–612.
- Starceva N. A. Composition and structure of phytoplankton of small water bodies in urbanized landscape (on the example of Nizhny Novgorod). *Nizhniy Novgorod*, 2002. 170 p.
- The Surface Water Quality in the Russian Federation: Yearbook, 2010. Rostov-na-Donu, 2011. 553 p.
- The Surface Water Quality in the Russian Federation: Yearbook, 2016. Rostov-na-Donu, 2017. 555 p.
- The nature of the Gorky region. Gor'kiy: Volgo-Vyatskoe kn. izd-vo, 1974. P. 126–179.
- Unified methods for water assessment. M., 1977. 227 p.
- Unified methods for water assessment: Methods for biological analysis of waters. M., 1975. Ch. 3. 176 p.
- Vodeneeva E. L. Kulizin P. V. Kolomina K. E. Sharagina E. M. Ohapkin A. G. Water quality assessment of some right-bank tributaries of the Volga river (basin of the Cheboksary reservoir) using the functional classification of phytoplankton, *Gidrobiologicheskij zhurnal*. 2019. T. 55. No. 6. P. 56–70.
- Vodeneeva E. L. Kulizin P. V. Ohapkin A. G. On the development of the invasive species *Peridiniopsis kev-ei* et *Vasas* (Dinophyta) in the middle reaches of the Kerzhenets river (Nizhny Novgorod region), *Trudy Gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Kerzhenskiy»*. T. 8. Nizhniy Novgorod, 2016. P. 68–75.
- Vodeneeva E. L. Biomass dynamics and dominant phytoplankton species of water bodies of the Kerzhensky nature reserve. *Proceedings of the State Nature Reserve «Kerzhenskiy», Trudy GPBZ «Kerzhenskiy»*. Nizhniy Novgorod, 2006b. T. 3. P. 46–57.
- Vodeneeva E. L. The composition and structure of phytoplankton of humid-acid water bodies (on example of water bodies of the Kerzhensky State Nature Biosphere Reserve). *Nizhniy Novgorod*, 2006a. 165 p.
- Wegl R. Index für die Limnosaprobität, *Wasser und Abwasser*. 1983. Bd. 26. P. 1–175.
- Zelinka M., Marvan P. Bemerkungen zu neuen Methoden der saprobiologischen Wasserbeurteilung, *Verhandlung Int. Vereinigung de Limnologie*. 1968. Bd. 16. S. 817–822.



УДК 599.735.3:591.526:574.38(470.1/2)

О ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ ЛОСЯ НА СЕВЕРНОЙ ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА И В ЗОНЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ОПТИМУМА

ПАНЧЕНКО

Данила Владимирович

кандидат биологических наук, Институт биологии Карельского научного центра РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», danja@inbox.ru

СЕРОВА

Лариса Михайловна

кандидат технических наук, Петрозаводский государственный университет, serovalarisam@gmail.com

ДАНИЛОВ

Петр Иванович

доктор биологических наук, Институт биологии Карельского научного центра РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», pjotr.danilov@mail.ru

ШАКУН

Василий Васильевич

кандидат биологических наук, Государственное научно-производственное объединение «Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам», terioforest@tut.by

КОЗОРЕЗ

Александр Иванович

кандидат сельскохозяйственных наук, Министерство лесного хозяйства Республики Беларусь, s_kozorez@mail.ru

Ключевые слова:

лось
динамика численности
моделирование динамики численности
охотничьи ресурсы
периферия ареала
регрессионный анализ
цикличность
экологический оптимум

Аннотация: Лось (*Alces alces* L.) – представитель семейства Оленьи (Cervidae), занимающий одно из ключевых мест в биогеоценозах, является также крайне важным ресурсным видом охотничьего хозяйства. Изучение динамики численности, ее особенностей в популяциях лося, обитающих в условиях экологического оптимума и периферии ареала, позволяет глубже понять механизмы процессов и взаимосвязи компонентов, участвующих в их течении, разработать обоснованные меры по долгосрочному и устойчивому управлению ресурсами вида. Цель работы заключалась в анализе динамики популяций лося разных экологических зон – на северной периферии ареала этого вида в России (Мурманская область, Республика Карелия, Ленинградская область) и в условиях зоны экологического оптимума – Беларусь. Для анализа использованы материалы Зимнего маршрутного учета (ЗМУ) 1965–2019 гг. – основного метода учета охотничьих видов на обозначенных территориях, официальные статистические данные, результаты полевых исследований. Изменения численности лося протекали в значительной мере синхронно в изучаемых регионах за исключением Мурманской области. Анализ динамики его численности показал наличие циклов продолжительностью в 13 лет для Мурманской области и более 20 лет для более южных территорий. Взаимосвязь процессов изменения численности лося и

волка в Беларуси выражена в значительно меньшей степени, чем на севере России, в Республике Карелия. Построение модели динамики поголовья определило, что в значительной мере в Республике Карелия оказывает влияние уровень браконьерства. Для Беларуси выявлено, что одним из главных факторов, влияющих на численность, является легальная добыча.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: С. Ф. Комулайнен

Рецензент: А. М. Макаров

Получена: 20 июля 2019 года

Подписана к печати: 24 июня 2020 года

Введение

Численность является одним из самых динамичных показателей популяций. Состояние ресурсов лося под воздействием факторов естественной и антропогенной природы значительно изменялось на протяжении прошлого века от катастрофического сокращения до стремительного увеличения численности (Тимофеева, 1974; Русаков, 1979; Козло, 1983; Данилов, 1986, 2005). Так, прямое преследование человеком в ряде случаев было причиной практически полного исчезновения лося на Европейском Севере России в начале прошлого века, и только строгие меры охраны позволили восстановить его ресурсы и открыть на него охоту. Лесохозяйственное освоение территории во многом положительно сказывается на состоянии популяции лося, т. к. приводит к появлению больших площадей зарастающих вырубок, повышая кормность угодий, и, как следствие, способствует увеличению численности вида (Данилов и др., 2008). С другой стороны, длительные и широкомасштабные рубки приводят к сведению коренных лесов, имеющих большое значение для вида, особенно на северной периферии ареала (Семенов-Тянь-Шанский, 1982).

Значение этого вида как неотъемлемого компонента биоценозов меняется соответственно колебаниям численности зверей, и на фазах роста поголовья влияние лося может иметь существенное значение на формирование биогеоценозов и лесовосстановление как угнетающего фактора (Тимофеева, 1974; Дунин, Козло, 1992). Знание причин и механизмов динамики численности позволяет применять различные меры по регулированию силы воздействия тех или иных естественных и антропогенных факторов, направляя тем самым изменения в необходимом русле.

Особый интерес представляет анализ динамичных показателей состояния популяций, населяющих разные экологические

зоны, что дает возможность проследить общие закономерности, выявить специфику, разносторонне подойти к оценке уровня и степени влияния различных видов естественного и антропогенного воздействия (численность крупных хищников, лесное хозяйство, использование ресурсов) на состоянии поголовья. Известно, что лось – одна из основных жертв волка на севере ареала (Данилов, 2005), тогда как на юге большее число видов копытных, входящих в рацион волка, может определять меньшее влияние хищника на изучаемый вид. Целью данной работы было изучить особенности динамики численности лося в зоне экологического оптимума (Беларусь) и северной периферии ареала на Северо-Западе России, исследовать синхронность и цикличность происходящих процессов и выполнить оценку влияния факторов среды на популяции вида. Понимание актуальных тенденций динамики численности позволяет применить результаты исследований для разработки практических рекомендаций по сохранению и управлению одним из главных ресурсных видов как в России, так и в Беларуси.

Материалы

Данные о численности лося и волка на северной периферии ареала в России (Мурманская, Ленинградская области, Республика Карелия) и в зоне экологического оптимума (Республика Беларусь) определены на основе материалов зимнего маршрутного учета (ЗМУ) 1965–2019 гг. как основного способа оценки численности охотничьих животных в изучаемых регионах (Формозов, 1932; Приклонский, 1972).

Для Республики Карелия использованы материалы ЗМУ, обработанные в лаборатории зоологии ИБ КарНЦ РАН. Сведения о легальной добыче и уровне браконьерства получены по данным Министерства природных ресурсов и экологии Республики Карелия о гибели лося по разным причинам от общего числа найденных погибшими (%).

Динамика поголовья в Мурманской и Ленинградской областях проанализирована на основе официальных данных Министерства природных ресурсов Мурманской области и Комитета по охране, контролю и регулированию использования объектов животного мира Ленинградской области, а также данных литературы (Семенов-Тянь-Шанский, 1982; Макарова, 2011; Русаков, 1979). В Республике Беларусь анализ численности и добычи проведен по статистическим сведениям с учетом данных, имеющихся в лаборатории популяционной экологии наземных позвоночных и управления биоресурсами ГНПО «Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам».

Методы

Для Республики Карелия, где данные по численности лося представлены наиболее полно, выполнен анализ динамики поголовья на территориях, отличающихся по ландшафтно-климатическим условиям. Условно были выделены две зоны: 1) северная (Лохдский, Кемский, Калевальский, Костомукшский районы) и 2) южная – Приладожья (Лаксденпохский, Сортавальский, Питкярантский районы). Первая группа районов находится в пределах подзоны северной тайги, вторая – средней тайги (Громцев, 2015). Для расчета абсолютной численности в Республике Карелия использованы средние многолетние пересчетные коэффициенты (по данным ГУ «Центрохотконтроль»): лося – 0.72, волка – 0.11. Площадь пригодных местообитаний – 10970 тыс. га.

Расчет корреляции динамики численности лося и волка выполнен с временным смещением (лагом) численности хищника на 1 год, а при определении корреляции между

динамикой поголовья лося и объемами лесозаготовок – 10 лет (при расчетах принято, что леса имеют среднюю продуктивность в регионе). По мере восстановления вырубок увеличиваются запасы веточного корма, и если в спелых ельниках средней тайги они минимальны, то в молодняках 6–15 лет достигают максимальных значений (Курхинен и др., 2006).

На основе многолетних данных о численности лося в Республике Карелия и Беларуси были построены регрессионные модели ее динамики в этих регионах с использованием следующих параметров: численность волка, легальная добыча лося, уровень браконьерства, объемы заготовки древесины. Анализ данных производился с использованием математических методов регрессии, корреляционного и факторного анализа, а также автокорреляции с помощью пакета Microsoft Excel.

Результаты

Отмечается повсеместный рост численности лося на Северо-Западе России с начала нового тысячелетия, однако начало этого процесса и его темпы отличаются в разных частях региона. Так, в Мурманской области увеличение численности началось в конце 2000-х гг., и к 2018 г. она составила около 8 тыс. особей (Доклад о состоянии..., 2019). В Республике Карелия и Ленинградской области подъем начался уже в начале 2000-х гг., то же отмечено и для Беларуси, где численность лося с 1998 по 2018 г. возросла с 14.9 до 36.3 тыс. особей (рис. 1).

Результаты сравнения синхронности динамики численности лося в изучаемых регионах приведены в табл. 1.

Таблица 1. Матрица парных корреляций данных динамики численности лося в изучаемых регионах в 1965–2018 гг. (числитель) и в период роста 2001–2018 гг. (знаменатель)

	Мурманская область	Республика Карелия	Ленинградская область	Республика Беларусь
Мурманская область		0.12 / 0.26	0.22 / 0.53	–0.10 / 0.62
Республика Карелия	0.12 / 0.26		0.66 / 0.87	0.56 / 0.85
Ленинградская область	0.22 / 0.53	0.66 / 0.87		0.42 / 0.96
Республика Беларусь	–0.10 / 0.62	0.56 / 0.85	0.42 / 0.96	

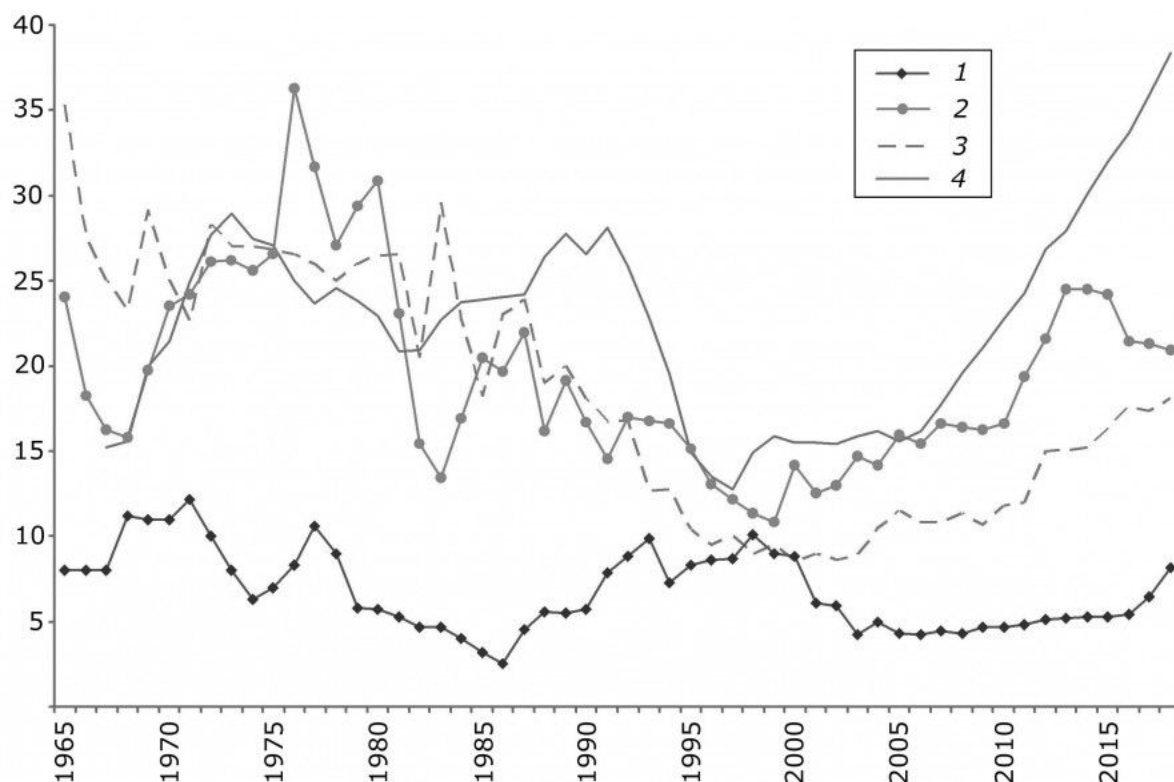


Рис. 1. Динамика численности лося (тыс. особей) в исследуемых регионах: 1 – Мурманская область, 2 – Республика Карелия, 3 – Ленинградская область, 4 – Беларусь

Fig. 1. Dynamics of moose population (thousand ind.) in the study regions: 1 – Murmansk region, 2 – Republic of Karelia, 3 – Leningrad region, 4 – Belarus

Процессы изменения численности в северной и южной зоне Республики Карелия протекали несогласованно, и коэффициент корреляции составил 0.28. Темпы прироста поголовья также значительно отличались и за 2001–2019 годы составили для северной зоны 14 %, а для южной зоны – 59 %.

Определение цикличности динамики численности лося в Республике Карелии с использованием метода автокорреляции показало, что существуют циклы продолжительностью в 20–23 года (коэффициент автокорреляции составил –0.75). Анализ для территорий Мурманской области показал, что, несмотря на незначительные в целом колебания численности, прослеживается

цикличность периодом около 13 лет и значение автокорреляции составило –0.64. Для более южных территорий Ленинградской области, а также Беларуси такие циклы были отмечены для периода 28 (–0.57) и 25 лет (–0.91) соответственно.

Сравнение взаимосвязи динамики численности лося с таковой волка, а также объемами лесозаготовок за весь рассматриваемый период показало равные значения коэффициентов корреляции (0.5).

Полученное на основе параметров, приведенных в табл. 2, регрессионное уравнение для динамики численности лося имеет следующий вид:

$$M(i) = 16.7 - 0.127 \cdot P(i) + 0.0077 \cdot W(i + 1) - 0.025 \cdot H(i) + 0.0004 \cdot F(i - 10)$$

где i – год наблюдения; $M(i)$ – численность лося в год i ; $P(i)$ – уровень браконьерства в год i ; $W(i)$ – численность волка в год i ;

$H(i)$ – легальная добыча в год i ; $F(i)$ – объем лесозаготовок в год i .

Таблица 2. Статистическое описание параметров модели динамики численности лося в Республике Карелия за период 1965–2019 гг.

Параметр	Единица измерения		<i>SD</i>	min	max
Численность лося	тыс. особей	19.6	5.6	10.8	36.3
Уровень браконьерства	%	27.2	11.93	8.0	56.1
Численность волка	особей	568	288.1	177	1459
Легальная добыча лося	особей	908	565	323	2638
Объемы лесозаготовок	тыс. м ³	11566	4620.9	5660.0	18830

Модель графически отображена на рис. 2 и значение множественного R равно 0.65.

Взаимосвязь изменений численности лося и волка в Беларуси не прослежена – коэффициент корреляции менее 0.1. Его зна-

чение для динамики поголовья и объемов лесозаготовок – 0.5.

Аналогичная модель для Беларуси и ее параметры приведены на рис. 2 и табл. 3, а уравнение имеет следующий вид:

$$M(i) = 13.3 + 0.156 \cdot W(i + 1) + 0.004 \cdot H(i) + 0.00014 \cdot F(i - 10)$$

где i – год наблюдения; $M(i)$ – численность лося в год i ; $W(i)$ – численность волка в год i ; $H(i)$ – легальная добыча в год i ; $F(i)$ – объем лесозаготовок в год i .

Значение множественного R для модели составляет 0.9.

Параметры модели для Беларуси приведены в табл. 3

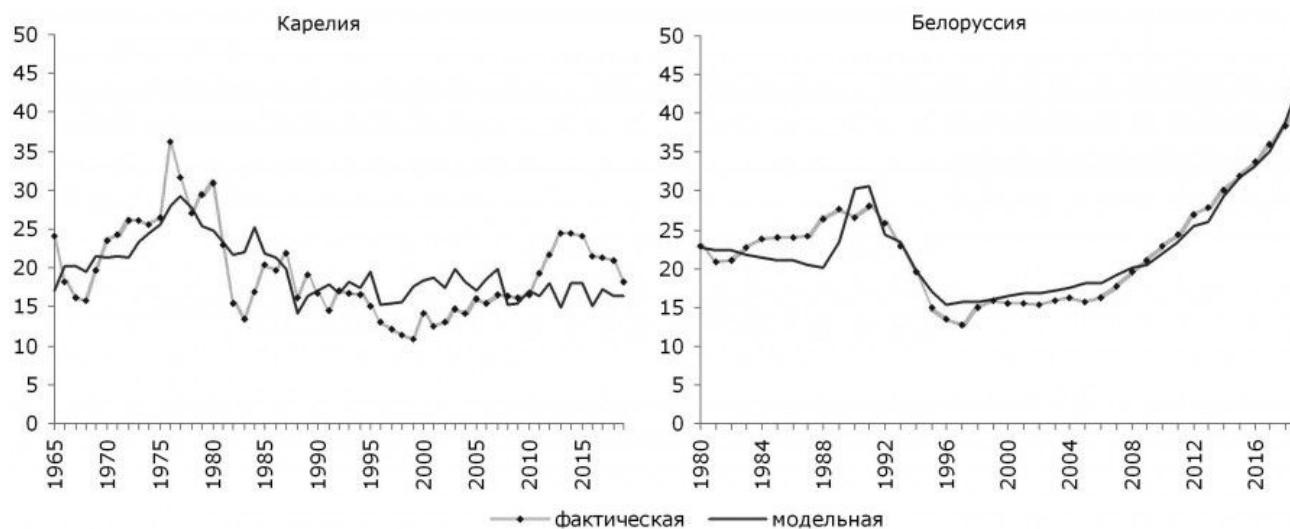


Рис. 2. Фактическое и модельное изменение численности лося в Республике Карелия и Беларуси (тыс. особей)

Fig. 2. Actual and model changes in the moose number in the Republic of Karelia and Belarus (thousand ind.)

Таблица 3. Статистическое описание параметров модели динамики численности лося в Беларуси в 1980–2019 гг.

Параметр	Единица измерения		<i>SD</i>	min	max
Численность лося	тыс. особей	22.9	7.0	12.8	41.7
Численность волка	особей	1824	301	1288	2542
Легальная добыча лося	особей	1820	1566	0	6900
Объемы лесозаготовок	тыс. м ³	11000	1490.3	10000	15100

Обсуждение

Изучению динамики численности лося как главного ресурсного вида на Северо-Западе России и в Беларуси уделено большое внимание (Тимофеева, 1974; Русаков, 1979; Семенов-Тян-Шанский, 1982; Козло, 1983; Дунин, Козло, 1992; Данилов, 1986, 2005; Макарова, 2008) и сделаны выводы о некоторой синхронности этих изменений (Данилов, 1986, 2005; Данилов, Панченко, 2012). Анализ изменения поголовья лося на Северо-Западе России в 1965–2018 гг. показал, что наблюдалась корреляция этих процессов для территории Карелии и Ленинградской области (коэффициент корреляции составил 0.66), а также Карелии и Беларуси, где значение корреляции было несколько меньше и составило 0.56 (см. табл. 1). Однако анализ синхронности изменений для этих территорий за период 2001–2018 гг., когда наблюдался рост поголовья лося, показал их корреляцию уже более 0.85 для всех территорий, за исключением Мурманской области.

За период наблюдений в процессе роста поголовья происходило значительное перераспределение населения лося. Так, в Республике Карелия территории Приладожья всегда выделялись высокими показателями учета лося, тогда как на севере и центральной ее части увеличение численности произошло после лесохозяйственного освоения территории (Марковский, 1995; Данилов, 2005). Это подтверждает и отсутствие согласованности динамики численности в северной и южных зонах за весь период наблюдений. Изменения с ростом численности произошли и на юге, в Республике Беларусь, где освоение менее пригодных территорий привело к смене зонального распределения лося на повсеместное (Шакун и др., 2017).

Результаты анализа цикличности динамики численности лося в разных регионах, вероятно, свидетельствуют о некотором их

различии на северном пределе ареала, где крайне суровые условия существования (Мурманская область), и территориях, располагающихся в более благоприятных для обитания вида частях ареала. Существуют различные предположения о причинах динамики поголовья лося. Н. Ф. Реймерс (1972) высказал мнение о связи периодов высокой численности вида с 80-летними циклами солнечной активности. Трофоклиматическая гипотеза также определяет зависимость численности лося от периодических изменений солнечной активности и связанных с ней колебаний климатических параметров на планете, влияющих на условия возобновления основных кормов лося (Ломанов, 1995). Среди основных причин, ответственных за сокращение или увеличение поголовья лося, также указывалось на влияние крупных хищников. Воздействие иррационального использования ресурсов вида подробно описано А. А. Данилкиным (2009). Сравнение динамики этого процесса с таковым в Северной и Восточной Европе (Cederlund, Markgren, 1987; Myrberget, 1990; Nygren, Pesonen, 1993), несмотря на различия в условиях и методах управления популяциями, обнаружило сходство движения численности этих зверей в 1960–1990-е гг. Существует предположение, что данный процесс – это проявление многолетних периодических изменений численности и распространения, так называемых волн жизни, характерных и для других видов копытных (Новиков, Тимофеева, 1975; Данилов, 2005).

Ранее было показано, что для лося характерен так называемый логистический тип роста численности с небольшой положительной скоростью (Глушков, 2007), а модельные оценки динамики численности лося на основе анализа временных рядов, классических моделей популяционной динамики и имитационной модели свидетельствуют в пользу того, что современная динамика связана с наложением циклической

изменчивости на естественные (увеличение численности хищников – волка) и антропогенные (браконьерство) факторы (Петросян и др., 2012).

Зависимость изменений численности волка и лося известна, особенно в северных регионах, где лось – основная жертва волка (Данилов, 2005). Ранее согласованность этих изменений в Республике Карелия была выше, а в начале второго десятилетия нового тысячелетия она нарушилась, что отразилось на значении коэффициента корреляции за весь рассматриваемый период – он стал незначим в отличие от прошлых лет, когда он составлял более 0.6 (Тирронен, 2008). Вероятной причиной произошедшего был рост популярности охоты на волка и сокращение численности хищника.

Показатели модели динамики численности лося для Республики Карелия определяют высокую связь между численностью лося и параметрами, однако в модели необходимо учитывать дополнительные факторы. Среди описанных параметров значимость коэффициентов регрессионного уравнения была наибольшей для уровня браконьерства и объемов лесозаготовок. Браконьерство – один из главных факторов, влияющих на состояние ресурсов лося на Северо-Западе России, тогда как в Республике Беларусь это воздействие минимизировано.

В аналогичной модели для Беларуси использовались данные о численности лося, волка, легальном изъятии, а также объемах лесозаготовок. Условия существования лося здесь значительно отличаются от Северо-Запада России. Так, в рационе волка присутствует большее число видов копытных, и пресс хищника менее выражен, что отразилось и на взаимосвязи динамик численности лося и волка – значение коэффициента корреляции было отрицательным и менее 0.1. Точность модели для Беларуси оказалась выше, а соответствие параметров достаточным для описания. Среди использованных показателей значимость коэффициентов регрессионного уравнения оказалась

наиболее высокой для легальной добычи и объема лесозаготовок.

Заключение

Результаты анализа динамики численности лося на Северо-Западе России, где проходит северная граница его ареала, и в Беларуси показали, что ход изменений происходил в значительной степени синхронно, что, вероятно, свидетельствует об общности тенденций динамики на большей части ареала и подтверждает предположение о «волнах жизни», характерных для копытных. С начала 2000-х гг. происходило увеличение численности вида, что не соответствует трофоклиматической гипотезе (Ломанов, 1995), в соответствии с которой в настоящее время должно происходить сокращение поголовья, тем не менее в России наблюдается противоположная тенденция (Данилкин, 2018). Однако необходимо отметить, что в некоторых регионах (Республика Карелия) в последние годы отмечается уменьшение численности. Одной из причин этого может быть увеличение пресса браконьерства, в связи с чем необходимо обратить внимание на данный фактор. Исходя из результатов по определению цикличности динамики популяции в Карелии в ближайшие годы должен был происходить рост поголовья, но, вероятно, влияние антропогенного фактора изменило тренд роста на противоположный.

Факторный анализ динамики численности лося в Республике Карелия и Беларуси показал, что в значительной мере на поголовье в северном регионе оказывают влияние численность волка, легальная добыча, объемы лесозаготовок, а также уровень браконьерства, и среди перечисленных факторов воздействие последнего было наибольшим. Для Беларуси построение модели определило, что одним из основных факторов, влияющих на численность, является легальная охота. Взаимосвязь процессов изменения численности лося и волка выражена в значительно меньшей степени, чем на севере России, в Республике Карелия.

Библиография

- Глушков В. М. Типы роста популяций и стратегия мониторинга ресурсов охотничьих животных // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 85-летию ВНИИОЗ. Киров: ГНУ ВНИИОЗ им. проф. Б. М. Житкова Россельхозакадемии, 2007. С. 87–88.
- Громцев А. Н., Карпин В. А. Общая характеристика региона // Леса и их многоцелевое использование на Северо-Западе Европейской части таежной зоны России. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. С. 14–22.
- Данилкин А. А. Динамика населения диких копытных России: гипотезы, факторы, закономерности. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 310 с.

- Данилкин А. А. Дикие копытные России: тренд динамики населения // Поволжский экологический журнал. 2018. № 3. С. 357–367. DOI: 10.18500/1684-7318-2018-3-357–367.
- Данилов П. И. Глава VI. Популяционная динамика // Биология и использование лося. М.: Наука, 1986. С. 87–104.
- Данилов П. И. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. М.: Наука, 2005. 340 с.
- Данилов П. И., Панченко Д. В., Белкин В. В., Тирронен К. Ф. Роль вырубок в жизни охотничьих зверей на Европейском Севере России // Журнал фундаментальных и прикладных исследований «Естественные науки». 2008. № 3. С. 16–20.
- Данилов П. И., Панченко Д. В. К истории лося на Европейском Севере России (от неолита до наших дней) // Вестник охотоведения. 2013. Т. 10. № 2. С. 123–136.
- Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2018 г. Охотничьи ресурсы. Мурманск. С. 120–123. URL: <https://mpr.gov-murman.ru/activities/okhrana-okruzhayushchey-sredy/00.condition/index.php> (дата обращения: 03.03.2020).
- Дунин В. Ф., Козло П. Г. Лось в Беларуси. Минск: Навука і тэхніка, 1992. 208 с.
- Козло П. Г. Эколого-морфологический анализ популяции лося. Минск: Наука и техника, 1983. 215 с.
- Курхинен Ю. П., Данилов П. И., Ивантер Э. В. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука, 2006. 208 с.
- Ломанов И. К. Закономерности динамики численности и размещения населения лося в европейской части России. М.: Изд-во ЦНИЛ Охотдепартамента МСХиП РФ, 1995. 60 с.
- Макарова О. А. Лось Мурманской области (состояние популяции в начале XXI века) // Лось (*Alces alces* L., 1758) в девственной и измененной человеком среде: Труды VI междунар. симп. по лосю. Якутск: Изд-во Ин-та биол. проблем криолитозоны СОРАН, 2008. С. 76–78.
- Макарова О. А. Размещение копытных зверей в Мурманской области в начале XXI века // Поведение, экология и эволюция животных: монографии, статьи, сообщения. Т. 2. Рязань: НП «Голос губернии», 2011. С. 185–195.
- Марковский В. А. Копытные Карелии (современное состояние популяции): Автореф. дис. ... канд. биол. наук (в виде научного доклада). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1995. 32 с.
- Новиков Г. А., Тимофеева Е. К. Некоторые аспекты динамики численности и географического распространения лося и кабана // Копытные фауны СССР: Экология, морфология, использование и охрана: Доклады совещания. М.: Наука, 1975. С. 14–15.
- Петросян В. Г., Дергунова Н. Н., Бессонов С. А., Омельченко А. В. Моделирование динамики численности, оценка и сравнительный анализ демографических параметров популяций лося в России и Финляндии с использованием данных многолетнего мониторинга // Математическая биология и биоинформатика. 2012. Т. 7. № 1. С. 244–256.
- Приклонский С. Г. Инструкция по зимнему маршрутному учету. М.: Колос, 1972. 16 с.
- Реймерс Н. Ф. Экологические сукцессии и промысловые животные // Охотоведение. М.: Лесная промышленность, 1972. С. 67–108.
- Русаков О. С. Современное состояние природных ресурсов, экология и вопросы хозяйственного использования копытных Северо-Запада СССР // Копытные Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1979. С. 63–293.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И. Звери Мурманской области. Мурманск: Кн. изд-во, 1982. 175 с.
- Тимофеева Е. К. Лось (экология, распространение, хозяйственное значение). Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1974. 167 с.
- Тирронен К. Ф. Некоторые особенности хищничества волков (*Canis lupus*) на собак (*C. familiaris*) в Карелии // Вестник охотоведения. 2008. Т. 5. № 2. С. 133–137.
- Формозов А. Н. Формула для количественного учета млекопитающих по следам // Зоологический журнал. 1932. Т. 11. С. 66–69.
- Шакун В. В., Козорез А. И., Кудин М. В. Состояние и задачи исследований ресурсов охотничьей фауны Беларуси // Современные проблемы охотоведения и сохранения биоразнообразия: Материалы Международной научно-практической конференции. Минск: БГТУ, 2017. С. 169–174.
- Myrberger S. Wildlife management in Europe outside the Soviet Union (Viltstell i Europa utenom Sovjet-Unionen) // NINA Utredning. 1990. Vol. 18. P. 1–47.
- Cederlund G., Markgren G. The development of the Swedish moose population, 1970–1983 // Swedish Wildlife Research, Supplement. 1987. Vol. 1. P. 55–62.
- Nygren T., Pesonen M. The moose population (*Alces alces* L.) and methods of moose management in Finland, 1975–89 // Finnish Game Research. 1993. No 48. P. 46–53.

Благодарности

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (№ 0218-2019-0080) и при поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-54-00018 Бел_а.

ON THE DYNAMICS OF THE MOOSE POPULATION IN THE NORTHERN PERIPHERY OF THE RANGE AND IN THE ECOLOGICAL OPTIMUM ZONE

PANCHENKO
Danila Vladimirovich *PhD, Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, danja@inbox.ru*

SEROVA
Larisa Mikhailovna *PhD, Petrozavodsk State University, serovalarisam@gmail.com*

DANILOV
Pyotr Ivanovich *DSc, Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, pjotr.danilov@mail.ru*

SHAKUN
Vasily Vasilyevich *PhD, State Scientific and Production Association Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus on Bioresources, terioforest@tut.by*

KOZOREZ
Alexandr Ivanovich *PhD, Ministry of Forestry of the Republic of Belarus, s_kozorez@mail.ru*

Keywords:
moose
population dynamics
modelling population
dynamics
game resources
regression analysis
cyclicality
ecological optimum

Summary: Moose (*Alces alces* L.) – a member of the Cervidae family (Cervidae), which occupies one of the key places in the biogeocenoses, is also an extremely important resource type of hunting economy. The study of population dynamics and its features in the moose population living in conditions of ecological optimum and the periphery of the range allows us to better understand the mechanisms of processes and the relationship of components involved in their course. In addition, It help develop reasonable measures for long-term and sustainable management of resources of the species. The aim of the work was to analyze the dynamics of moose populations in different ecological zones – in the Northern periphery of the species' range in Russia (Murmansk region, Republic of Karelia, Leningrad region) and in the conditions of the ecological optimum zone – Belarus. For the analysis, we used the materials of the Winter route accounting (ZMU) of 1965–2019 – the main method of accounting for hunting species in designated territories, official statistics, and the results of field research. Changes in the number of moose occurred largely synchronously in the studied regions, with the exception of the Murmansk region. Analysis of the dynamics of its population showed that there were cycles lasting 13 years for the Murmansk region and more than 20 years for more southern territories. The relationship between the processes of changing the number of moose and wolf in Belarus is much less pronounced than in the North of Russia in the Republic of Karelia. The construction of a model of wild board dynamics determined that the level of poaching in the Republic of Karelia has a significant impact. For Belarus, it was found that one of the main factors affecting the number is legal hunting.

Reviewer: V. D. Kazmin
Reviewer: A. M. Makarov

Received on: 20 July 2019

Published on: 23 June 2020

References

- Cederlund G., Markgren G. The development of the Swedish moose population, 1970–1983, *Swedish Wildlife Research*, Supplement. 1987. Vol. 1. P. 55–62.
- Danilkin A. A. Population dynamics of wild ungulates in Russia: hypotheses, factors, patterns. M.: *Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK*, 2009. 310 p.
- Danilkin A. A. Wild ungulates of Russia: trends of their population dynamics, *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2018. No. 3. P. 357–367. DOI: 10.18500/1684-7318-2018-3-357-367.
- Danilov P. I. Panchenko D. V. Belkin V. V. Tirronen K. F. Biotopical distribution and the role of forest clearing in game animals life cycle on the Russian European North, *Zhurnal fundamental'nyh i prikladnyh issledovaniy «Estestvennye nauki»*. 2008. No. 3. P. 16–20.
- Danilov P. I. Panchenko D. V. On the history of moose in Russian European North (from neolith time to present day), *Vestnik ohotovedeniya*. 2013. T. 10. No. 2. P. 123–136.
- Danilov P. I. VI. Population dynamics, *Biologiya i ispol'zovanie losya*. M.: Nauka, 1986. P. 87–104.
- Danilov P. I. Game animals of Karelia: ecology, resources, management and conservation. M.: Nauka, 2005. 340 p.
- Dunin V. F. Kozlo P. G. Moose in Belarus. Minsk: *Navuka i tehnika*, 1992. 208 p.
- Formozov A. N. Formula for quantitative accounting of mammals by their tracks, *Zoologicheskiy zhurnal*. 1932. T. 11. P. 66–69.
- Glushkov V. M. Types of population growth and strategy for monitoring hunted animal resources, *Sovremennye problemy prirodnopol'zovaniya, ohotovedeniya i zverovodstva: Materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii, posvyaschennoy 85-letiyu VNIOZ*. Kirov: GNU VNIOZ im. prof. B. M. Zhitkova Rossel'hozokademii, 2007. P. 87–88.
- Gromcev A. N. Karpin V. A. General characteristics of the the region, *Lesa i ih mnogocелевое ispol'zovanie na Severo-Zapade Evropeyskoy chasti taezhnoy zony Rossii*. Petrozavodsk: *Karel'skiy nauchnyy centr RAN*, 2015. P. 14–22.
- Kozlo P. G. Ecological and morphological analysis of moose population. Minsk: *Nauka i tehnika*, 1983. 215 p.
- Kurhinen Yu. P. Danilov P. I. Ivanter E. V. Mammals of Eastern Fennoscandia in the context of anthropogenic transformation of taiga landscape. M.: Nauka, 2006. 208 p.
- Lomanov I. K. Patterns of the dynamics of the number and distribution of the moose population in the European part of Russia. M.: *Izd-vo CNIL Ohotdepartamenta MSHiP RF*, 1995. 60 p.
- Makarova O. A. Distribution of ungulates in Murmansk region at the beginning of the XXI century, *Povedenie, ekologiya i evolyuciya zhivotnyh: monografii, stat'i, soobscheniya*. T. 2. Ryazan': NP «Golos gubernii», 2011. P. 185–195.
- Makarova O. A. Moose in Murmask oblast (population status at the end of 20th century, Los' (Alces alces L., 1758) v devstvennoy i izmenennoy chelovekom srede: Trudy VI mezhdunar. simp. po losyu. Yakutsk: *Izd-vo In-ta biol. problem kriolitozony SORAN*, 2008. P. 76–78.
- Markovskiy V. A. Ungulates of Karelia (current population status). PhD thesis (Candidate of Biological Sciences). Petrozavodsk: *KarNC RAN*, 1995. 32 p.
- Myrberget S. Wildlife management in Europe outside the Sovjet Union (Viltstell i Europa utenom Sovjet-Unionen), *NINA Utredning*. 1990. Vol. 18. P. 1–47.
- Novikov G. A. Timofeeva E. K. Some aspects of population dynamics and geographical distribution of moose and wild boar, *Kopytnye fauny SSSR: Ekologiya, morfologiya, ispol'zovanie i ohrana: Doklady soveshaniya*. M.: Nauka, 1975. P. 14–15.
- Nygren T., Pesonen M. The moose population (Alces alces L.) and methods of moose management in Finland, 1975–89, *Finnish Game Research*. 1993. No 48. P. 46–53.
- Petrosyan V. G. Dergunova N. N. Bessonov S. A. Omel'chenko A. V. Modelling of population dynamics, estimation and comparative analysis of demographic parameters of moose populations in Russia and Finland using multi-year monitoring data, *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika*. 2012. T. 7. No. 1. P. 244–256.
- Priklonskiy S. G. Instructions for the Winter track accounting. M.: Kolos, 1972. 16 p.
- Report on the state and environmental protection of the Murmansk region in 2018. Hunting species. Murmansk. P. 120–123. URL: <https://mpr.gov-murman.ru/activities/okhrana-okruzhayushchey-sredy/00.condition/index.php> (data obrascheniya: 03.03.2020).
- Reymers N. F. Ecological succession and hunted animals, *Ohotovedenie*. M.: *Lesnaya promyshlennost'*, 1972. C. 67–108.
- Rusakov O. S. Modern state of natural resources, ecology and issues of economic use of ungulates of the North-West of the USSR, *Kopytnye Severo-Zapada SSSR*. L.: Nauka, 1979. P. 63–293.
- Shakun V. V. Kozorez A. I. Kudin M. V. Status and tasks of research of hunting fauna resources in Belarus, *Sovremennye problemy ohotovedeniya i sohraneniya bioraznobraziya: Materialy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii*. Minsk: *BGTU*, 2017. P. 169–174

Shanskiy O. I. Animals of the Murmansk region. Murmansk: Kn. izd-vo, 1982. 175 p.

Timofeeva E. K. Moose (ecology, distribution, economic significance). L.: Izd-vo Leningradskogo universiteta, 1974. 167 p.

Tirronen K. F. Some features of wolf (*Canis lupus*) predation on domestic dogs (*C. familiaris*) in Karelia, *Vestnik ohotovedeniya*. 2008. T. 5. No. 2. P. 133–137.



УДК УДК 595. 771.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КРОВОСОСУЩЕГО КОМА- РА *Aedes dorsalis* (MEIGEN, 1830) НА ТЕР- РИТОРИИ РОССИИ И СТРАН БЛИЖНЕГО ЗАРУБЕЖЬЯ

ПАНЮКОВА
Елена Викторовна

кандидат биологических наук, Институт биологии Федерального
исследовательского центра Коми научного центра Уральского отде-
ления РАН, panykova_lena@mail.ru

ШАДРИН
Дмитрий Михайлович

кандидат биологических наук, Институт биологии Федерального
исследовательского центра Коми научного центра Уральского отде-
ления РАН, shdima@ib.komisc.ru

АХРАМЕНКО
Денис Валентинович

Украинский научно-исследовательский противочумный институт
имени И. И. Мечникова, photodesign171983@gmail.com

Ключевые слова:

Aedes dorsalis
ареал
солёные водоемы
кровососущие комары
(Diptera
Culicidae)
Субарктика
плейстоценовые
оледенения

Аннотация: В статье представлены новые данные об особенностях экологии и распространения трансголарктического полизонального комара *Aedes dorsalis* (Meigen, 1830) на территории России и стран ближнего зарубежья. Реконструкция ареала комара *A. dorsalis* на территории севера Русской равнины показала, что данный вид присутствовал здесь задолго до плейстоценовых оледенений и был вытеснен ледниками на юг и юго-восток, где был распространен более теплолюбивый галофильный вид комара *A. caspius*. Предполагается, что генетического смешивания этих близких по экологическим предпочтениям и морфологии видов не произошло. После отступления материковых ледников холодоустойчивый факультативно галофильный *A. dorsalis* распространился на север Русской равнины до побережья Арктики, проник на Североамериканский континент по берингийскому «мосту», заняв свободные экологические ниши в солёных водоемах. На стадии личинки комар *A. dorsalis* обнаруживается как в солёных, так и пресных водоемах, что говорит о высокой экологической пластичности данного вида. Комар *A. dorsalis* стабильно развивается на севере Русской равнины при сниженном количестве водных хищников и низкой межвидовой конкуренции в солёных водоемах (приморских и внутриконтинентальных). Условия засоления водоемов малоблагоприятны для большинства представителей бореальной фауны насекомых, в том числе кровососущих комаров. Из представителей семейства Culicidae в северных широтах в слабосолёных водоемах нами отмечено развитие только *A. dorsalis*.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: М. И. Гордеев

Рецензент: И. В. Филоненко

Получена: 26 апреля 2020 года

Подписана к печати: 24 июня 2020 года

Введение

Кровососущие комары (Diptera: Culicidae) имеют важное практическое значение как переносчики и промежуточные хозяева возбудителей заболеваний человека и животных. Представитель данного семейства, *Aedes dorsalis* (Meigen, 1830) переносит калифорнийский энцефалит, вирус лихорадки долины Рифта (RVFV) (Turell et al., 2010). По данным Национального центра биологической информации (NCBI), с данным видом связаны еще 5 вирусов: Лловиу вирус (Liaoning (LNV)), вирус восточного лошадиного энцефаломиелита, Тахина вирус (Tahyna virus (TAHV)), Банна вирус (Banna virus (BAV)) и Уидби вирус (Whidbey virus) (Cao et al., 2011; Lu et al., 2011; Greninge et. al., 2016; Hughes et. al., 2016; Liu et. al., 2016).

Ранее *A. dorsalis* считался подвигом *A. caspius* Pallas, 1771 – палеарктического переносчика туляремии и вируса Тягина (Гуцевич и др., 1970). Комара *A. caspius* считали политипичным по морфологическим признакам, а *A. dorsalis* рассматривали в качестве его подвида (Гуцевич, 1977). Научная дискуссия о политипичности вида *A. caspius* была основана на его морфологии и зоогеографии, без использования генетических данных. Самостоятельность вида *A. dorsalis* была подтверждена генетическими характеристиками. В каталоге комаров мира *A. caspius* и *A. dorsalis* были приведены как самостоятельные виды (Minař, 1990). Исследователи особенностей генетики *A. dorsalis* отмечали, что приморские и внутриконтинентальные популяции данного вида не имели генетических различий, т. к. характер генетической дифференциации не соответствовал географическому расположению изученных популяций в Северной Америке (Gimnig, Eldridge, 1999). Генетическая самостоятельность *A. dorsalis* не вызывала сомнений, а разобщенность внутриматериковых и прибрежных популяций объяснялась топическими особенностями. На территории Евразии сравнительных исследований генетики внутриматериковых и приморских популяций *A. dorsalis* не проводили.

До настоящего времени мало изучены экология и распространение комара *A. dorsalis* на территории Евразии, в особенности его внутриконтинентальные популяции. Находки данного вида известны на побережье Белого моря в Мурманской области и Республике Карелия. Были выполнены экологические исследования прибрежных

популяций *A. dorsalis* (Тамарина, Георгиева, 1981; Георгиева, 2004). В материковой части Евразии внутриконтинентальные популяции *A. dorsalis* были обнаружены в местах выхода подземных рассолов, где исторически велась добыча поваренной соли и соленые воды использовались в лечебных целях. Опубликованы краткие сведения о находках внутриконтинентальных популяций *A. dorsalis* в засоленных водоемах города-курорта Старая Русса Новгородской области (Кункова, 2003), а также в окрестностях бальнеологического курорта «Серегово» в Республике Коми (Панюкова, 2007).

Целью данной работы стал обзор особенностей распространения и экологии комара *Aedes dorsalis* на территории России и стран ближнего зарубежья. В задачи исследования входили рассмотрение особенностей генетики и морфологии, а также реконструкция ареала данного вида.

Материалы

Экологические и морфологические исследования комара *A. dorsalis* выполнены нами в разные годы в Республике Коми (с. Серегово 62°19' с. ш. 50°41' в. д.), Новгородской области (г. Старая Русса 57°59' с. ш. 31°21' в. д.), Краснодарском крае (г. Ейск 46°42' с. ш. 38°16' в. д.) и Украине (окрестности г. Одессы 46°33' с. ш., 30°46' в. д.). Сборы *A. dorsalis* проведены в Старой Руссе в 1999, 2002–2003 гг., в Серегово в 2006 г., в Одессе в 2018 и 2019 гг., в Ейске в 2019 г. Использованы все доступные материалы коллекций наколотых экземпляров имаго самцов и самок *A. dorsalis* Зоологического института (Санкт-Петербург), Научного музея Института биологии (г. Сыктывкар) и коллекция Украинского научно-исследовательского противочумного института имени И. И. Мечникова. Для данного исследования из серии сборов были случайным образом отобраны один или несколько экземпляров (таблица).

Методы

Внутриконтинентальные популяции *A. dorsalis* изучали в Новгородской области и Республике Коми. Собраны имаго и личинки данного вида, личинки встречены в слабосоленых водоемах. Приморские популяции данного вида комара исследованы в городах Одесса и Ейск (побережье Черного и Азовского морей соответственно). В г. Ейске собраны только имаго комаров, развитие личинок, возможно, происходит в Ейском лимане, на берегу которого проведены уче-

Сборы *Aedes dorsalis* (Meigen, 1830) на территории России и стран ближнего зарубежья

№	Название места сбора, как на этикетке (современное название)	Координаты	Дата	Пол	Автор сбора	Место хранения материала
1	Старый Петергоф (Петергоф)	59°52' с. ш., 29°53' в. д.	7.07.1924	♀	Мончадский	ЗИН РАН
1	г. Ленинград, Сосновая поляна (г. Санкт-Петербург)	59°35' с. ш., 30°20' в. д.	29.07.1970	♀	Пастухов	ЗИН РАН
2	г. Старая Русса	57°59' с. ш., 31°21' в. д.	16–27.07.1924	♀	Мончадский	ЗИН РАН
2	г. Старая Русса	57°59' с. ш., 31°21' в. д.	28.05.2002	♀	Панюкова	ИБ УрО РАН
2	г. Старая Русса	57°59' с. ш., 31°21' в. д.	29.07.2002	♀	Панюкова	ИБ УрО РАН
3	г. Киев	50°27' с. ш., 30°31' в. д.	5.12.1928	♀	Рыбинский	ЗИН РАН
4	Куяльницкий лиман, левый берег, Одесская обл., Лиманский р-н	46°40' с. ш., 30°43' в. д.	06.08.2018	♂	Ахраменко	УНИПИ
4	г. Одесса, микрорайон Лузановка, побережье Черного моря	46°33' с. ш., 30°46' в. д.	04.06.2019	♀	Ахраменко	УНИПИ
5	Карудиол лиман, верховья, Одесская обл., Татарбунарский р-н	45°49' с. ш., 30°04' в. д.	30.05.2018	♀	Ахраменко	УНИПИ
5	оз. Сасык, Одесская обл., Татарбунарский р-н	45°25' с. ш., 29°24' в. д.	29.05.2018	♀	Ахраменко	УНИПИ
6	г. Екатеринослав (г. Днепр)	48°28' с. ш., 35°01' в. д.	1926	♀	Гуцевич	ЗИН РАН
7	г. Чугуев, «бассейные»	49°50' с. ш., 36°40' в. д.	15.05.1928	♀	?	ЗИН РАН
8	д. Семеновка, р. Кальмиус (г. Донецк)	48°00' с. ш., 37°48' в. д.	1928	♀	?	ЗИН РАН
9	г. Ейск	46°42' с. ш., 38°16' в. д.	28.08.2019	♀	Панюкова	ИБ УрО РАН
10	г. Ессентуки, копани садов	44°02' с. ш., 42°51' в. д.	1927	♀	Месс	ЗИН РАН
11	г. Пятигорск	44°03' с. ш., 43°03' в. д.	22.08.1927	♀	Месс	ЗИН РАН
11	г. Пятигорск	44°03' с. ш., 43°03' в. д.	22.08.1927	♂	Месс	ЗИН РАН
12	г. Воронеж, Шиловский лес	51°29' с. ш., 39°10' в. д.	1973	♀	Камолов	ЗИН РАН
13	г. Саратов	51°32' с. ш., 46°00' в. д.	1917	♀	Кузнецов	ЗИН РАН
14	Жигулевский гос. заповедник, Самарская обл.	53°24' с. ш., 49°49' в. д.	18.07.2004	♀	Халин	ЗИН РАН
15	с. Серегово, Коми	62°19' с. ш., 50°41' в. д.	13.07.2006	♀	Панюкова	ИБ УрО РАН

Таблица. Продолжение

№	Название места сбора, как на этикетке (современное название)	Координаты	Дата	Пол	Автор сбора	Место хранения материала
16	г. Свердловск (г. Екатеринбург)	56°51' с. ш., 60°36' в. д.	?	♀	Попов	ЗИН РАН
17	г. Старая Бухара (г. Бухара)	39°46' с. ш., 64°25' в. д.	20.04.1925	♀	Мончадский	ЗИН РАН
18	г. Омск	54°58' с. ш., 73°23' в. д.	1926	♀	Мальцев	ЗИН РАН
19	р. Барынкал, с. Нарынкал	42°43' с. ш., 80°10' в. д.	17.08.1962	♂	?	ЗИН РАН
19	р. Барынкал, с. Нарынкал	42°43' с. ш., 80°10' в. д.	17.08.1962	♂	?	ЗИН РАН
19	р. Барынкал, с. Нарынкал	42°43' с. ш., 80°10' в. д.	17.08.1962	♂	?	ЗИН РАН
20	гора Кош-Агач, 1750 м, Алтай	49°59' с. ш., 88°40' в. д.	4.08.1964	♂	Грунин	ЗИН РАН
20	гора Кош-Агач, 1750 м, Алтай	49°59' с. ш., 88°40' в. д.	4.08.1964	♂	Грунин	ЗИН РАН
21	с. Ташанта, Чуйская степь	49°42' с. ш., 89°11' в. д.	3.07.1964	♂	Грунин	ЗИН РАН
21	с. Ташанта, Чуйская степь	49°42' с. ш., 89°11' в. д.	3.07.1964	♂	Грунин	ЗИН РАН
21	с. Ташанта 10 км к юго-западу, Чуйская степь	49°42' с. ш., 89°11' в. д.	5.07.1964	♀	Грунин	ЗИН РАН
22	г. Минусинск, сады	53°18' с. ш., 90°20' в. д.	23.07.1926	♂	Скотобой, Кравченко	ЗИН РАН
22	г. Минусинск, сады	53°18' с. ш., 90°20' в. д.	23.07.1926	♂	Скотобой, Кравченко	ЗИН РАН
22	г. Минусинск	53°18' с. ш., 90°20' в. д.	1926	♀	Внуковский	ЗИН РАН
23	Ачинский округ	56°38' с. ш., 90°25' в. д.	16.08.1926	♀	Внуковский	ЗИН РАН
24	Красноярск, о. Татышев	56°01' с. ш., 92°56' в. д.	1925	♀	Троицкий	ЗИН РАН
24	г. Красноярск, о. Татышев, малярийная станция	56°01' с. ш., 92°56' в. д.	18.08.1926	♀	?	ЗИН РАН
25	г. Усть-Кут на р. Лене, Иркутская обл.	56°48' с. ш., 105°50' в. д.	7.06.1957	♀	Городков	ЗИН РАН
26	г. Иркутск	52°17' с. ш., 104°18' в. д.	?	♀	?	ЗИН РАН
26	д. Мельниково, Кайск. горн. обл. Иркутск	52°17' с. ш., 104°18' в. д.	1912	♀	Максимович	ЗИН РАН
27	ст. Онохой, Забайкалье	51°55' с. ш., 108°10' в. д.	?	♀	?	ЗИН РАН
27	ст. Онохой, Забайкалье	51°55' с. ш., 108°10' в. д.	?	♀	?	ЗИН РАН
28	пос. Муя, Читинская обл.	52°02' с. ш., 113°30' в. д.	?	♀	?	ЗИН РАН
29	ур. Куланжа, Читинская обл., Борз. р-н	50°24' с. ш., 116° 32' в. д.	9.06.1959	♀	Грунин	ЗИН РАН

Таблица. Продолжение

№	Название места сбора, как на этикетке (современное название)	Координаты	Дата	Пол	Автор сбора	Место хранения материала
30	г. Якутск	62°02' с. ш., 129°43' в. д.	28.07.1927	♀	Москвин	ЗИН РАН
31	Уссурийский край	43°48' с. ш., 131°57' в. д.	1927	♀	Штакельберг	ЗИН РАН
32	Заповедник Кедровая Падь, Приморская обл.	43°09' с. ш., 131°30' в. д.	28.07.1940	♀	Мончадский	ЗИН РАН
33	Судзухинский заповедник, Приморский край (Лазовский заповедник)	43°14' с. ш., 133°24' в. д.	20.07.1977	♀	?	ЗИН РАН
34	г. Владивосток, окрестности	43°07' с. ш., 131°54' в. д.	16.07.1903	♀	Гавронский	ЗИН РАН

Примечание. Номера (№№) соответствуют номеру на карте (рис. 1); ? – данные отсутствуют. Сокращения в графе «Место хранения материала»: ЗИН РАН – Зоологический институт Российской академии наук (г. Санкт-Петербург); ИБ УрО РАН – Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (г. Сыктывкар); УНИПИ – Украинский научно-исследовательский противочумный институт им. И. И. Мечникова (г. Одесса).

ты. Отмечены активные нападения в сумерках видов *A. dorsalis* и *A. caspius* в соотношении 1 к 3. В окрестностях г. Одессы также отмечены оба вида, собраны их личинки и имаго. Сбор личинок выполняли сачком и фотокюветой. Из живых собранных личинок и куколок выплаживали имаго самцов и самок. Сбор имаго самок осуществляли на себе пробиркой-морилкой, заполненной 70 % спиртом, в течение 10–20 минут. Мониторинг имаго на энтомологические иголки осуществляли в условиях лаборатории. Наколотые экземпляры имаго определяли по ключам (Гуцевич и др., 1970; Becker et al., 2010). Для проведения молекулярно-филогенетического анализа *A. dorsalis* и *A. caspius* использовали последовательности первой субъединицы гена цитохром оксидазы (COI) митохондриальный ДНК, взятые из баз генетических данных Bold Systems и NCBI на 08.04.2020. Нуклеотидные последовательности выравнивали с использованием алгоритма ClustalW и редактировали в программном пакете Mega 7.0 (Kumar et al., 2016). Филогенетические деревья строили с вычислением поддержки начальной загрузки для узлов ветвления (1000 повторений) с использованием метода максимального правдоподобия (ML) в программном пакете Mega 7.0. В результате нами построена дендрограмма, которая показывает видовые различия *A. caspius* и *A. dorsalis* на примере

разных территорий. Для *A. dorsalis* проанализировано 27 последовательностей гена COI из восьми стран: Канада, Англия, США, Россия, Япония, Китай, Южная Корея и Швеция. Для *A. caspius* проанализировано 7 последовательностей гена COI из пяти стран: Испания, Италия, Бельгия, Иран и Пакистан.

Результаты

Генетика *A. dorsalis*

На молекулярно-филогенетическом дереве, построенном на основании сравнения последовательностей гена COI, взятых в анализ видов *A. dorsalis* и *A. caspius* разделились на две клады. В первую кладу вошли образцы *A. dorsalis* из Северной Америки и Евразии, во вторую кладу – образцы *A. caspius*. На полученной дендрограмме образцы *A. dorsalis* и *A. caspius* образовали отдельные клады с бутстреп-поддержкой (коэффициент бутстрепа = 87). При этом в кладе *A. dorsalis* с невысокой поддержкой обособились две подгруппы по принадлежности к материкам (рис. 2).

Для сравнения укажем, что в работе Н. В. Храбровой с соавторами (2013) данные виды также разнесены в две соседние клады с относительно высокой бутстреп-поддержкой (коэффициент бутстрепа = 90). Других исследований, позволяющих оценить генетический полиморфизм между двумя сравниваемыми видами на основании анализа после-

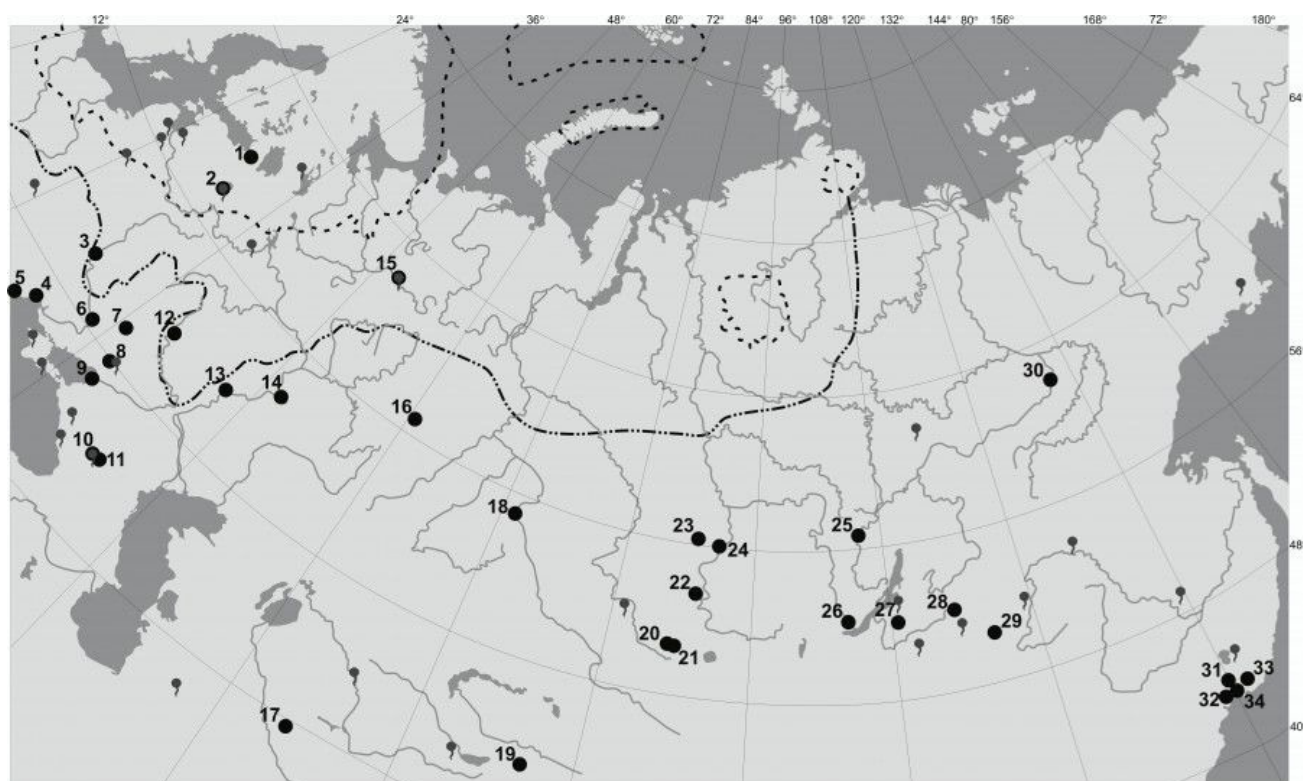


Рис. 1. Карта-схема точек сбора *A. dorsalis* на территории России и стран ближнего зарубежья. Пунктиром на карте указаны границы Валдайского оледенения; пунктиром с двумя точками – границы Днепровского оледенения (по: Герасимов, Марков, 1939; Оледенение..., 1984; Svendsen et al., 1999; Смольский, Иванова, 2018). Топографический знак «источник» обозначает минеральные источники (по: Полезные ископаемые..., 1984). Точки соответствуют географическим объектам: 1 – г. Санкт-Петербург (Петергоф), 2 – г. Старая Русса, 3 – г. Киев, 4 – г. Одесса, 5 – оз. Сасык, 6 – г. Днепр, 7 – г. Чугуев, 8 – г. Донецк, 9 – г. Ейск, 10 – г. Ессентуки, 11 – г. Пятигорск, 12 – г. Воронеж, 13 – г. Саратов, 14 – Жигулевский заповедник, 15 – с. Серегово, 16 – г. Екатеринбург, 17 – г. Бухара, 18 – г. Омск, 19 – с. Нарынкол, 20 – гора Кош-Агач, 21 – с. Ташанта, 22 – г. Минусинск, 23 – Ачинский округ, 24 – г. Красноярск, 25 – г. Усть-Кут, 26 – г. Иркутск, 27 – ст. Онохой, 28 – пос. Мuya, 29 – ур. Куланжа, 30 – г. Якутск, 31 – Уссурийский край, 32 – заповедник «Кедровая Падь», 33 – Лазовский заповедник, 34 – г. Владивосток

Fig. 1. The map of the collection points of the *A. dorsalis* on the territory of Russia and neighboring countries. On the map the dashed lines indicate the borders of the Valdai glaciation; the dotted line with two points is the border of the Dnieper glaciation (after: Gerasimov, Markov, 1939; Glaciations..., 1984; Svendsen et al., 1999; Smulsky, Ivanova, 2018). The topographic sign "source" refers to mineral springs (according to: Minerals..., 1984). Points correspond to geographical objects: 1 – St. Petersburg (Peterhof), 2 – Staraya Russa, 3 – Kiev, 4 – Odessa, 5 – Lake Sasyk, 6 – the city of Dnieper, 7 – Chuguev, 8 – Donetsk, 9 – Yeysk, 10 – Essentuki, 11 – Pyatigorsk, 12 – Voronezh, 13 – Saratov, 14 – Zhigulevsky Reserve, 15 – village Serogovo, 16 – Yekaterinburg, 17 – Bukhara, 18 – Omsk, 19 – v. Narynkol, 20 – Mount Kosh-Agach, 21 – v. Tashanta, 22 – the city of Minusinsk, 23 – Achinsky district, 24 – Krasnoyarsk, 25 – Ust-Kut, 26 – Irkutsk, 27 – st. Onokhoy, 28 – v. Muya, 29 – tract Kulanzha, 30 – Yakutsk, 31 – Ussuri Territory, 32 – Kedrovaya Pad Reserve, 33 – Lazovsky Reserve, 34 – Vladivostok

довательности COI митохондриальной ДНК, в доступной нам литературе не обнаружено. В целом проведенный нами молекулярно-филогенетический анализ, выполненный на основании сравнения последовательностей гена COI, разнес виды *A. dorsalis* и *A. caspius* в разные клады, что может являться дополнительным признаком, указывающим на генетическую разобщенность этих видов, и вносит дополнительные сведения в дискуссию о полиморфизме *A. caspius*, предложенную А. В. Гуцевичем (1977). Тот факт, что представители вида *A. dorsalis*, хотя с невы-

сокой бутстреп-поддержкой, поделились по принадлежности к материкам, может указывать на то, что изоляция группировок на разных материках привела к их генетической дифференциации после разъединения в плейстоцене Берингийского сухопутного перешейка, Берингии (Кожевников, Железнов-Чукотский, 1995), соединяющего материки в мезозое и начале кайнозоя. Экологически и генетически *A. dorsalis* самостоятельный вид, распространенный на разных материках, но близкий к *A. caspius* морфологически.

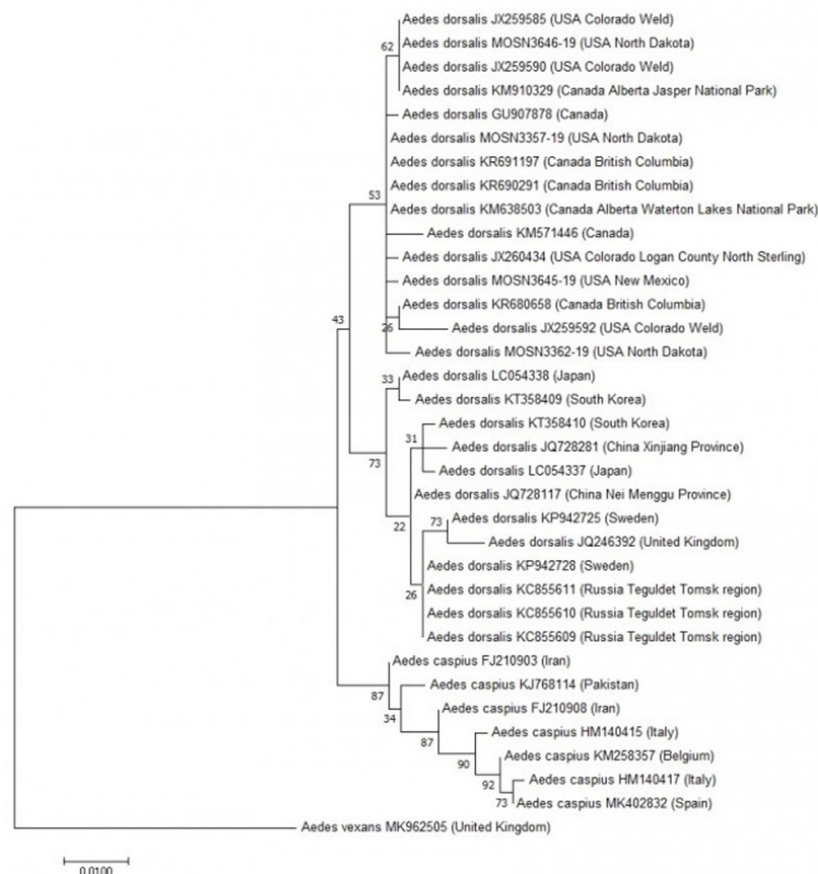


Рис. 2. Филогенетическое дерево максимального правдоподобия для представителей *A. dorsalis* и *A. caspius*, построенное по участку гена COI на основе данных GenBank

Fig. 2. Phylogenetic tree of maximum likelihood for the representatives of *A. dorsalis* and *A. caspius*, built on the region of the COI gene based on GenBank data

Морфология *A. dorsalis*

Известно, что имаго *A. dorsalis* хорошо определяются по белым чешуйкам на лапках, образующим светлые кольца, при этом каждое кольцо опоясывает два членика лапки: вершину одного и основание последующего. Брюшко сверху с продольной полосой светлых чешуек (Гуцевич и др., 1970). Жилки крыла (в особенности костальная жилка) покрыты светлыми и темными чешуйками. У *A. dorsalis* светлые чешуйки на костальной жилке сформированы в группы, у *A. caspius* светлые чешуйки перемешаны с темными. На переднеспинке у *A. dorsalis* светлые чешуйки образуют полукруг, а вдоль среднеспинки тянется полоса темных чешуек (Becker et al., 2010). По данным литературы, *A. caspius* хорошо отличается от близких видов по окраске спинки и крыла (рис. 3).

Однако признак окраски крыла нельзя назвать надежным. Просмотренный нами коллекционный материал показал, что белые чешуйки в основании крыла есть у обоих видов и их расположение группами и единич-

ное также свойственно обоим видам. При этом чешуйки на крыльях могут часто осыпаться и повреждаться при сборе и транспортировке. Окраска спинки – более надежный признак, при этом цветовая гамма чешуек очень изменчива у экземпляров из разных географических пунктов. Еще более надежным признаком может служить место расположения чешуек спинки. Имеющиеся коллекционные экземпляры (из фондовой коллекции Зоологического института РАН), определенные как *A. caspius* и *A. dorsalis*, мы сравнили по 7 морфологическим признакам, часто используемым для определения видов комаров: расположению белых чешуек на хоботке, щупиках, спинке, костальной жилке крыла, брюшке сверху, а также по окраске последнего членика задней лапки и форме коготка задней лапки. Статистически достоверных различий по данным признакам обнаружено не было. Была отмечена географическая изменчивость в окраске брюшка. У южных экземпляров имаго комаров *A. dorsalis* из городов Ейск, Одесса и Ес-

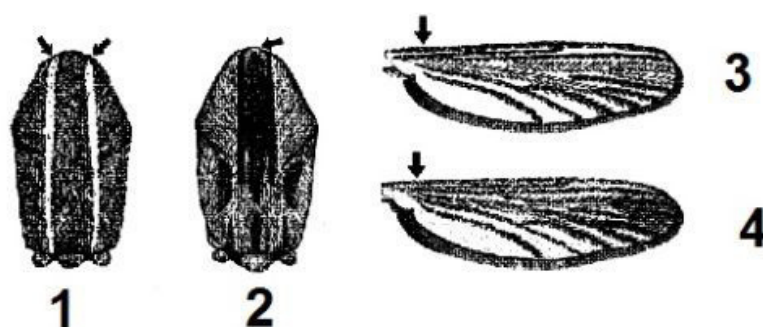


Рис. 3. Морфологические отличия видов по окраске спинки (1, 2) и крыла (3, 4): 1, 3 – *A. caspius*; 2, 4 – *A. dorsalis* (Becker et al., 2010)

Fig. 3. Morphological differences of species in color of the back (1, 2) and wing (3, 4): 1, 3 – *A. caspius*; 2, 4 – *A. dorsalis* (Becker et al., 2010)

сентуки имелись сплошные светлые чешуйки на тергитах брюшка, только по бокам располагались темные чешуйки в виде неясных пятен. Экземпляры комаров из северных популяций с. Серегово Республики Коми и г. Старая Русса Новгородской области имели незначительное количество светлых чешу-

ек на брюшке, которые образовывали тонкую светлую продольную линию (рис. 4). В целом морфологические различия по имаго позволяют диагностировать вид *A. dorsalis*. Диагностические различия проявляются у самцов и самок.



Рис. 4. Географическая изменчивость в окраске брюшка у *A. dorsalis*: 1 – южный вариант (г. Одесса, самка); 2 – северный вариант (г. Старая Русса, самец)

Fig. 4. Geographical variability in the color of the abdomen in *A. dorsalis*: 1 – southern option (Odessa, female); 2 – Northern option (Staraya Russa, male)

Экология *A. dorsalis*

Развитие комара *A. dorsalis* происходит с полным превращением и включает следующие стадии: зимующее яйцо, личинку, куколку и имаго. Яйца самки откладывают на почву возле водоемов, в которых развивались личинки данного вида, что свойственно для представителей подрода *Ochlerotatus* рода *Aedes*. Диапауза на стадии яйца также характерна для представителей данного рода. Личинка *A. dorsalis* может встречаться в пре-

сных, слабосоленых и соленых водоемах, вид является факультативным галофилом. В Новгородской области личинки *A. dorsalis* встречались в пресных водоемах совместно с личинками видов комаров, отмечающихся только в пресных водоемах, таких как *Aedes cantans*, *A. communis*, *A. cyprius*, *A. excrucians* и *A. leucomelas*. При этом в пресных водоемах отмечены единичные находки *A. dorsalis*. В слабосоленых и соленых водоемах вид встречался массово при отсутствии меж-

видовой конкуренции. Куколка данного вида не питается, ее развитие происходит за счет питательных веществ, накопленных на личиночной стадии, как у всех куколок Culicidae. Продолжительность стадии куколки составляет несколько дней, в зависимости от температуры и уровня воды в водоеме. Выплываются из куколок первыми самцы, через день или два происходит вылет из водоема имаго самок. Имаго *A. dorsalis* встречались в сборах с мая по сентябрь в пойменных (луговых и кустарниковых) и лесных биотопах совместно с комарами *Aedes cinereus*, *A. diantaeus*, *A. excrucians*, *A. leucomelas*, *A. cantans*, *A. vexans* и *Anopheles messeae*. Для северных внутриконтинентальных и приморских популяций отмечены два поколения данного вида. На юге – более двух поколений. Первое поколение развивается в апреле – мае из перезимовавших яиц, оно малочисленное. Развитие первого поколения происходит в конкурентных условиях с другими весенними видами комаров, в особенности в пресных водоемах. Второе поколение развивается в июле, из яиц, отложенных самками первого поколения. Второе поколение, как у большинства полициклических видов, более многочисленное. На севере наблюдали развитие второго поколения в июле и августе, при активном нападении имаго в водоемах обнаруживали личинок младших возрастов. На юге возможны три поколения, а имаго встречаются до декабря. Так, по коллекционным материалам известно, что доктор Рыбинский собирал в г. Киеве самок *A. dorsalis* 5.12.1928 (см. таблицу). При средней продолжительности жизни данного комара в 60 дней данный факт говорит о третьем или последующем поколении данного вида на юге ареала, с развитием яиц в сентябре – октябре.

По литературным данным известно, что в природных популяциях развитие личинок *A. dorsalis* происходит в широком диапазоне солености, жесткости, сухого осадка, щелочности и других гидрохимических показателей (Георгиева, 2004), что также подтверждает высокую степень экологической пластичности вида. Экологические исследования северной популяции *A. dorsalis* проведены на побережье Белого моря между 66° и 67° с. ш. (Тамарина, Георгиева, 1981). В результате было отмечено, что *A. dorsalis* дает два поколения за северное лето благодаря колебаниям уровня моря – морских сизигий, которые наполняют прибрежные водоемы каждые 28 дней. Считается, что проникновение лесо-

степного комара *A. dorsalis* в приполярные районы Белого моря связано с интразональными элементами ландшафта: прибрежными литоральными и пойменными водоемами, имеющими особенности гидрологического режима. Такие водоемы заполняются водой как в период весеннего таяния снега и выпадения атмосферных осадков, так и во время регулярных сизигийных приливов. Обнаружено, что в водоемах с пресной водой в присутствии неспециализированных хищников (личинок стрекоз, личинок плавунцов, гладышей, имаго жуков-ильников и тинников, мальков и взрослых особей колюшек трехиглой и девятииглой) элиминируется до 98 % популяции преимагинальных стадий комаров *A. dorsalis*. При отсутствии указанных хищников в соленых водоемах погибает только 60 % личинок *A. dorsalis* (Георгиева, 2004).

Известно, что самки *A. dorsalis* активно нападают на теплокровных животных и людей (Сазонова, 1959). В Новгородской области наблюдали нападения имаго *A. dorsalis* на человека и кролика на пойменных, суходольных лугах и лугах, используемых под выпас животных, на мелиоративных участках, в ивняках, на верховых болотах и в городских парках, расположенных на незначительном удалении от соленых источников или скважин (Панюкова, 2005). Нами не отмечены нападения данного вида на человека и животных внутри помещений, весьма вероятно, что *A. dorsalis* относится к облигатным экзотам, которые охотятся и переваривают пищу только в природных условиях. При постановке эксперимента с открытым окном возле соленых озер в г. Старая Русса в течение суток для питания и нападения в жилое помещение не проник ни один экземпляр данного вида. В Республике Коми и г. Одессе также имаго собраны в природных биотопах. Таким образом, к экологическим особенностям изучаемого вида можно отнести полициклическость, факультативную галофильность и облигатную экзотичность.

Обсуждение

Особенность большинства видов кровососущих комаров, обитающих в северной части Палеарктики, – трансконтинентальные ареалы, которые охватывают значительную часть Палеарктики и даже Голарктики (Медведев и др., 2017). Вид *A. dorsalis* также имеет трансголарктический полизональный тип ареала (Панюкова, Остроушко, 2017), согласно классификации типов ареалов К. Б. Городкова (1984).

Реконструкция ареала *A. dorsalis*

Анализ и обобщение имеющихся материалов о распространении и экологических предпочтениях изучаемого вида позволили провести реконструкцию его ареала на территории европейской части России. Известно, что ареал *A. dorsalis* охватывает север Африки, Северную Америку и Евразию. При этом в Евразии вид имеет трансконтинентальное распространение, находки *A. dorsalis* известны от Британских до Японских островов. В лесной полосе вид приурочен к смешанным и лиственным лесам. По поймам, как интразональным элементам ландшафта, *A. dorsalis* может проникать в другие природные зоны: на юге – в степную и полупустынную, на севере – в таежную (Гуцевич и др., 1970). Отмечалось интразональное проникновение данного вида в тундровую зону на побережье Белого моря (Тамарина, Георгиева, 1981). Вид локально встречается в Субарктической зоне европейской части России. Считается, что продвижение данного вида на север ограничивается южной тундрой (Остроушко, 1987). При анализе распространения вида *A. dorsalis* на Евразийском континенте прослеживается его приуроченность к местам выхода соленых источников для внутриматериковых популяций (см. рис. 1). Из рассматриваемого материала вблизи минеральных соленых источников собраны имаго данного вида в с. Серегово, городах Старая Русса, Донецк, Пятигорск и Ессентуки. Весьма вероятно обнаружение внутриматериковых популяций данного вида в местах выхода минеральных источников. Северные находки *A. dorsalis* в континентальных условиях воркутинских южных тундр (Остроушко, 1987) связаны, по нашему мнению, с наличием благоприятных условий. В г. Воркуте имеются сероводородные соленые источники – потенциальные места развития личинок данного вида. В целом на севере европейской части России *A. dorsalis* встречается точечно, это связано с тем, что максимальная численность популяции данного вида достигается только в условиях приморских или внутриконтинентальных засоленных водоемов при отсутствии межвидовой конкуренции.

Выполнить реконструкцию ареала данного вида позволил географический и палеонтологический анализ. По достоверным данным род *Aedes*, к которому относится изучаемый вид, известен с эоцена (56 млн лет назад) из янтарей и отпечатков из различных регионов мира (Evenhuis, 1994). Па-

леонтологические материалы свидетельствуют о большой древности возникновения гематофагии у двукрылых насекомых: так, появление кровососания у комаров существует несколько десятков миллионов лет с конца мезозоя или начала кайнозоя (Балашов, 1999). Палеонтологические материалы о возникновении кровососания в семействе Culicidae и находки древних представителей рода *Aedes*, сохранившиеся в янтаре, позволяют судить об изменениях ареала *A. dorsalis*. Известно, что до начала оледенений территория севера Европейской равнины была покрыта широколиственными лесами – дубравами (Козубов, 1999). Здесь был теплый влажный климат, а видовой состав сем. Culicidae, вероятно, был близок к фауне современной Южной Европы. Примером этого служат островные участки типичных дубрав, которые сохранились в поймах крупных рек (Мста, Вятка) и озер (Ильмень, Нургуш). К началу наступления глобальных похолоданий в плейстоценовый (четвертичный) период была большая вероятность широкого распространения *A. dorsalis* по всей территории современной европейской субарктической зоны, включая берингийский сухопутный перешеек, который соединял материки. Плейстоценовые оледенения, охватывавшие значительную часть Евразии, привели к исчезновению здесь большей части фауны кровососущих комаров. Предположительно в местах выхода соленых или термальных подземных вод поверхностное оледенение было более слабым и протаявало, в таких условиях мог сохраниться на севере в рефугиумах вид *A. dorsalis*. После разъединения берингийского перешейка часть популяций данного вида стали развиваться в измененных условиях и незначительно отличаются генетически от европейских, о чем свидетельствует проведенное нами исследование. В Евразии, южнее максимальных границ Днепровского материкового оледенения, встречаются оба вида: *A. dorsalis* и *A. caspius*. При этом севернее максимальной границы Валдайского оледенения обнаружен только *A. dorsalis*. Теплолюбивый *A. caspius* не смог проникнуть на Северо-Американский континент по берингийскому «мосту» и остался только в южной части Евразии. Под воздействием похолодания большинство видов комаров были вытеснены с территории Субарктики на юг и за Уральскую гряду. Центрами формирования и восстановления фауны комаров европейской части в послеледниковый период, воз-

можно, стала Средиземноморская область и Кавказ, а в азиатской части – Тянь-Шань и Тибет.

Заключение

Вид *A. dorsalis* встречается в широком диапазоне солёности, и выживание данного вида в условиях высоких широт возможно благодаря его широкой экологической пластичности. Данный вид занял свободную экологическую нишу, развиваясь в водоёмах с повышенной концентрацией солей (хлориды, сульфаты). Такие водоёмы формируются в окрестностях выходов подземных вод разного химического состава на поверхность или в приливно-отливной зоне северных морей. Морские трансгрессии и регрессии в мезозое могли определять цикличность развития поколений, быть причиной полицикличности *A. dorsalis*. Подтверждением этого могут быть проведенные ранее исследования на побережье Белого моря, где отмечалась связь числа поколений данного вида с морскими приливами (Георгиева, 2004). Для большинства типичных представителей зональной фауны насекомых экстремальные условия засоления водоёмов губительны. Вид *A. dorsalis* может занимать засоленные водоёмы при низкой пищевой конкуренции и при сниженном количестве водных хищников, образуя локальные популяции в европейской части Субарктики. В южной части Русской равнины вид встречается совместно с *A. caspius*. В конкурентных условиях *A. dorsalis* уступает по частоте встречаемости и нападению на улитку виду *A. caspius*. Морфологически, экологически и генетически виды достаточно хорошо различаются. Основные морфологические отличительные черты этих двух видов – в окраске

спинки имаго. Географическая изменчивость окраски *A. dorsalis* проявляется в увеличении числа светлых чешуек на брюшке у южных популяций. Вероятно, увеличение светлых чешуек у южных популяций связано с функцией отражения солнечного света при его избытке для сохранения влаги, как защита от высыхания. Преобладание темных чешуек на брюшке северных популяций можно рассматривать в качестве приспособления к увеличению поглощения солнечного тепла, как защита от переохлаждения, при недостатке тепла на севере. Комар *A. dorsalis* развивается на севере при сниженном количестве водных хищников и низкой межвидовой конкуренции в солёных и содержащих сероводород водоёмах. Количество поколений данного вида зависит от широты местности. На севере и северо-западе Русской равнины отмечены два поколения, на юге возможны более двух поколений.

В результате исторической реконструкции ареала комара *A. dorsalis* на основе анализа его прерывистого распространения и экологических особенностей вида можно предположить, что *A. dorsalis* присутствовал на изучаемой территории задолго до плейстоценовых оледенений. Вид проник на территорию Северной Америки по сухопутному берингийскому перешейку. После разъединения материков обособленные популяции вида эволюционировали самостоятельно. В плейстоценовый ледниковый период вид *A. dorsalis* был вытеснен на юг и юго-восток, а после отступления ледника распространился на север до побережья Субарктики по свободным экологическим нишам. Ядром ареала данного вида можно считать южную часть Палеарктики.

Библиография

- Балашов Ю. С. Эволюция гематофагии среди насекомых и клещей // Энтомологическое обозрение. 1999. Т. 78. С. 749–763.
- Георгиева Е. К. Роль солёности в распространении полизонального комара *Aedes caspius* Pall (Diptera, Culicidae) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 22 с.
- Герасимов И. П., Марков К. К. Четвертичная геология: палеогеография четвертичного периода : Учебное пособие для университетов и педагогических институтов. М.: Учпедгиз, 1939. 364 с.
- Городков К. Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР // Ареалы насекомых европейской части СССР. № 5. Л.: Наука, 1984. С. 3–20.
- Гуцевич А. В. О политипических видах комаров (Culicidae) II. *Aedes caspius* (Pallas, 1771) // Паразитология. 1977. Т. 11. № 1. С. 48–51.
- Гуцевич А. В., Мончадский А. С., Штакельберг А. А. Комары сем. Culicidae // Фауна СССР. Насекомые Двукрылые. Т. 3. Вып. 4. Л.: Наука, 1970. 384 с.
- Кожевников Ю. П., Железнов-Чукотский Н. К. Берингия: история и эволюция. М.: Наука, 1995. 383 с.
- Козубов Г. М. История лесного покрова Европейского Северо-Востока // Леса Республики Коми / Отв. ред. А. И. Таскаев. М.: Дизайн. Информация. Картография, 1999. С. 61–70.
- Кункова Е. В. Гидробионты солёных вод курорта «Старая Русса» // Биоразнообразие, функционирование, продуктивность и охрана биосистем в Новгородской области: Материалы региональ-

- ной научной конференции, 12–15 мая 2003 г., Великий Новгород. Великий Новгород: Изд-во Новгородского ун-та, 2003. С. 100.
- Медведев С. Г., Халин А. В., Айбулатов С. В. Пути происхождения фауны кровососущих насекомых Северной Палеарктики на примере блох (Siphonaptera), комаров семейства Culicidae и мошек (Diptera: Simuliidae) // Паразитология. 2017. Т. 51. Вып. 6. С. 499–516.
- Оледенение и многолетняя мерзлота : Карта М. 1:24000000 // Атлас СССР. М.: ГУГК при Совете Министров СССР, 1984. С. 97.
- Остроушко Т. С. Эколого-фаунистический обзор кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Большеземельской тундры // Труды Коми филиала Академии наук СССР. Сыктывкар: Изд-во Коми науч. центра Уральского отделения АН, 1987. № 86. С. 58–67.
- Панюкова Е. В. Видовой состав кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) населенных пунктов Северо-Запада России (на примере Новгородской области) // Структурно-функциональные особенности биосистем Севера (особи, популяции, сообщества): Материалы конференции. Петрозаводск, 2005. С. 76–79.
- Панюкова Е. В. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) окрестностей курорта «Серегово» в Республике Коми // Достижения энтомологии на службе агропромышленного комплекса, лесного хозяйства и медицины: Тезисы докладов XIII съезда Русского энтомологического общества, 9–15 сентября 2007 г., Краснодар. Краснодар: Изд-во Кубанского гос. аграрного ун-та, 2007. С. 159–160.
- Панюкова Е. В., Остроушко Т. С. Кровососущие комары (Diptera: Culicidae) / Отв. ред. М. М. Долгин. Т. XI. Ч. 2. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. 209 с.
- Полезные ископаемые : Карта М. 1:16000000 // Атлас СССР. М.: ГУГК при Совете Министров СССР, 1984. С. 92.
- Сазонова О. Н. Комары рода *Aedes* Рыбинского водохранилища и обзор фауны рода *Aedes* лесной зоны Европейской части РСФСР // Труды Дарвинского государственного заповедника. Вологда, 1959. № 5. С. 209–303.
- Смольский И. И., Иванова А. А. Опыт реконструкции палеоклимата по изменению инсоляции на примере Западной Сибири в позднем плейстоцене // Климат и природа. 2018. № 1 (26). С. 3–21.
- Тамарина Н. А., Георгиева Е. К. Интразональное проникновение комара *Aedes caspius dorsalis* Mg. (Diptera, Culicidae) на север и зависимость его развития от ритма морских приливов на побережье Белого моря // Биологические науки. 1981. № 4. С. 36–41.
- Храброва Н. В., Андреева Ю. В., Ваулин О. В., Алексеева С. С., Сибатаев А. К. Изменчивость нуклеотидной последовательности митохондриального гена субъединицы I цитохромоксидазы C у видов родов *Aedes* и *Ochlerotatus* (Diptera, Culicidae) // Вавиловский журнал селекции и генетики. 2013. Т. 17. № 1. С. 114–122.
- Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Dahl C., Madon M., Kaiser A. Mosquitoes and their control. Second Edition. Heidelberg; Dordrecht; London; New York, 2010. 577 p.
- Cao Y., Fu S., Tian Z., Lu Z., He Y., Wang H., Wang J., Guo W., Tao B., Liang G. Distribution of mosquitoes and mosquito-borne arboviruses in Inner Mongolia, China // Vector Borne Zoonotic Dis. 2011. Vol. 11 (12). P. 1577–1581. DOI: 10.1089/vbz.2010.0262.
- Evenhuis N. L. Catalogue of the fossil flies of the world (Insecta: Diptera). Leiden, 1994. 654 p.
- Gimnig J. E., Eldridge B. F. Genetic and Morphological Characterization of the *Aedes* (*Ochlerotatus*) *dorsalis* (Diptera: Culicidae) Group in North America // Journal of Medical Entomology. 1999. Vol. 36. Issue 6. P. 685–694. DOI: 10.1093/jmedent/36.6.685.
- Greninger A. L., Makhsous N., Shean R., Jerome K. R., Kangiser D., Dykstra E., Haman K. Submitted (23-SEP-2016) Laboratory Medicine, UW, 1616 Eastlake Ave East, Suite 320, Seattle, WA 98102, USA. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/KX898491.1> (дата обращения: 8.04.2020).
- Hughes H. R., Lanciotti R. S., Blair C. D., Lambert A. J. Submitted (02-SEP-2016) Division of Vector-borne Diseases, Centers for Disease Control and Prevention, 3156 Rampart Rd, Fort Collins, CO 80521. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/KX817313.1> (дата обращения: 8.04.2020).
- Liu H., Gao X. Y., Fu S. H., Li M. H., Zhai Y. G., Meng W. S., Sun X. H., Lv Z., Wang H. Y., Shen X. X., Cao Y. X., He Y., Liang G. D. Molecular evolution of emerging Banna virus // Infect. Genet. Evol. 2016. Vol. 45. P. 250–255.
- Lu Z., Liu H., Fu S., Lu X., Dong Q., Zhang S., Tong S., Li M., Li W., Tang Q., Liang G. Liao ning virus in China // Virol. J. 2011. Vol. 8. P. 282. DOI: 10.1186/1743-422X-8-282.
- Kumar S., Stecher G., and Tamura K. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7 for bigger datasets // Molecular Biology and Evolution. 2016. Vol. 33. P. 1870–1874.
- Mihalyi F., Gulyas M. Magyarorszag csipo szunyogjai. Budapest: Akademiai Kiadó, 1963. 229 p.
- Minař J. Family Culicidae. Catalogue of Palaearctic Diptera. Vol. 2. Psychodidae – Chironomidae. Budapest: Akadémiai Kiadó, 1990. P. 74–113.
- Svendsen J. I., Astakhov V. I., Bolshiyakov D. Yu., Demidov I., Dowdeswell J. A., Gataflin V., Hjort C., Hubberten H. W., Larsen E., Mangerud J., Melles M., Moller P., Saarnisto M., Siegert M. J. Maximum extent of the Eurasian ice sheets in the Barents and Kara Sea region during the Weichselian // Boreas. 1999. Vol. 28. № 1. P. 234–242.

Turell M. J., Wilson W. C., Bennett K. E. Potential for North American mosquitoes (Diptera: Culicidae) to transmit rift Valley fever virus // Journal of Medical Entomology. 2010. Vol. 47. № 5. P. 884–889. DOI: 10.1093/jmedent/47.5.884.

Благодарности

Искренне благодарим сотрудников Института биологии ФИЦ Коми научного центра УрО РАН А. Н. Панюкова и Е. С. Кузьмину, оказавших неоценимую помощь при подготовке и оформлении статьи. При выполнении работы использована фондовая коллекция кровососущих комаров Зоологического института РАН (УФК ЗИН рег. № 2-2.20, контракт с Роснаукой «02.452.11.7031» (2006-РИ-26.0/001/070)). Работа выполнена при финансовой поддержке госбюджетной темы отдела экологии животных Института биологии ФИЦ УрО РАН: «Систематика, распространение и пространственная организация фауны и населения наземных и водных животных таежных и тундровых экосистем европейского северо-востока России» (2018–2020 гг., № гос. регистрации: AAAA-A17-117112850235-2).

ECOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL FEATURES OF THE MOSQUITO *Aedes dorsalis* (MEIGEN, 1830) ON THE TERRITORY OF RUSSIA AND NEIGHBORING COUNTRIES

PANYUKOVA
Elena Viktorovna

PhD, Institute of Biology, Komi Federal Scientific Center, RAS,
panykova_lena@mail.ru

SHADRIN
Dmitriy Mikhailovich

PhD, Institute of Biology, Komi Federal Scientific Center, RAS,
shdima@ib.komisc.ru

AKHRAMENKO
Denis Valentinovich

I.I.Mechnikov Research Anti-Plague Institute of Ukraine,
photodesign171983@gmail.com

Keywords:

Aedes dorsalis
range
salt water bodies
mosquitoes (*Diptera Culicidae*)
Subarctic
Pleistocene glaciations

Summary: The article presents new data on the features of ecology and distribution of the trans-Holarctic polyzonal mosquito *Aedes dorsalis* (Meigen, 1830) on the territory of Russia and neighboring countries. Reconstruction of the area of the *A. dorsalis* mosquito in the Northern Russian plain showed that this species was present here long before the Pleistocene glaciations. Then it was displaced by glaciers to the South and Southeast, where the more heat-loving halophilic species of the *A. caspius* mosquito was distributed. It is assumed that there was no genetic mixing of these species similar in their ecological preferences and morphology. After the retreat of the continental glaciers, cold-resistant facultatively halophilic *A. dorsalis* spread to the North of the Russian plain up to the Arctic coast, penetrated to the North American continent via the Bering «bridge», occupying free ecological niches in salty reservoirs. At the larval stage, the *A. dorsalis* mosquito is found in both salt and fresh water reservoirs, which indicates a high ecological plasticity of this species. The *A. dorsalis* mosquito is developing steadily in the North of the Russian plain with a reduced number of aquatic predators and low interspecific competition in saline reservoirs (coastal and inland). The conditions of salinity of reservoirs are not favorable for most representatives of the boreal fauna of insects, including blood-sucking mosquitoes. Of the representatives of the family Culicidae in Northern latitudes in slightly saline reservoirs, we have noted the development of only *A. dorsalis*.

Reviewer: M. I. Gordeev

Reviewer: I. V. Filonenko

Received on: 26 April 2020

Published on: 23 June 2020

References

- Balashov Yu. S. Evolution of hematophagy among insects and mites, *Entomologicheskoe obozrenie*. 1999. T. 78. P. 749–763.
- Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Dahl C., Madon M., Kaiser A. Mosquitoes and their control. Second Edition. Heidelberg; Dordrecht; London; New York, 2010. 577 p.
- Cao Y., Fu S., Tian Z., Lu Z., He Y., Wang H., Wang J., Guo W., Tao B., Liang G. Distribution of mosquitoes and mosquito-borne arboviruses in Inner Mongolia, China, *Vector Borne Zoonotic Dis.* 2011. Vol. 11 (12). P. 1577–1581. DOI: 10.1089/vbz.2010.0262.
- Evenhuis N. L. Catalogue of the fossil flies of the world (Insecta: Diptera). Leiden, 1994. 654 p.
- Georgieva E. K. The role of salinity in distribution of the polyzonal mosquito *Aedes caspius* Pall (Diptera, Culicidae): *Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. M.*, 2004. 22 p.
- Gerasimov I. P. Markov K. K. Quaternary geology: paleogeography of the quaternary period: *Uchebnoe*

- posobie dlya universitetov i pedagogicheskikh institutov. M.: Uchpedgiz, 1939. 364 p.
- Gimnig J. E., Eldridge B. F. Genetic and Morphological Characterization of the *Aedes* (*Ochlerotatus*) *dorsalis* (Diptera: Culicidae) Group in North America, *Journal of Medical Entomology*. 1999. Vol. 36. Issue 6. P. 685–694. DOI: 10.1093/jmedent/36.6.685.
- Glaciation and permafrost: Karta M. 1:24000000, Atlas SSSR. M: GUGiK pri Sovete Ministrov SSSR, 1984. P. 97.
- Gorodkov K. B. Types of areas of insects in tundra and the forest zone of the European part of Russia, *Arëaly nasekomykh evropeyskoy chasti SSSR*. No. 5. L.: Nauka, 1984. P. 3–20.
- Greninger A. L., Makhous N., Shean R., Jerome K. R., Kangiser D., Dykstra E., Haman K. Submitted (23-SEP-2016) Laboratory Medicine, UW, 1616 Eastlake Ave East, Suite 320, Seattle, WA 98102, USA. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucore/KX898491.1> (data obrascheniya: 8.04.2020).
- Gucevich A. V. Monchadskiy A. S. Shtakel'berg A. A. Mosquitoes of the family Cilicidae, *Fauna SSSR. Nasekomye Dvukrylye*. T. 3. Vyp. 4. L.: Nauka, 1970. 384 c.
- Gucevich A. V. O politipicheskikh vidah komarov (Culicidae) II. *Aedes caspius* (Pallas, 1771), *Parazitologiya*. 1977. T. 11. No. 1. P. 48–51.
- Hrabova N. V. Andreeva Yu. V. Vaulin O. V. Alekseeva S. S. Sibataev A. K. Variability of nucleotide sequence of mitochondrial gene of the subunit I cytochromoxidase C in species of the genres *Aedes* and *Ochlerotatus* (Diptera, Culicidae), *Vavilovskiy zhurnal selekcii i genetiki*. 2013. T. 17. No. 1. P. 114–122.
- Hughes H. R., Lanciotti R. S., Blair C. D., Lambert A. J. Submitted (02-SEP-2016) Division of Vector-borne Diseases, Centers for Disease Control and Prevention, 3156 Rampart Rd, Fort Collins, CO 80521. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucore/KX817313.1> (data obrascheniya: 8.04.2020).
- Kozhevnikov Yu. P. Chukotskiy N. K. Beringiya: history and evolution. M.: Nauka, 1995. 383 p.
- Kozubov G. M. The History of the forest cover of the European North-East, *Lesa Respubliki Komi*, Otv. red. A. I. Taskaev. M.: Dizayn. Informaciya. Kartografiya, 1999. P. 61–70.
- Kumar S., Stecher G., and Tamura K. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7 for bigger datasets, *Molecular Biology and Evolution*. 2016. Vol. 33. P. 1870–1874.
- Kunkova E. V. Hydrobionts of salt waters of the resort “Staraya Russa”, *Bioraznoobrazie, funkcionirovanie, produktivnost' i ohrana biosistem v Novgorodskoy oblasti: Materialy regional'noy nauchnoy konferencii*, 12–15 maya 2003 g., Velikiy Novgorod. Velikiy Novgorod: Izd-vo Novgorodskogo un-ta, 2003. P. 100.
- Liu H., Gao X. Y., Fu S. H., Li M. H., Zhai Y. G., Meng W. S., Sun X. H., Lv Z., Wang H. Y., Shen X. X., Cao Y. X., He Y., Liang G. D. Molecular evolution of emerging Banna virus, *Infect. Genet. Evol.* 2016. Vol. 45. P. 250–255.
- Lu Z., Liu H., Fu S., Lu X., Dong Q., Zhang S., Tong S., Li M., Li W., Tang Q., Liang G. Liao ning virus in China, *Virol. J.* 2011. Vol. 8. P. 282. DOI: 10.1186/1743-422 X-8-282.
- Medvedev S. G. Halin A. V. Aybulatov S. V. Ways of origin of the fauna of blood-sucking insects of Northern Palearctic on the example of fleas (Siphonaptera), mosquitoes of the family Culicidae and midges (Diptera: Simuliidae), *Parazitologiya*. 2017. T. 51. Vyp. 6. P. 499–516.
- Mihalyi F., Gulyas M. *Magyarország csipo szunyogjai*. Budapest: Akadémiai Kiadó, 1963. 229 p.
- Minař J. Family Culicidae. Catalogue of Palaearctic Diptera. Vol. 2. Psychodidae – Chironomidae. Budapest: Akadémiai Kiadó, 1990. P. 74–113.
- Mineral resources: Karta M. 1:16000000, Atlas SSSR. M.: GUGiK pri Sovete Ministrov SSSR, 1984. P. 92.
- Ostroushko T. S. Ecological and faunistic overview of bloodsucking mosquitoes (Diptera, Culicidae), *Trudy Komi filiala Akademii nauk SSSR. Syktyvkar: Izd-vo Komi nauch. centra Ural'skogo otdeleniya AN*, 1987. No. 86. P. 58–67.
- Panyukova E. V. Ostroushko T. S. Bloodsucking mosquitoes (Dipter: Culicidae), *Otv. red. M. M. Dolgin. T. XI. Ch. 2. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK*, 2017. 209 p.
- Panyukova E. V. Bloodsucking mosquitoes (Diptera, Culicidae) of the vicinity of the resort “Seregovo” in the Republic of Komi, *Dostizheniya entomologii na sluzhbe agropromyshlennogo kompleksa, lesnogo hozyaystva i mediciny: Tezisy dokladov XIII s'ezda Russkogo entomologicheskogo obshchestva*, 9–15 sentyabrya 2007 g., Krasnodar. Krasnodar: Izd-vo Kubanskogo gos. agrarnogo un-ta, 2007. P. 159–160.
- Panyukova E. V. Vidovoy sostav krovososuschiy komarov (Diptera, Culicidae) naselennykh punktov Severo-Zapada Rossii (na primere Novgorodskoy oblasti), *Strukturno-funkcional'nye osobennosti biosistem Severa (osobi, populyacii, soobschestva): Materialy konferencii*. Petrozavodsk, 2005. P. 76–79.
- Sazonova O. N. Mosquitoes of the genus *Aedes* of Rybinsk water resource and the overview of the fauna of the genus *Aedes* of the forest zone of the European part of RSFSR, *Trudy Darvinskogo gosudarstvennogo zapovednika. Vologda*, 1959. No. 5. P. 209–303.
- Smul'skiy I. I. Ivanova A. A. Experience of the reconstruction of the paleoclimate by changing insolation on the example of Western Siberia in the late Pleistocene, *Klimat i priroda*. 2018. No. 1 (26). P. 3–21.

- Svendsen J. I., Astakhov V. I., Bolshiyarov D. Yu., Demidov I., Dowdeswell J. A., Gataflin V., Hjort C., Hubberten H. W., Larsen E., Mangerud J., Melles M., Moller P., Saarnisto M., Siegert M. J. Maximum extent of the Eurasian ice sheets in the Barents and Kara Sea region during the Weichselian, Boreas. 1999. Vol. 28. No. 1. P. 234–242.
- Tamarina N. A. Georgieva E. K. Intrazonal penetration of the mosquito *Aedes caspius dorsalis* Mg. (Diptera, Culicidae) to the North and the dependence of its development on the rhythm of sea tides on the coast of the White Sea, Biologicheskie nauki. 1981. No. 4. P. 36–41.
- Turell M. J., Wilson W. C., Bennett K. E. Potential for North American mosquitoes (Diptera: Culicidae) to transmit rift Valley fever virus, Journal of Medical Entomology. 2010. Vol. 47. No. 5. P. 884–889. DOI: 10.1093/jmedent/47.5.884.



УДК УДК 591.525

ИЗМЕНЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ РАЗНОЦВЕТНОЙ ЯЩУРКИ *EREMIAS ARGUTA DESERTI* (GMELIN, 1789) В ПОЛУПУСТЫНЯХ АСТРАХАНСКОЙ ОБЛАСТИ

ПОЛЫНОВА

Галина Вячеславовна

кандидат биологических наук, Российский университет дружбы народов, galinapolynova@mail.ru

МИШУСТИН

Станислав Сергеевич

Главное управление обустройства войск, slkator@mail.ru

Ключевые слова:

пространственная структура популяция разноцветная ящурка *Eremias arguta deserti* общее проективное покрытие зарастание песков

Аннотация: Материалы по пространственной структуре разноцветной ящурки *Eremias arguta deserti* (Gmelin, 1789) собраны в полевые сезоны 2017–2019 гг. в песчаных полупустынях Астраханской области. Трехлетние исследования на уровне внутривидовой группировки показывают поэтапное сокращение численности популяции от сезона к сезону. В брачный сезон из системы перекрывающихся участков самцов и самок (2017 г.) пространственная структура группировки сначала трансформируется в систему изолированных участков половых партнеров (2018 г.), а затем в малочисленную группировку изолированных участков самок (2019 г.). Это происходит из-за того, что ящерицы рассредоточиваются на уменьшающихся по площади присущих им открытых биотопах. Уменьшение характерно и для кочующей части поселения, что подтверждает общее снижение численности популяции на окружающей территории. Группировка постепенно перестает размножаться, о чем свидетельствует отсутствие неполовозрелых особей во все весенние сезоны и снижение численности сеголеток в конце лета 2018 г. по сравнению с этим же периодом 2017 г. Основной причиной описанного процесса является изменение характерного для вида биоценоза – зарастание песчаных массивов, отмеченное в последние годы на многих территориях пустынных и полупустынных экосистем. Наблюдения показывают, что негативными последствиями зарастания биотопа являются ухудшения условий для передвижения и коммуникации. Измерение проективного покрытия и видового разнообразия фитоценоза, проведенное на пробных геоботанических площадках в 2011, 2014 и 2017 гг., говорит об остепнении территории. Основной причиной остепнения является увеличение общей суммы осадков в течение последнего десятилетия с 2010 по 2019 г. Последнее подтверждается положительной корреляцией увеличения проективного покрытия и общей суммы осадков за этот период.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: С. М. Дробенков

Рецензент: В. Н. Куранова

Получена: 04 февраля 2020 года

Подписана к печати: 23 июня 2020 года

Введение

Изучение пространственной структуры является одним из наиболее актуальных направлений в популяционной экологии позвоночных животных. Именно эта составляющая популяционной структуры служит, с одной стороны, основой всех форм нормальной жизнедеятельности вида, а с другой – самым лабильным и действенным механизмом приспособления к меняющимся условиям окружающей среды. Пространственная структура популяции объединяет широкий спектр особенностей использования территории и является показателем благополучия вида (Шилов, 1977).

Одним из наиболее удобных объектов исследований в этой области служат открыто живущие виды пустынных и полупустынных экосистем, в частности ящерицы. Их изучение становится все более насущной задачей в связи с зарастанием песков, которое встречается повсеместно на аридных территориях и влияет на популяции рептилий. В русле изучения динамики герпетокомплексов песчаных полупустынь Астраханской области (Полынова и др., 2019) одним из основных объектов наших исследований оказалась разноцветная ящурка *Eremias arguta deserti* (Gmelin, 1789) – фоновый вид соответствующих экосистем этого региона.

Численность разноцветной ящурки в разных частях ареала и различных биотопах колеблется в широком диапазоне от 1.2–3 до 550–640 ос/га (Разноцветная ящурка, 1993). Географически близкие материалы по Калмыкии 70-х – начала 80-х гг. прошлого века показывают относительную стабильность плотности населения ящурки в большинстве станций (Бадмаева, 1983). В Астраханской области на данный момент происходит значительное сокращение численности вида.

Выяснение причин снижения численности разноцветной ящурки и изучение пространственной структуры как механизма приспособления к меняющимся условиям среды – цель нашего исследования. Объектом исследования является внутривидовая группировка – уровень, на котором проходят начальные процессы авторегуляции в популяции.

Материалы

Материалы по пространственной структуре разноцветной ящурки собраны в течение трех полевых сезонов: в первые две декады мая 2017, 2018 гг. и в первой половине мая 2019 г. Вне сезона размножения – с 27 авгу-

ста по 16 сентября 2017 г. и с 19 по 29 августа 2018 г. Место исследований – окрестности поселка Досанг Красноярского района Астраханской области (N 46° 54'08.7264" E 47° 54' 52.5312").

Выбор поселения вида стал результатом маршрутного обследования территории вокруг поселка (~7 км²). Выбранное поселение соответствует уровню внутривидовой группировки или элементарной популяции (Наумов, 1963; Шилов, 1977) и расположено на отдельном участке полужакопленного песка площадью 0.4 га. Фитоценоз – джужгуно-полынное сообщество (*Calligonum aphyllum* Litv. и *Artemisia arenaria* DC.) с наличием признаков сукцессии в сторону степного сообщества (Полынова и др., 2019).

Во время исследований на территории поселения отловлены, промерены и помечены все встреченные особи разноцветной ящурки: в мае и сентябре 2017 г. – 76 и 25 особей, в мае и конце августа 2018 г. – 38 и 14 особей, в мае 2019 г. – 12 ящериц.

Статья не содержит сведений по размерам индивидуальных участков, поскольку цель работы не требует обсуждения этого параметра пространственной структуры. Кроме того, представленные материалы в большинстве случаев характеризуют только центры активности участков обитания. У данного вида центры активности – это знакомые естественные убежища: участок с кустами и норами под ними. Центры активности легко выявляются за небольшой период наблюдений и дают представление о плотности поселения.

Методы

В работе использовался набор методов, подробно описанный нами в ранее опубликованных исследованиях (Полынова, Бажинова, 2012), поэтому здесь приведен лишь их краткий перечень.

Маркировку производили временной (спиртовой маркер) и постоянной (отрезание кончиков фаланг пальцев по классической схеме) меткой. У меченых животных измеряли длину тела и хвоста (мм). Описание пространственной структуры осуществляли на основе картирования встреч и перемещений, построения карт индивидуальных участков по методу выпуклого многоугольника, методов тропления и осторожного преследования. Обработка полевых данных проходила в программе Adobe Illustrator (для визуализации участка). На основе обработанных материалов выявлена оседлая

и мигрирующая части популяции. Характеристика численности дана в ос/га, а оценка величины потока мигрантов – в ос/сутки. Проведено геоботаническое исследование динамики фитоценоза (Полынова и др., 2019). Оценка зависимости экологических показателей дана на основе коэффициента корреляции Пирсона.

Результаты

Согласно опубликованным сведениям общий характер пространственного распределения популяций разноцветной ящурки

неравномерен. На Прикаспийской низменности размещение мозаичное (Табачишин и др., 2006), а в Центральном Предкавказье и Харьковской области – ленточное (Разноцветная ящурка, 1993). В нашем случае поселение представляет элемент мозаичного распределения, типичного для региона.

Трехлетние наблюдения, проведенные на уровне внутрипопуляционной группировки, свидетельствуют о направленном снижении численности вида. Значительно уменьшается как оседлая часть поселения, так и поток мигрантов (табл. 1).

Таблица 1. Динамика плотности населения группировки разноцветной ящурки *Eremias arguta deserti*, май 2017–2019 гг.

Сезон	Общая плотность, ос/га	Плотность оседлых особей, ос/га	Поток мигрантов, ос/сутки
Май 2017	190	85	2.1
Май 2018	95	17.5	1.5
Май 2019	30	7.5	0.5

Процесс затрагивает не только количественную, но и качественную характеристику группировки: происходят принципиальные перемены в пространственной структуре и половозрастном составе.

Разноцветная ящурка, как большинство ящериц (Stamps, 1977; Vitt et al., 1974 и др.), относится к животным с интенсивным типом использования территории. Животные образуют систему групп перекрывающихся участков, размер которых колеблется в широком диапазоне (Тертышников, 1970). Главной функцией подобной пространственной структуры в сезон размножения является поддержание достаточного уровня контактов между брачными партнерами. Такую пространственную структуру группировки мы наблюдаем у разноцветной ящурки весной 2017 г. Это система перекрывающихся участков брачных партнеров (рис. 1) при соотношении половых групп 1 : 1.1 (16 самцов : 18 самок).

Система участков самок объединяет между собой всю внутрипопуляционную группировку. Неполовозрелых особей в группировке нет. Поток мигрантов, проходящий по территории поселения (см. табл. 1), также состоит только из половозрелых ящериц (18 самцов, 24 самки). Под потоком мигрантов мы понимаем не направленное движущихся животных, а особей, широко кочующих по территории популяции и не имеющих в дан-

ном месте постоянного участка.

Весной 2018 г. пространственная структура поселения разноцветной ящурки существенно меняется. Оседлая часть группировки также состоит из самцов и самок (2 и 5 соответственно), но уменьшается в 4.8 раза (см. табл. 1). Кроме того, участки половых партнеров располагаются изолированно (рис. 2). Подобная пространственная структура гораздо меньше способствует контакту брачных партнеров. Как и весной предыдущего года, неполовозрелых ящериц среди оседлых особей нет. В небольшом числе они встречаются среди кочующих животных, составляя 10 % от общего числа мигрантов (11 самцов, 17 самок, 3 неполовозрелые особи). Поток мигрантов также снижается (см. табл. 1), что подтверждает снижение численности популяции в целом.

Весной 2019 г. от группировки разноцветной ящурки на данной территории остается 3 изолированных участка самок (рис. 3). Оседлых самцов нет. При таком составе функцию поддержания достаточного уровня брачных контактов пространственная структура, очевидно, уже не выполняет. Животных значительно меньше и в кочующей части поселения (табл. 1), что является показателем продолжающегося снижения общей численности популяции. Неполовозрелые ящерицы на территории поселения по-прежнему отсутствуют.

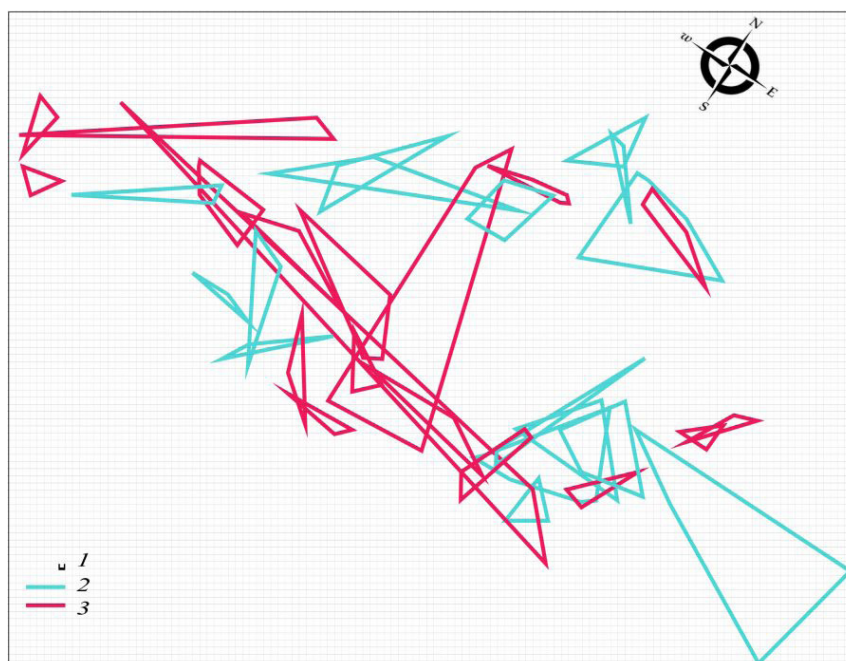


Рис. 1. Пространственная структура внутрипопуляционной группировки разноцветной ящурки *Eremias arguta deserti*, май 2017 г. 1 – размер ячейки 1 м, 2 – граница участка самца, 3 – граница участка самки
 Fig. 1. Spatial structure of intra-population group of the stepprunner *Eremias arguta deserti*, May 2017. 1 – size of cell is 1 m, 2 – boundary of the male area, 3 – boundary of the female area

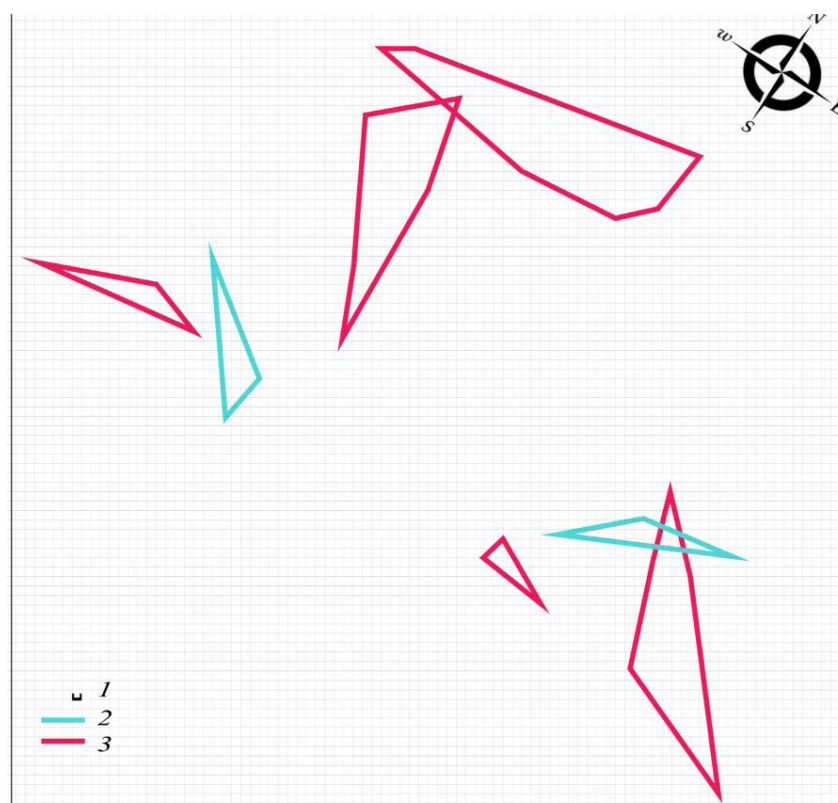


Рис. 2. Пространственная структура внутрипопуляционной группировки разноцветной ящурки *Eremias arguta deserti*, май 2018 г. 1 – размер ячейки 1 м, 2 – граница участка самца, 3 – граница участка самки
 Fig. 2. Spatial structure of intra-population group of the stepprunner *Eremias arguta deserti*, May 2018. 1 – size of cell is 1 m, 2 – boundary of the male area, 3 – boundary of the female area

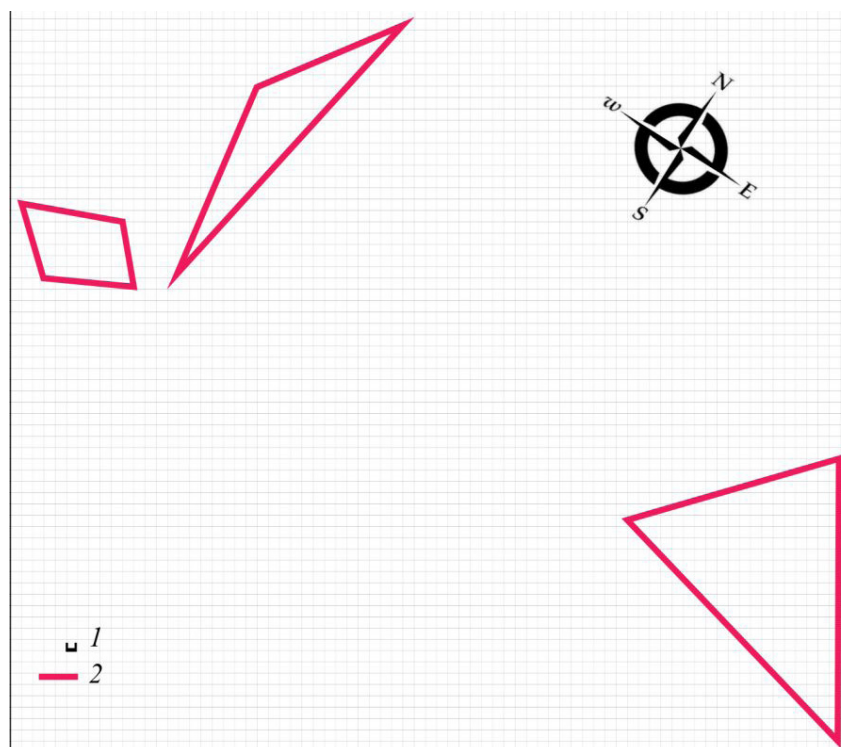


Рис. 3. Пространственная структура внутривидовой группировки разноцветной ящурки *Eremias arguta deserti*, май 2019 г. 1 – размер ячейки 1 м, 2 – граница участка самки

Fig. 3. Spatial structure of intra-population group of the steppe lizard *Eremias arguta deserti*, May 2019. 1 – size of cell is 1 m, 2 – boundary of the female area

Показателем успешности брачного сезона сокращающейся группировки служит выход сеголеток в конце лета – начале осени. В 2017 г. на территории группировки мы встречаем 18 сеголеток, а в 2018 г. – 10, т. е. в пересчете на плотность населения – 45 и 25 ос/га соответственно. Снижение численности и в этой возрастной группе очевидно.

Основной причиной уменьшения численности вида, на наш взгляд, являются изменения характерного биотопа. По нашим наблюдениям, которые проходили в полевые сезоны 2010–2014 и 2017–2019 гг., происходит зарастание местообитания внутривидовой группировки и примыкающей к ней территории популяции. В упрощенном варианте геоботанического исследования использованы два параметра: видовое разнообразие фитоценоза и общее проективное покрытие травяного яруса. Проведенное в 2011, 2014 и 2017 гг. геоботаническое описание площадок достоверно показывает, что за рассмотренный период слабо закрепленная территория превращается в полужакрепленную, полужакрепленная – в закрепленную, а общее проективное покрытие травяного яруса закрепленного участка увеличивается в 1.6 раза (Полынова и др., 2019). В 2018 и 2019 гг. во флоре к 13 постоянно встречаю-

щимся видам прибавляется еще 10 новых однолетников и двулетников (Мишустин, Полынова, 2019а, б). С 2011 г. мы также наблюдаем за распространением колосняка гигантского *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvelev – основного участника закрепления песчаных экосистем (Цвелев, 1976). При геоботаническом описании территории весной 2011 г. растение фиксируется на 1/4 всех заложённых площадок, весной 2014 – на 1/3, а весной 2017 г. колосняк присутствует уже на половине площадок. Сукцессионный процесс приводит к изменению джунгунно-полынного сообщества на джунгунно-разнотравное, т. е. идет в сторону остепнения биоценоза (Полынова и др., 2019).

Анализ динамики основных климатических факторов исследуемой территории показывает, что зарастание песков связано с увеличением общей суммы осадков (Архив погоды в Досанге, 2020). Результат расчета линейного коэффициента корреляции Пирсона свидетельствует ($r = 0.82$; $p \leq 0.01$), что в течение последнего десятилетия увеличение общего проективного покрытия растительного яруса имеет сильную положительную зависимость от увеличения общей суммы осадков (рис. 4).

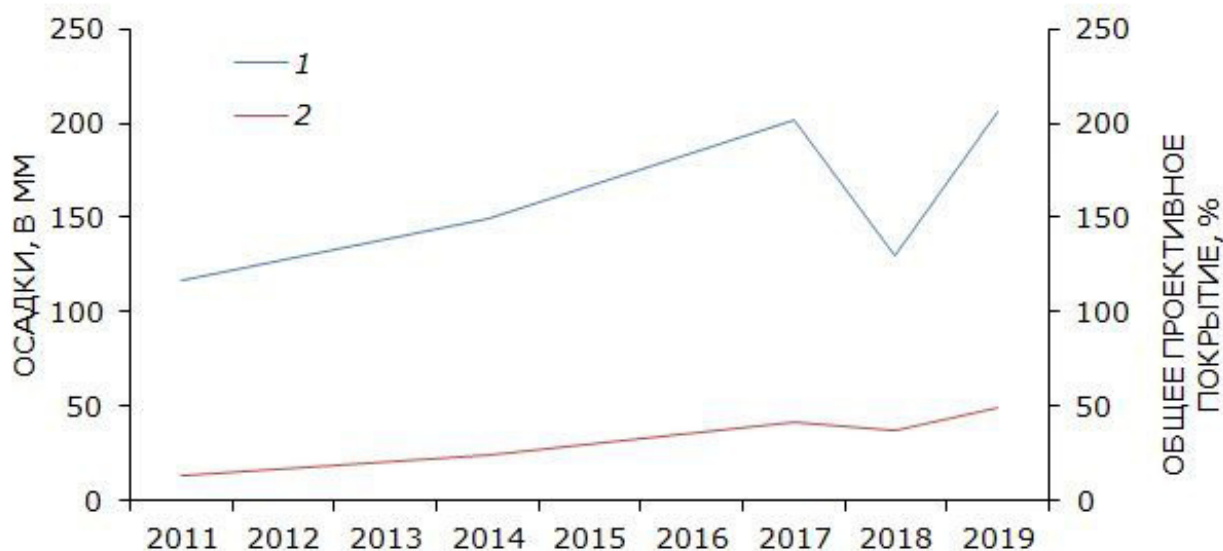


Рис. 4. Многолетняя динамика общей суммы осадков и проективного покрытия. 1 – общая сумма осадков (мм), 2 – общее проективное покрытие травяного яруса (%)

Fig. 4. Long-term dynamics of the total amount of precipitation and total projective cover of vegetation layer. 1 – total amount of precipitation (mm); 2 – total projective cover of vegetation layer (%)

Обсуждение

Снижение численности многих видов рептилий является широко распространенным явлением на зарастающих территориях песчаных пустынь и полупустынь нашей страны и сопредельных государств: Поволжья (Табачишин и др., 2006), Казахстана (Сараев, Пестов, 2010), Восточного Предкавказья (Лотиев, Батхиев, 2019), Узбекистана (Бондаренко и др., 2010). Подобный процесс отмечен и в условиях зарастания биотопов с каменистым грунтом (Galan, 2004). Процесс зарастания зависит прежде всего от климатических условий (Колесниченко, 1971). Наши материалы показывают его положительную корреляцию с увеличением общей суммы осадков за последнее десятилетие. Закреплению песков также способствует повсеместное сокращение поголовья скота и исчезновение диких копытных, отмеченное и для исследованной территории.

Изменение характерного биотопа негативно влияет прежде всего на виды псаммофилы (Полынова и др., 2019), также оказывая отрицательное воздействие на экологически пластичную разноцветную ящурку. Разноцветная ящурка относится к эврибионтным видам, однако имеет определенные станции предпочтения в разных зонах, что приводит к сложной картине биотопического распределения (Разноцветная ящурка, 1993). Выбор биотопа у разноцветной ящур-

ки зависит от целого ряда факторов. Важную роль играет освещенность, что определяется структурой растительного покрова. На песчаных почвах предпочитает горизонтальные поверхности и участки с относительно разреженным травостоем (Котенко, 1983). Высокая численность ящерицы установлена в биотопах с проективным покрытием от нескольких до 30–40 % (Разноцветная ящурка, 1993). По нашим наблюдениям, негативными последствиями зарастания биотопа для вида являются ухудшения условий передвижения и коммуникации. Наиболее предпочитаемые станции вида имеют низкую влажность, песчаный или каменисто-песчаный грунт, высокую освещенность, возможность передвигаться и достаточное количество убежищ (Разноцветная ящурка, 1993).

На территории исследований вид селится на относительно открытых участках, образуя на них систему внутривидовых группировок, пространственная и половозрастная структура которых реагирует на зарастание биотопа. В начале исследований, весной 2017 г., мы наблюдаем на такой открытой территории многочисленную группировку. Значительное перекрытие участков самцов и самок и их соотношение, близкое к 1 : 1, создают основу для процесса размножения. Подобное соотношение полов характерно для популяций разноцветной ящурки из разных частей ареала (Разноцветная

ящурка, 1993) и свойственно многим видам ящериц в сезон размножения (Alcala, Brown, 1967; Bustard, 1970; Ballinger, 1973 и др.).

В следующий брачный сезон 2018 г. группировка продолжает свое существование на той же территории, адаптируясь к изменившимся условиям. Число оседлых животных резко уменьшается. Стремясь занять пространство с разреженной растительностью, животные образуют структуру с почти не перекрывающимися индивидуальными участками. Контакты брачных партнеров в этой ситуации становятся более редкими, что снижает эффективность процесса размножения. В результате численность сеголеток в конце августа уменьшается по сравнению с предыдущим годом в 1.8 раза. Снижение потока мигрантов свидетельствует о падении численности популяции в целом.

В весенний сезон 2019 г. способной к размножению группировки на территории поселения нет. Оседлы только немногочисленные изолированно живущие самки, занявшие участки с разреженной растительностью. Неоседлая часть поселения продолжает сокращаться. Популяция постепенно перестает размножаться на данной территории, что подтверждается отсутствием неполовозрелых особей во все весенние сезоны и снижением численности сеголеток в 2018 г. по сравнению с 2017 г.

Таким образом, на зарастание характерного биотопа группировка отвечает поэтапным снижением численности за счет постепенного сокращения размножения в измененных условиях. Снижение численности вида на данной территории подтверждено

и наблюдениями наших коллег (Литвинов Н. А., устное сообщение).

Заключение

1. Трехлетнее исследование пространственной структуры разноцветной ящурки *Eremias arguta deserti* (Gmelin, 1789) показывает направленное сокращение численности популяции, которое наглядно проявляется на уровне внутривидовой группировки.

2. Пространственная структура группировки в брачный сезон упрощается от сезона к сезону. Из системы перекрывающихся участков самцов и самок она сначала трансформируется в систему изолированных участков половых партнеров, а затем в малочисленную группировку изолированных участков самок. Это свидетельствует о том, что размножение на данной территории постепенно сокращается. Уменьшение мигрирующей части поселения подтверждает общее сокращение численности популяции.

3. Основной причиной описанного процесса является изменение характерного биоценоза: происходит увеличение общего проективного покрытия травяного яруса, разрастание закрепляющих пески видов растений и общее остепнение растительных сообществ. Протекающие в экосистеме изменения связаны с увеличением общей суммы осадков на данной территории за последнее десятилетие. Негативными последствиями зарастания биотопа для вида являются ухудшения условий передвижения и коммуникации.

Библиография

- Архив погоды в Досанге . URL: https://rp5.ru/Архив_погоды_в_Досанге (дата обращения: 23.01.2020).
- Бадмаева В. И. Ящерицы Калмыкии : Дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1983. 227 с.
- Бондаренко Д. А., Перегонцев Е. А., Абдуназаров Б. Б., Сударев В. О современном состоянии герпетофауны песчаных массивов Ферганской долины (Узбекистан) // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах: Сборник научных статей / Под ред. Т. Н. Дуйсебаевой. Алматы: АСБК СОПК, 2010. С. 246–248.
- Котенко Т. И. Пресмыкающиеся левобережной степи Украины : Дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1983. 555 с.
- Лотиев К. Ю., Батхивев А. М. О деградации туранского герпетофаунистического комплекса в Терском песчаном массиве (Восточное Предкавказье) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2019. № 2. С. 115–128. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-2-12.
- Мишустин С. С., Полынова Г. В. Влияние абиотических факторов на популяции ящериц в условиях Астраханских полупустынь // Современная герпетология: проблемы и пути их решения. СПб.: Зоологический институт РАН, 2019а. С. 61.
- Мишустин С. С., Полынова Г. В. Динамика фитоценозов в полупустынях юго-восточной части Нижнего Поволжья // Вестник института ИКИАТ. 2019б. № 1 (38). С. 10–11. DOI: 10.24411/2071-7830-2019-10002.

- Наумов Н. П. Экология животных . М.: Высшая школа, 1963. 618 с.
- Полынова Г. В., Бажинова А. В. Учет особенностей активности при оценке численности популяции круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus guttatus*) // Зоологический журнал. 2012. Т. 91. № 11. С. 1411–1414.
- Полынова Г. В., Мишустин С. С., Полынова О. Е. Динамика герпетокомплекса песчаных пустынь Астраханской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2019. № 2. С. 150–163. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-2-15.
- Разноцветная ящурка : Коллективная монография / Под ред. Н. Н. Щербака. Киев: Наукова думка, 1993. 240 с.
- Сараев Ф. А., Пестов М. В. К кадастру рептилий Северного и Северо-Восточного Прикаспия // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах: Сборник научных статей / Под ред. Т. Н. Дуйсебаевой. Алматы: АСБК – СОПК, 2010. С. 172–191.
- Табачишин В. Г., Завьялов Е. В., Табачишина Е. И. Пространственное размещение разноцветной ящурки – *Eremias arguta* (Pallas, 1776) на севере ареала в Поволжье // Современная герпетология. 2006. Т. 5/6. С. 117–124.
- Тертышников М. Ф. Индивидуальная территория прыткой ящерицы (*Lacerta agilis exigua* Eichw., 1831) и разноцветной ящурки (*Eremias arguta deserti* Gmel., 1876) и особенности ее использования // Зоологический журнал. 1970. Т. 49. Вып. 9. С. 1377–1385.
- Цвелев Н. Н. Злаки СССР . Л.: Наука, 1976. 788 с.
- Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных . М.: Московский университет, 1977. 261 с.
- Alcala A. C., Brown W. C. Population ecology of the tropical scincoid lizard, *Eumeces atrocostata* in the Philippines // Copeia. 1967. No 3. P. 596–604.
- Ballinger R. E. Comparative demography of two viviparous iguanid lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsettii*) // Ecology. 1973. Vol. 54. No 2. P. 269–283.
- Bustard H. R. The population ecology of the Australian gekkonid lizard *Heteronotus binoei* in an exploited forest // Journal of zoology. 1970. Vol. 162. No 1. P. 31–42.
- Galan P. Structure of a population of the lizard *Podarcis bocagei* in northwest Spain: variations in age distribution, size distribution and sex ratio // Animal biology. 2004. Vol. 54. No 1. P. 57–75.
- Stamps J. F. Social behavior and special pattern in lizards // Biology of the reptilian. New York: Akad. Press, 1977. Vol. 7. P. 265–334.
- Vitt L. J., Congdon J. D., Hulse A. C., Platz J. K. Territorial aggression encounters and tail breaks in the lizard *Sceloporus magister* // Copeia. 1974. No 4. P. 990–993.

Благодарности

Публикация подготовлена при поддержке «Программы РУДН 5-100».

CHANGES IN THE SPATIAL STRUCTURE OF THE *EREMIAS ARGUTA DESERTI* POPULATION IN SEMI-DESERTS OF THE ASTRAKHAN REGION

POLYNOVA

Galina Vyacheslavovna

PhD, People's Friendship University of Russia,

galinapolynova@mail.ru

MISHUSTIN

Stanislav Sergeevich

Main Directorate of Armed Forces, slkator@mail.ru

Keywords:

spatial structure

population

Eremias arguta deserti

total projective cover

sand overgrowth

Summary: Materials on the spatial structure of the lizard *Eremias arguta deserti* (Gmelin, 1789) were collected in the sandy semi-deserts of the Astrakhan region during the 2017-2019 field seasons. Three-year studies at the level of intra-population grouping show a gradual reduction in the population size from season to season. During the mating season, the spatial structure of the grouping is first transformed from a system of overlapping individual plots of males and females (2017) into a system of isolated territories of sexual partners (2018), and then into a small grouping of isolated home ranges of females (2019). This is due to the fact that lizards are dispersed in the area of decreasing inherent open biotopes. The decrease is also typical for the nomadic part of the grouping, which confirms the general decline in the population in the surrounding area. The group is gradually ceasing to reproduce, as evidenced by the absence of immature individuals in all spring seasons and a decrease in the number of current year's young at the end of summer 2018 compared to the same period in 2017. The main reason for the described process of population degradation is a change in the biotope characteristic of the species – the overgrowth of sand massifs, which has been observed in recent years in many areas of desert and semi-desert ecosystems. Observations show that the negative consequences of biotope overgrowth are the deterioration of conditions for movement and communication. The measurement of the projective cover and plant species diversity of phytocenosis, carried out on sample geobotanical plots in 2011, 2014 and 2017, indicates that the territory is being transformed into steppe. The main reason for steppification is the increase in total precipitation over the past decade from 2010 to 2019. The latter is confirmed by a positive correlation between the increase in the projective cover and the total amount of precipitation over this period.

Reviewer: S. M. Drobenkov

Reviewer: V. N. Kuranova

Received on: 04 February 2020

Published on: 23 June 2020

References

- Alcala A. C., Brown W. C. Population ecology of the tropical scincoid lizard, *Eumeces atrocostatus* in the Philippines, *Copeia*. 1967. No 3. P. 596–604.
- Badmaeva V. I. Lizards of Kalmykia: Dip. ... kand. biol. nauk. Kiev, 1983. 227 p.
- Ballinger R. E. Comparative demography of two viviparous iguanid lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*), *Ecology*. 1973. Vol. 54. No 2. P. 269–283.
- Bondarenko D. A. Peregoncev E. A. Abdunazarov B. B. Sudarev V. O. On the recent state of herpetofauna of sand massif in the Ferghana Valley (Uzbekistan), *Gerpetologicheskie issledovaniya v Kazahstane i soprodel'nyh stranah: Sbornik nauchnyh statey, Pod red. T. N. Duysebaevoy*. Almaty: ASBK SOPK, 2010. P. 246–248.
- Bustard H. R. The population ecology of the Australian gekkonid lizard *Heteronotus binoei* in an exploited forest, *Journal of zoology*. 1970. Vol. 162. No 1. P. 31–42.
- Cvelev N. N. Cereals of the USSR. L.: Nauka, 1976. 788 p.
- Galan P. Structure of a population of the lizard *Podarcis bocagei* in northwest Spain: variations in age distribution, size distribution and sex ratio, *Animal biology*. 2004. Vol. 54. No 1. P. 57–75.

- Kotenko T. I. Reptiles of the left-Bank steppe of Ukraine: Dip. ... kand. biol. nauk. Kiev, 1983. 555 p.
- Lotiev K. Yu. Bathiev A. M. on the degradation of the Turan herpetofaunal complex in the Terek sand massif (Eastern Ciscaucasia), Izvestiya vysshih uchebnyh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki. 2019. No. 2. P. 115–128. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-2-12.
- Mishustin S. S. Polynova G. V. Dynamics of phytocenoses in semi-deserts of the South-Eastern part of the Lower Volga region, Vestnik instituta IKIAT. 2019b. No. 1 (38). P. 10–11. DOI: 10.24411/2071-7830-2019-10002.
- Mishustin S. S. Polynova G. V. The influence of abiotic factors on lizards populations in the conditions of the Astrakhan semi-deserts, Sovremennaya gerpetologiya: problemy i puti ih resheniya. SPb.: Zoologicheskii institut RAN, 2019a. P. 61.
- Naumov N. P. Animal ecology. M.: Vysshaya shkola, 1963. 618 p.
- Polynova G. V. Bazhinova A. V. Taking into account the characteristics of activity when estimating the number of the Phrynocephalus guittatus population, Zoologicheskii zhurnal. 2012. T. 91. No. 11. P. 1411–1414.
- Polynova G. V. Mishustin S. S. Polynova O. E. Dynamics herpetocomplex in sandy semi-deserts of Astrakhan region, Izvestiya vysshih uchebnyh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki. 2019. No. 2. P. 150–163. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-2-15.
- Saraev F. A. Pestov M. V. On the inventory of reptiles of Northern and Northeastern Caspian Sea Regions, Gerpetologicheskie issledovaniya v Kazahstane i sopredel'nyh stranah: Sbornik nauchnyh statey, Pod red. T. N. Duysebaevoy. Almaty: ASBK – SOPK, 2010. P. 172–191.
- Shilov I. A. Ecological and physiological basis of population relations in animals. M.: Moskovskiy universitet, 1977. 261 p.
- Stamps J. F. Social behavior and special pattern in lizards, Biology of the reptilian. New York: Akad. Press, 1977. Vol. 7. P. 265–334.
- Stepperunner, Eremias arguta: Kollektivnaya monografiya, Pod red. N. N. Scherbaka. Kiev: Naukova dumka, 1993. 240 p.
- Tabachishin V. G. Zav'yalov E. V. Tabachishina E. I. Spatial distribution of the stepperunner Eremias arguta (Pallas, 1773) in the North of its Volga habitat, Sovremennaya gerpetologiya. 2006. T. 5/6. P. 117–124.
- Tertyshnikov M. F. Individual territories of the lizard Lacerta agilis exigua (Eichw., 1831) and the lizard Eremias arguta deserti (Gmel., 1876) and features of its use, Zoologicheskii zhurnal. 1970. T. 49. Vyp. 9. P. 1377–1385.
- Vitt L. J., Congdon J. D., Hulse A. C., Platz J. K. Territorial aggression encounters and tail breaks in the lizard Sceloporus magister, Copeia. 1974. No 4. P. 990–993.
- Weather archive in Dosang. URL: https://rp5.ru/Arhiv_pogody_v_Dosange (data obrascheniya: 23.01.2020).



УДК 546.72:556.16(282.247.211)

МОДЕЛЬ ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВЕЩЕСТВ В ВОДАХ ПЕТРОЗАВОДСКОЙ ГУБЫ ОНЕЖ- СКОГО ОЗЕРА

ТЕКАНОВА

Елена Валентиновна

к. б. н., Институт водных проблем Севера Карельский научный
центр РАН, etekanova@mail.ru

КОРОСОВ

Андрей Викторович

д. б. н., Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
avkorosov@gmail.com

КАЛИНКИНА

Наталья Михайловна

д. б. н., Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
cerioda@mail.ru

ИСАКОВА

Ксения Валерьевна

аспирант, Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
ksusha_isakova@mail.ru

РЫЖАКОВ

Александр Вадимович

к. х. н., Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
ryzhakov@nwpi.krc.karelia.ru

Ключевые слова:

Онежское озеро
Петрозаводская губа
железо
аллохтонное вещество
седimentация
моделирование
рандомизация

Аннотация: Изменения климата на территории Карелии привели к росту поступления аллохтонного вещества в водоемы. На протяжении тридцати лет растет вынос с водами реки Шуя растворенных и взвешенных гумусовых веществ, а также железа и фосфора в их составе в Петрозаводскую губу Онежского озера. Процессы браунификации привели к снижению качества воды и негативно отразились на состоянии бентосных сообществ. Для оценки объемов поступления, выноса и оседания аллохтонных веществ, поступивших в Онежское озеро с водами р. Шуя, было применено имитационное моделирование. Построены варианты модели, включающие данные по трем веществам (железо, фосфор, взвешенные вещества) и круглогодичный цикл водной динамики. Параметрами модели служили коэффициенты переноса и «исчезновения» (оседания) веществ из вод Петрозаводской губы. Настройка параметров выполнялась на основе натурных данных по химическому составу речных и озерных вод за 1992–2018 гг. Модель рассчитывает концентрации веществ, сопоставимые с реальными данными, а также дает возможность оценить массу осевшего железа, основного фактора угнетения глубоководного зообентоса в Онежском озере. В течение года из поступившего в Петрозаводскую губу железа выносятся за пределы губы около 40 %, около 30 % оседает на дно и 30 % постоянно присутствует в воде. Распределение веществ в губе в течение года существенно меняется. В течение зимы и весны происходит постепенное возрастание концентраций аллохтонных веществ в заливе. После завершения весеннего перемешивания воды Петрозаводской губы быстро заменяются во-

дами центрального плеса и концентрации веществ в заливе и прилегающем районе озера выравниваются.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 01 июня 2020 года

Подписана к печати: 26 июня 2020 года

Введение

Региональной особенностью химического состава воды озер Карелии является большое количество гумусовых веществ, привносимых с заболоченного водосбора с речным стоком. В комплексе с гумусовым веществом в водоемы поступает железо и органический фосфор (Лозовик, 2013; Лозовик и др., 2013). Эти особенности определяют невысокое качество вод многих озер региона, региональное медианное значение цветности воды составляет 66 град., медианное значение концентрации общего железа – 0.43 мг/л (Лозовик, 2006). Аллохтонное вещество играет большую роль в функционировании водных экосистем Карелии, определяя их биоразнообразие, гетеротрофный тип метаболизма и низкую биопродуктивность, слабую устойчивость к закислению и эвтрофированию (Теканова и др., 2018).

Онежское озеро имеет большую водосборную территорию, более 52 тыс. км², и 52 притока длиной более 10 км (Онежское озеро..., 2010). Терригенный сток аллохтонного вещества имеет очень важное значение для функционирования экосистемы озера, определяя ее гетеротрофный метаболизм (Kalinkina et al., 2017).

В настоящее время показано, что региональные изменения климата (увеличение среднегодовой температуры на 1 °С – Филатов и др., 2013) привели к тому, что в Петрозаводской губе Онежского озера увеличилась цветность воды, концентрации железа, фосфора, взвешенного вещества, углекислого газа за последние 25–30 лет (Калинкина и др., 2019). Эти изменения стали результатом роста речного стока аллохтонных веществ в Петрозаводскую губу (Калинкина и др., 2018). Увеличение концентрации железа в воде привело к его накоплению на дне и угнетению жизнедеятельности донных беспозвоночных, что проявилось в существенном сокращении их количества в этот же период (Калинкина и др., 2016). Тенденции к изменению химического состава воды, связанные с увеличением поступления в озеро аллохтонных веществ, выявлены и в открытом плесе Онежского озера (Kalinkina et al., 2020).

Происходящие в экосистеме Онежского

озера изменения требуют количественной оценки распределения привносимых в водоем аллохтонных веществ. Подходы к решению этого вопроса разрабатываются на примере достаточно хорошо изученной Петрозаводской губы. Ранее построенная модель (Коросов и др., 2019) включала данные по поступлению с речными водами и распределению в Петрозаводской губе только одного вещества – общего железа. Для увеличения репрезентативности модели необходимо выполнить оценку распределения и других компонентов аллохтонного вещества, например, фосфора и взвешенных веществ, которые также проявляют тенденцию к возрастанию (Калинкина и др., 2019).

Цель настоящих исследований – на основании имитационной модели, оперирующей данными для ряда химических компонентов вод Петрозаводской губы, описать закономерности пространственного и временного перераспределения железа, фосфора и взвешенных веществ на протяжении последних 27 лет.

Материалы

Петрозаводская губа – северо-западный залив Онежского озера. Ее площадь составляет 76 км², средняя глубина 16 м, максимальная глубина 29 м, объем воды 1.17 км³, период условного водообмена 0.35 года. В Петрозаводскую губу впадает р. Шуя, второй по величине приток Онежского озера (Онежское озеро..., 2010). Ежегодно губа принимает около 3 км³ шуйских вод и около 50 тыс. тонн аллохтонного органического вещества (Сабылина, 2016). Весной после разрушения ледового покрова в первой декаде мая и до первой декады июня воды Петрозаводской губы полностью или частично изолированы от вод открытого плеса весенним термическим баром, что существенно снижает водообмен между этими частями озера. Осенью формируется сходная, но менее ярко выраженная гидродинамическая ситуация по мере прохождения осеннего термобара (Петров, 1990).

Для построения моделей использованы данные по содержанию общего железа, общего фосфора и взвешенных веществ в разных районах Петрозаводской губы за 1992–2018 гг. Измерения концентраций этих

веществ проводились в аккредитованной лаборатории гидрохимии и гидрогеологии Института водных проблем Севера Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр РАН» (Аналитические..., 2017). Для каждого вещества известна его концентрация в отдельные месяцы разных лет в период с 1992 по 2018 г. (всего 27 лет исследований). Для р. Шуя известны объемы сброса за каждый месяц каждого года. Для 3 камер Петрозаводской губы за 27 лет по 12 месяцев база данных могла бы содержать $3 * 12 * 27 = 972$ значения, фактически же имеются лишь 312 значений, т. е. база заполнена примерно на 30 %. Эмпирические значения довольно широко варьируют в течение сезона и в разных камерах. По этой причине для каждой из трех камер они были усреднены для трех сезонов «зима» (ноябрь – май), «весна» (июнь), «лето» (июль – сентябрь) и фигурируют как значения для трех месяцев – февраль, июнь, август. Таким образом, общий размер таблицы с эмпирическими данными составил 3 камеры * 3 месяца * 27 лет = 243 поля, из которых часть ($243 - 184 = 59$) все же осталась незаполненной.

Методы

Подробное описание общей схемы использованной камерной модели приведено в публикациях (Коросов и др., 2019, 2020). Нынешний вариант существенно расширен за счет добавления двух новых веществ и попытки учета смены режима водообмена с зимнего на летний. В модели отражены процессы переноса веществ в каждый месяц для всех 27 лет, т. е. общее число шагов модели составляет $25 * 13 = 325$. В модели описаны пять камер. Отдельная камера характеризует сток р. Шуя объемом 3 куб. км/год. Петрозаводская губа представлена тремя камерами (1 – вершина, 2 – средняя часть, 3 – горло) каждая объемом около 0.4 куб. км, еще одна камера (4) – приемник веществ или открытое Онежское озеро, объем не задан. Модель оперирует значениями общего содержания веществ в воде камеры; рассчитываются значения содержания изучаемых веществ в камерах. Для трех камер Петрозаводской губы рассчитывается 972 значения (3 камеры * 12 месяцев * 27 лет). Для настройки модели расчетные данные сравнивались с эмпирическими (для тех месяцев, когда имелись наблюдения), рассчитывалась обобщенная разность, функция невязки, которая минимизировалась с по-

мощью процедуры оптимизации (функция `nlm()` среды программы R).

Структура модели соответствует процессам поступления речных вод в Петрозаводскую губу, их распространения в заливе от вершины к горлу, смешивания с водами центрального плеса Онежского озера. В модели для каждой камеры за каждый месяц рассчитывались следующие показатели баланса по массе каждого вещества: поступление, исчезновение (оседание) и сток (перенос вещества в следующую камеру).

$$M_i = (M_{it} + P_{i-1}) - S_i - P_{i+1},$$

где M_i – масса вещества в i -й камере, P_{i-1} – приток, S_i – оседание, P_{i+1} – сток, M_{it} – начальное содержание в год t .

Количество поступившего вещества задает коэффициент переноса вещества из предыдущей камеры. Величина поступления в первую камеру принималась как эмпирическое значения стока р. Шуя. Перенос во вторую и третью камеры равен произведению коэффициента переноса на содержание вещества в предыдущей камере ($M_i = p^1 * M_{i-1}$). Рассчитанное таким образом количество вещества вычитается из содержания в текущей камере и прибавляется к содержанию в следующей. Объем исчезновения (оседания) задает коэффициент оседания, который принимался одинаковым для всех камер ($S_i = p^2 * M_i$). После прибавления массы принесенного вещества и вычитания массы вынесенного и осевшего вещества определенная ее часть остается в камере (M_{it}). Коэффициенты переноса (p^1) и оседания (p^2) априорно неизвестны (они могут принимать значения от 0 до 1), и их значения определяются в процессе настройки модели.

Условия переноса веществ и разбавления речных вод водой открытого плеса озера в течение года существенно меняются. В холодный период, когда озеро покрыто льдом, а также в период прохождения весеннего (середина мая – середина июня) и осеннего (октябрь – ноябрь) термобара водообмен замедлен и речные воды постепенно наполняют Петрозаводскую губу, в результате этого концентрации всех веществ постоянно возрастают. После исчезновения весеннего термобара начинается активное взаимодействие вод Петрозаводской губы и открытого плеса (июнь), концентрации веществ в воде губы быстро снижаются и поддерживаются на относительно низком уровне в течение летней межени (июль – сентябрь). Таким образом, в соответствии с режимом водообме-

на в Петрозаводской губе можно выделить как минимум два гидрохимических режима – зимнее накопление веществ и летнее разбавление веществ, или даже три – зимнее накопление, быстрое раннелетнее и медленное летнее разбавление. Исходя из этих соображений, были рассчитаны два варианта модели – с одной и двумя сменами режима перераспределения веществ в губе.

В каждом варианте модели участвовало по три вещества – железо, фосфор, взвешенные вещества. При этом коэффициенты переноса в каждом сезоне были приняты одинаковыми для всех веществ (все вещества переносились одними и теми же массами воды), но коэффициенты оседания – разными, поскольку вещества обладают разными физико-химическими свойствами. Таким образом, в первом варианте модели настраивались пять коэффициентов – один коэффициент зимнего переноса, один коэффициент летнего переноса, три коэффициента оседания для трех веществ. Во втором варианте настраивалось шесть коэффициентов – три коэффициента переноса (зимнего, весенне-

го и летнего) и три коэффициента оседания.

Устойчивость модели оценивалась с помощью процедуры рандомизации (Шитиков, Розенберг, 2013). Процесс состоит в том, чтобы при настройке модели использовать не весь объем исходных данных, но только части (50–70 %), которые отбираются из полной базы случайным образом. Многократно вычисляемые таким образом коэффициенты переноса и оседания будут случайным образом варьировать, давая возможность симитировать статистическое распределение параметров и найти их дисперсии, т. е. выйти на оценку доверительных интервалов и состоятельности модели.

Моделирование и статистический анализ данных выполнен в среде пакета R.

Результаты

Выявление трендов

Наблюдения показывают, что в водах Петрозаводской губы в зимние месяцы происходит накопление изучаемых веществ, летом концентрации снижаются на 14–53 % (табл. 1).

Таблица 1. Средние значения концентрации веществ в водах Петрозаводской губы в зимний и летний периоды

Вещество	Зимой	Летом	% отличий
Общее железо, мг/л	0.375	0.176	53
Общий фосфор, мкг/л	21.9	18.8	14
Взвешенное вещество, мг/л	2.2	1.69	23

Рассматривая разные камеры, можно видеть постепенное снижение концентраций в направлении от р. Шуя к открытому озеру. По сравне-

нию с водами р. Шуя в открытом плесе Онежского озера летом концентрации ниже в 5–7 раз, зимой – в 4–5 раз (табл. 2, 3).

Таблица 2. Средние значения концентрации веществ в летний период

Вещество	Шуя	Камера 1	Камера 2	Камера 3	Открытое озеро
Общее железо, мг/л	0.72	0.35	0.11	0.11	0.11
Общий фосфор, мкг/л	34.64	25.94	15.86	15.54	16.99
Взвешенное вещество, мг/л	6.05	3.11	1.31	0.93	1.08

Таблица 3. Средние значения концентрации веществ в зимний период

Вещество	Шуя	Камера 1	Камера 2	Камера 3	Открытое озеро
Общее железо, мг/л	0.88	0.6	0.37	0.27	0.23
Общий фосфор, мкг/л	34.73	26.79	20.13	20.33	20.55
Взвешенное вещество, мг/л	7.37	2.64	1.63	1.61	1.52

Выявить общие значимые тенденции в изменении концентрации химических веществ позволяет метод дисперсионного анализа, который требует нормальности в распределении остатков. К сожалению, концентрации химических веществ не имеют нормального распределения, вследствие чего необходимо применять либо непараметрические методы, либо методы, слабо зависящие от типа распределения. Одним из таких методов яв-

ляется GLM-регрессия. Исследование концентраций веществ в водах р. Шуи показало, что концентрации практически всех веществ меняются по сезонам (табл. 4). Содержание железа значимо меняется и по месяцам. Для двух веществ (железо, фосфор) значимым является и многолетний тренд: начиная с 1992 г. их концентрации увеличиваются. Для взвешенных веществ многолетний тренд слаб и незначим.

Таблица 4. Уровень значимости эффекта влияния трех факторов на концентрации веществ, оцененный с помощью GLM-анализа для вод р. Шуя

Фактор	Fe	P	Взвесь
Свободный член	<0.01	0.052	0.16
Год	<0.01	0.03	0.07
Месяц	<0.01	0.07	0.38
Сезон	<0.01	<0.01	0.11

Анализ концентраций веществ в водах Петрозаводской губы показывает сходную картину. Хорошо и значимо выражена сезонная динамика, выявлены значимые отличия между камерами, однако многолетний тренд изменения концентраций практически у всех веществ оказывается незначимым (табл. 5). При сопоставлении представленных таблиц общим является одинаковая ди-

намика двух веществ – железа и фосфора, варьируют результаты по взвеси. При сравнении табл. 4 и 5 становится очевидным, что при выраженном многолетнем тренде изменений концентраций железа и фосфора в водах р. Шуя такой же значимый тренд для этих веществ в Петрозаводской губе отсутствует

Таблица 5. Уровень значимости эффекта влияния трех факторов на концентрации трех веществ в Петрозаводской губе, оцененный с помощью GLM-анализа

Фактор	Fe	P	Взвесь
Свободный член	0.41	0.87	0.60
Год	0.32	0.62	0.58
Месяц (Сезон)	<0.01	<0.01	<0.01
Камера	<0.01	<0.01	0.28

Причина противоречия заключается в том, что воды Петрозаводской губы многократно разбавляются водами открытого плеса, что сглаживает отличия по концентрациям. Необходимо также учитывать, что в разных частях акватории (в отдельных камерах) Петрозаводской губы многолетние тренды для разных сезонов все же выражены значимо (табл. 6, рис. 1). При этом даже незначимые тренды показывают увеличение концентраций изученных веществ. Причина неустойчивости этого однонаправленного результата кроется прежде всего в недостаточном объеме выборки. Выполняя необходимое деление данных на подмножества в результирующем анализе, мы оперируем выборками в 10–20 вариант, от которых трудно ожидать значимых различий. Тем не менее можно заключить, что намечается об-

щая тенденция – рост концентраций изучаемых веществ в Петрозаводской губе.

Средние арифметические плохо характеризуют тренды для асимметричных распределений, они лучше проявляются при сравнении полных выборок. Плотности распределения концентраций общего железа в разных камерах представлены на рис. 2, концентраций общего фосфора – на рис. 3.

Сравнение данных для двух периодов (1992–2000 и 2001–2018 гг.) выявляет следующие общие тенденции для всех камер. Во-первых, все полигоны становятся шире за счет смещения вправо правой границы, т. е. возрастает доля высоких концентраций. Во-вторых, центры распределений (соответствующие средним) также смещены вправо. За счет роста числа проб с высокими концентрациями веществ в последние два десяти-

Таблица 6. Уровень значимости коэффициентов b линейной регрессии ($a + b \cdot \text{год}$) для многолетних трендов концентрации разных веществ в трех камерах Петрозаводской губы в зимний и летний периоды

Сезон	Камеры	Fe	P	Взвесь
Зима	1	0.2	0.3	0.1
	2	0.9	0.3	<0.01
	3	<0.01	0.03	0.01
Лето	1	0.3	0.3	0.7
	2	0.1	0.05	0.8
	3	0.7	0.7	0.4

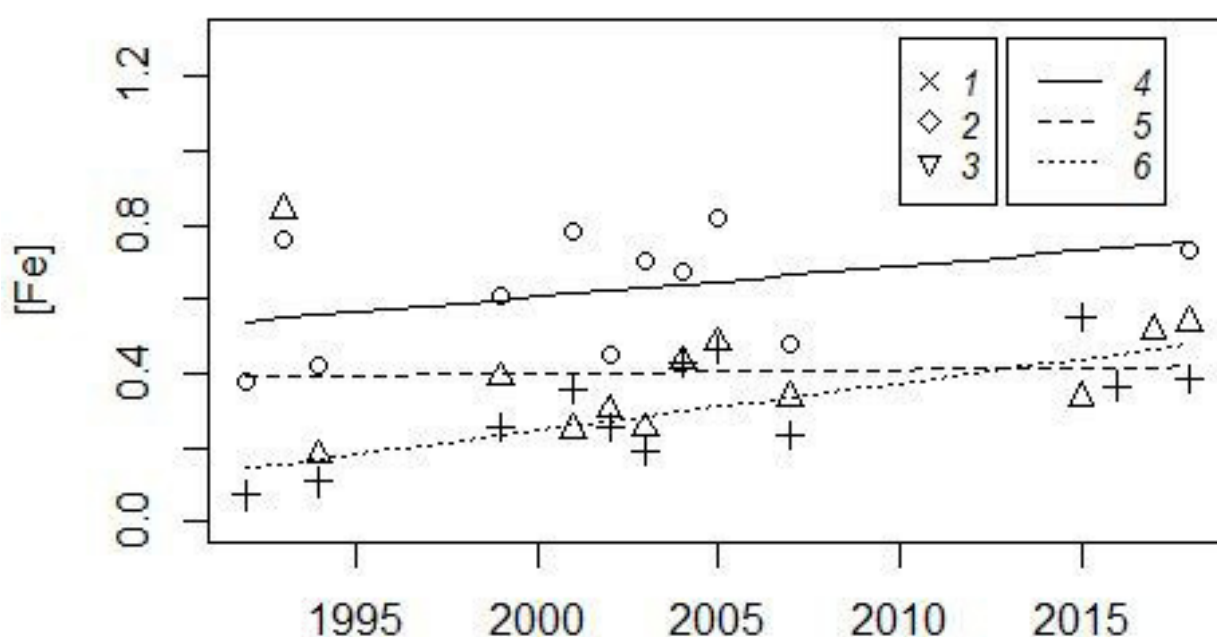


Рис. 1. Многолетние линейные тренды изменения концентраций железа в Петрозаводской губе (1–3 – эмпирические данные для камер, 4–6 – тренды для камер)

Fig. 1. Long-term linear trends of iron concentrations changes in the Petrozavodsk Bay (1–3 – empirical data for chambers, 4–6 – trends for chambers)

летия увеличивается и дисперсия, и средние значения концентраций веществ в камерах.

Резюмируя анализ эмпирических данных, можно утверждать следующее. Вещества в Петрозаводской губе распределены неравномерно как по акватории, так и по сезонам и годам. Воды горловой части (камера 3) по концентрациям изучаемых веществ очень близки к водам открытого озера во все сезоны, средняя часть губы (камера 2) только в зимний период характеризуется повышенными концентрациями веществ, в вершинной части (камера 1) и зимой, и летом содержится в 2–3 раза больше веществ по сравнению с прочими камерами. Зимой концентрации веществ в Петрозаводской губе в 2 раза выше, чем летом, и это различие с го-

дами возрастает.

Моделирование динамики веществ по отдельности

Смысл моделирования распространения веществ в водах Петрозаводской губы состоит в том, чтобы детальнее понять механизмы этого процесса, а также подойти к расчету количества осевшего вещества на дно Петрозаводской губы.

В процессе настройки модели в автоматическом режиме (с использованием функции nlm) подбирались такие значения констант переноса, при которых расчетные значения концентраций вещества становились как можно более близкими к эмпирическим значениям. Имеющиеся данные позволяют

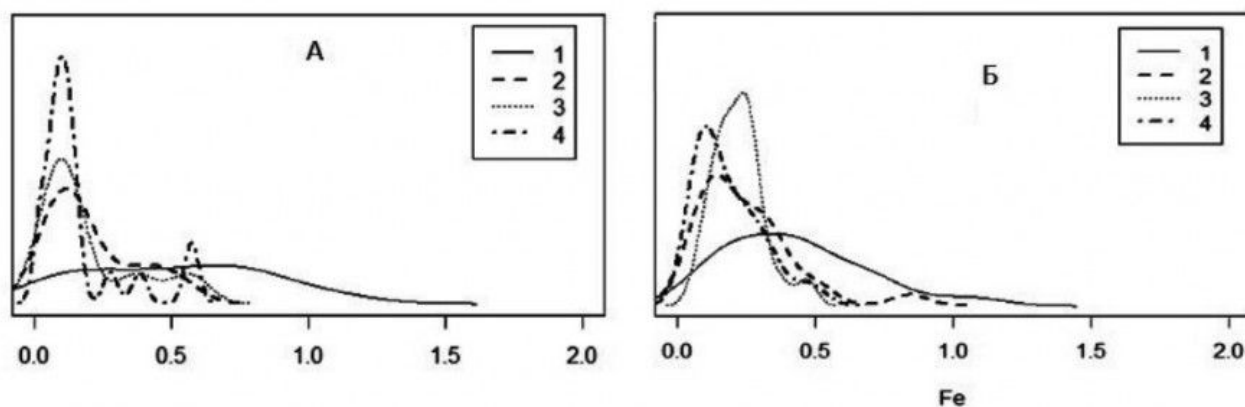


Рис. 2. Распределение концентраций общего железа в четырех камерах. А – 1992–2000 гг.; Б – 2001–2018 гг.; 1–4 – номер камеры

Fig. 2. Distribution of total iron concentrations in four chambers. A – 1992–2000; B – 2001–2018; 1–4 – number of chamber

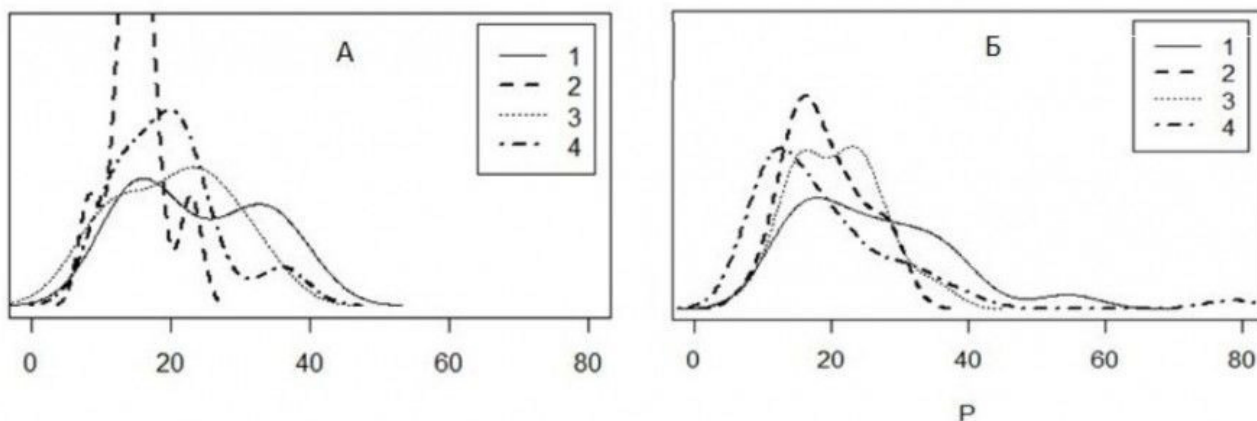


Рис. 3. Распределение концентраций общего фосфора в четырех камерах. А – 1992–2000 гг.; Б – 2001–2018 гг.; 1–4 – номер камеры

Fig. 3. Distribution of total phosphorous concentrations in four chambers. A – 1992–2000; B – 2001–2018; 1–4 – number of chamber

связать воедино потоки веществ и представить пути их перераспределения в компактном виде констант переноса и оседания.

Сначала все константы были рассчитаны для каждого вещества по отдельности (табл. 7). В зимний период коэффициенты переноса у всех веществ близки к 0.35. Иными словами, в зимний период в течение каждого месяца примерно треть массы каждого вещества переносится из предыдущей камеры в следующую. Это хорошо соответствует представлению о ламинарности зимнего процесса переноса воды, связанного с пополнением вод Петрозаводской губы только водами р. Шуя в отсутствие ветрового перемешивания вод губы и открытого плеса озера.

Константы переноса в летний период ва-

рьируют существенно сильнее. Для железа и фосфора они становятся в 2–4 раза меньше, для взвеси – почти нулевые.

Убрать отмеченную неопределенность можно, если в одной модели объединить описание процессов переноса сразу трех веществ, т. е. снизить параметричность модели, приняв коэффициенты переноса для них общими. Кроме этого, объединение данных по трем веществам неизбежно повысит их репрезентативность.

Модель с одновременным учетом динамики нескольких веществ

В этих вариантах модели для расчета модельных концентраций трех веществ используются один коэффициент зимнего, один коэффициент летнего переноса и еще три индивидуальных коэффициента оседания

Таблица 7. Параметры модели, рассчитанные для каждого вещества отдельно

Вещество	Коэффициент переноса зимой	Коэффициент переноса летом	Коэффициент оседания
Общее железо	0.312	0.158	0.163
Общий фосфор	0.344	0.055	0.039
Взвешенное вещество	0.393	-0.001	0.085

вещества (табл. 8). Результаты моделирования переноса нескольких веществ в целом отличаются от индивидуальной настройки для каждого вещества (представленных в табл. 9). Хотя константы зимнего переноса оказались примерно такие же и составля-

ют 0.33, константы летнего переноса усреднились и примерно совпали с константами переноса для железа – 0.1. Константы оседания практически обнулились и только для железа сохранили свое значение – около 15 %.

Таблица 8. Параметры модели, рассчитанные для всех веществ совместно

Вещество	Коэффициент переноса зимой	Коэффициент переноса летом	Коэффициент оседания
Общее железо	0.327	0.094	0.153
Общий фосфор	0.327	0.094	0.039
Взвешенные вещества	0.327	0.094	0.094

При этом расчетные модельные значения концентраций в целом соответствовали выявленным выше трендам (рис. 4), но явно отклонялись от эмпирических средних: были занижены для зимы и завышены для

лета. По-видимому, не был учтен какой-то важный фактор, мешающий модельной линии более точнее аппроксимировать результаты наблюдений.

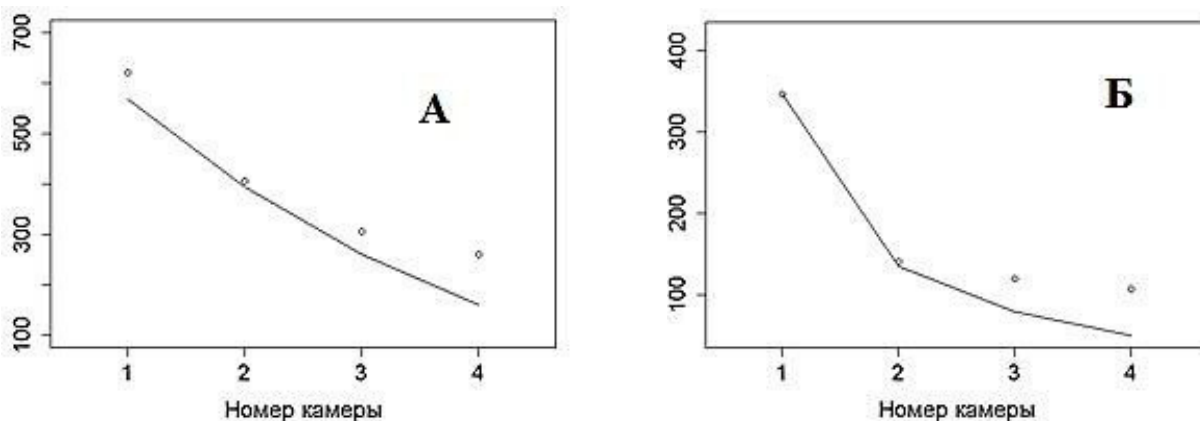


Рис. 4. Средние за все годы оценки содержания железа в водах Петрозаводской губы в зимний (А) и летний (Б) периоды (константы – 0.327, 0.094, 0.153); по оси абсцисс – номера камер (1–3 – камеры, 4 – прилегающий район озера); по оси ординат – содержание в камерах железа (тонн/год)

Figure 4. Average volumes of iron content in the waters of the Petrozavodsk Bay for all years in winter (A) and summer (B) (constants – 0.327, 0.094, 0.153); abscissa axis – chamber numbers (1–3 – chambers, 4 – adjacent lake area); ordinate axis – iron content in the chambers (tons/year)

В целом коэффициенты переноса показывают следующее: в среднем зимой вынос веществ активный ($p = 0.3$), летом – менее активный ($p = 0.1$).

Однако эти результаты прямо противоречат фактам о том, что летом происходит

двукратное падение концентраций веществ, т. е. в течение летнего периода вещества выносятся из Петрозаводской губы за счет разбавления чистыми онежскими водами, что и снижает их концентрации. Об этом же говорят расчеты и по одной из наших преды-

дущих моделей (Коросов и др., 2019): в летний период воды р. Шуя должны быть 2–3-кратно разбавлены водами открытого плеса озера. Иными словами, летом коэффициент выноса должен быть выше, чем зимой, а для трех веществ наблюдается обратная картина. Необходимо так изменить структуру модели, чтобы учесть феномен быстрого падения концентраций.

Модели, учитывающие раннелетнее перемешивание вод

Как было отмечено, в Петрозаводской губе после прохождения термобара в июне начинается интенсивный водообмен между Петрозаводской губой и открытым плесом Онежского озера. Учесть это явление в модели можно, если обеспечить месяц июнь отдельным параметром переноса (водообмена). Всего в модели для отдельного вещества параметров становится четыре, в модели для трех веществ – шесть. Выполненные расчеты для каждого вещества в отдельности показывают, что в целом предложенный сценарий больше соответствует реальности. Коэффициент переноса в июне оказался очень большим, в 2–3 раза превышающим константу зимнего переноса, которая почти не изменилась (0.36) (табл. 9). Таким образом, модель реализовала явление резкого

падения концентраций веществ в водах Петрозаводской губы ранним летом. При этом константа летнего переноса либо обнулилась, либо стала отрицательной (обратный занос веществ в Петрозаводскую губу). Это отражает становление единой водной массы и в Петрозаводской губе, и в центральном плесе Онежского озера в результате активного водообмена и уменьшения выноса этих веществ с водами р. Шуя в летний период. В отдельных частях акватории градиенты изменения концентраций могут случайно быть самыми разнонаправленными, что и учитывают коэффициенты с разными знаками. Теперь становится понятной невысокая величина летнего переноса, которая обрела смысл коэффициента, усредняющего перенос для всех летних месяцев. Следствием случайного варьирования в целом невысоких концентраций веществ в воде Онежского озера оказывается рассогласование значений констант переноса разных веществ для раннелетнего (от 0 до 0.7) и летнего (от -0.3 до 0.5) периодов. В этом варианте с четырьмя параметрами функция невязки снижалась, но незначительно – самое большее на 30 % по сравнению с вариантом с тремя параметрами. Вместе с этим утратился смысл двух обнулившихся параметров модели – переноса веществ летом и оседания.

Таблица 9. Константы переноса веществ в разные сезонные периоды, рассчитанные в модели для каждого вещества отдельно

Вещество	Константа переноса в ноябре – мае (зима)	Константа переноса в июне	Константа переноса в июле – сентябре	Константа оседания
Общее железо	0.360	0.655	-0.307	0.074
Общий фосфор	0.364	0.437	-0.292	0.035
Взвешенное вещество	0.368	0.044	0.512	-0.201

В поисках причин, влияющих на коэффициенты летнего переноса, в конструкцию модели внесли следующие изменения. Выполнили серию настроек модели, при которой функцию невязки вычисляли, во-первых, только по зимним данным, во-вторых, только по летним данным, как с включением отдельной константы для июня, так и с константой, общей для всего летнего периода (табл. 10).

Независимо от изменения структуры модели и способа расчета функции невязки, константы зимнего переноса остаются на одном уровне 0.31–0.34. Это мы рассматри-

ваем как существенный показатель устойчивости модели, ее хорошего соответствия эмпирическим данным, собранным в зимний и весенний периоды. Однако стоит только исключить из рассмотрения зимние данные, как конструкция распадается и коэффициенты переноса (зимой) принимают неправдоподобные значения – от 0.95 до 0.2. В моделях, настроенных только по летним данным, очень сильно варьируют константы летнего переноса (0.1–0.3), и особенно неприемлемо (бессмысленно) – константы оседания на дно (-0.3–0.5).

Таблица 10. Параметры переноса железа, рассчитанные для вариантов модели с измененной структурой

Модель	Учет сезонов в функции невязки	Константа переноса зимой	Константа переноса летом	Константа переноса в июне	Константа оседания
Модель со среднелетним параметром переноса	лето и зима	0.312	0.158	–	0.163
	только зима	0.345	0.040	–	0.066
	только лето	0.95	0.10	–	-0.342
Модель с двумя параметрами летнего переноса	лето и зима	0.360	-0.307	0.655	0.074
	только зима	0.390	-0.296	0.708	0.038
	только лето	0.214	0.218	0.259	0.509

Обсуждение

Какая же модель более правильная, точнее учитывает динамику химических веществ в воде – с учетом одной или двух констант летнего переноса? Что лучше – небольшое улучшение качества описания или устойчивость параметров? Сопоставление

модельных значений с реальными (рис. 5) показывает, что, несмотря на изменение структуры, вторая модель по-прежнему весьма приблизительно описывает реальность – в целом ход модели соответствует некоему среднему ожидаемому уровню, а изменение структуры не ведет к кардинальному улучшению качества аппроксимации.

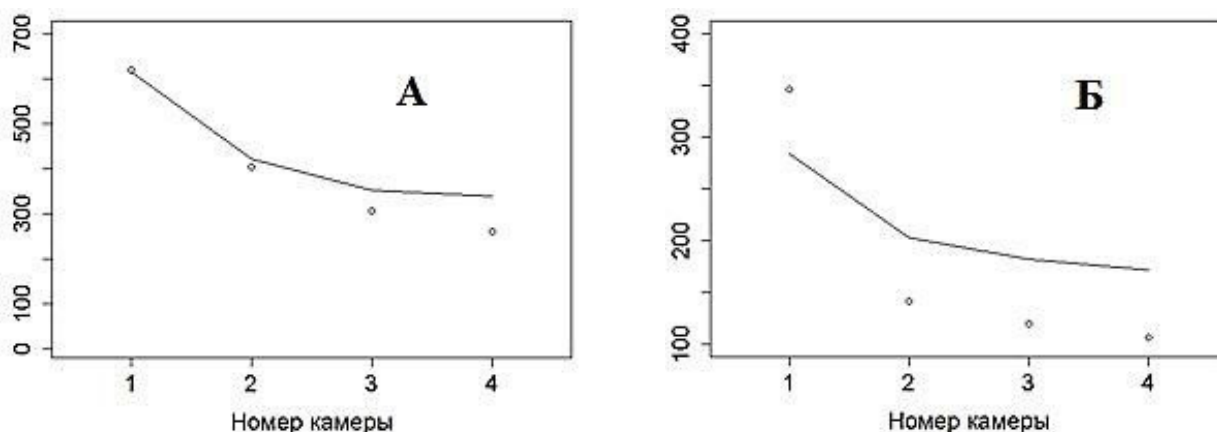


Рис. 5. Средние за все годы оценки содержания железа в водах Петрозаводской губы в зимний (А) и летний (Б) периоды (константы: 0.378, 0.440, -0.011, 0.142); по оси абсцисс – номера камер (1–3 – камеры, 4 – прилегающий район озера); по оси ординат – содержание в камерах железа (тонн/год)

Figure 5. Average volumes of iron content in the waters of the Petrozavodsk Bay for all years in winter (A) and summer (B) (constants: 0.378, 0.440, -0.011, 0.142); abscissa axis – chamber numbers (1–3 – chambers, 4 – adjacent lake area); ordinate axis – iron content in the chambers (tons/year)

Во-первых, необходимо обратить внимание на то, что в отдельный год модель рассчитывает 48 оценок массы (4 камеры, 12 месяцев), а размеры эмпирических выборок для одного года в лучшем случае составляют 6–8 проб. Естественно, возникают случайные смещения. Значит, судить о качестве модельного описания в отдельный год или за короткий ряд лет практически невозможно, для этого не хватает репрезентативности данных. Во-вторых, видно, что, расходясь в деталях, уровень прогнозных значений в общем совпадает с уровнем эмпирических значений. Следовательно, второй модели

нельзя отдать предпочтение. Третья причина, по которой нужно выбрать вариант без июньских констант переноса, состоит в том, что константы зимнего переноса гораздо более устойчивы, чем константы летнего переноса отдельно или совместно с июньским. Если обе модели примерно одинаково воспроизводят главный процесс (зимнее перераспределение веществ), то, следуя принципу Оккама, отдать предпочтение следует более простой и понятной модели.

Итак, варьирование структурой модели показало, что устойчиво воспроизводятся только данные зимнего переноса, только его

параметры остаются примерно одинаковыми в разных модельных вариантах. Это видно и на моделях отдельных веществ, и при включении в модель нескольких веществ: сходное перераспределение в зимний период при отсутствии перемешивания водной массы ветрами и течениями. Напротив, процессы перемешивания вод в летний период находят в моделях очень неустойчивое отображение, видимо, из-за широкого варьирования концентраций как следствие многообразия процессов, участвующих в переносе веществ в разные периоды теплого сезона.

Таким образом, построенная модель с тремя параметрами может успешно восстановить градиент концентраций веществ в водах Петрозаводской губы только для зимнего периода.

Для оценки пределов варьирования прогнозных значений концентрации общего железа использовали методику ресамплинга. Распределения трех параметров оказались унимодальными и симметричными с медианами 0.327, 0.193, 0.177 и стандартными отклонениями 0.024, 0.062, 0.012 (рис. 6).

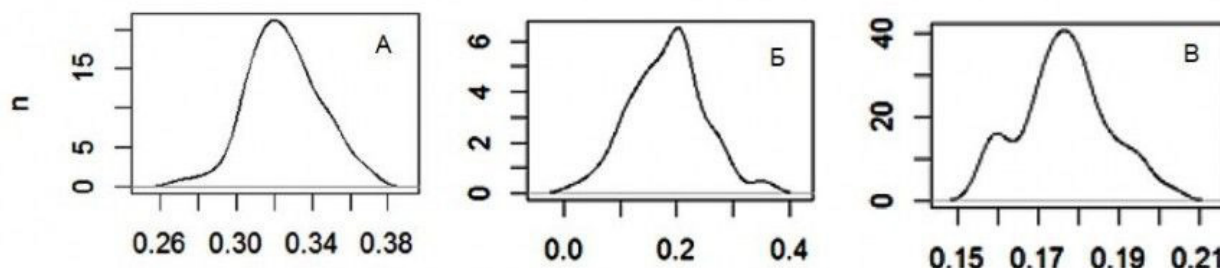


Рис. 6. Распределение положительных модельных коэффициентов переноса зимой (А), летом (Б) и оседания (В) для числа итераций $n = 100$

Fig. 6. Distribution of positive model transfer coefficients in winter (A), summer (B) and distribution of sedimentation coefficients (V) for the number of iterations $n = 100$

Заключение

Статистический анализ и моделирование распространения трех веществ в Петрозаводской губе Онежского озера позволяет утверждать следующее. Вещества в Петрозаводской губе распределены в убывающей геометрической прогрессии от места впадения р. Шуя (вершина, камера 1) до горловой части (камера 3). Концентрация веществ в камере 3 очень близка к их содержанию в открытом плесе озера во все сезоны. Средняя часть (камера 2) только в зимний период характеризуется повышенными концентрациями веществ. В вершинной части (камера 1) содержание веществ и зимой, и летом в 2–3 раза больше по сравнению с прочими камерами. Зимой концентрации веществ в Петрозаводской губе в 2 раза выше, чем летом, и это различие с годами возрастает.

С помощью моделирования удалось установить следующие детали этого процесса. В течение зимнего периода происходит

равномерное заполнение Петрозаводской губы водами р. Шуя со скоростью 0.33/мес. и плавный рост концентраций аллохтонных веществ. После исчезновения термобара усиливается водообмен между Петрозаводской губой и открытым плесом Онежского озера, что приводит к перераспределению вынесенных веществ по акватории. Небольшой объем данных и широкое варьирование значений концентрации изученных веществ не позволяют однозначно описать этот процесс принятой детерминистической камерной моделью.

В качестве базовой модели для расчетов количественных характеристик стока и оседания отдельного вещества следует использовать модель с тремя параметрами – средnezимний перенос, среднелетний перенос, среднегодовое оседание. В этом случае модель устойчиво рассчитывает градиент оценок концентраций для зимнего периода и усредненный – для летнего.

Библиография

- Аналитические, кинетические и расчетные методы в гидрохимической практике / Под ред. П. А. Лозовика, Н. А. Ефременко. СПб.: Нестор-История, 2017. 272 с.
- Калинкина Н. М., Филатов Н. Н., Теканова Е. В., Балаганский А. Ф. Многолетняя динамика стока железа и фосфора в Онежское озеро с водами р. Шуя в условиях климатических изменений //

- Региональная экология. 2018. № 2 (52). С. 65–73. DOI: 10.30694/1026-5600-2018-2-65-73.
- Калинкина Н. М., Сидорова А. И., Полякова Т. Н., Белкина Н. А., Березина Н. А., Литвинова И. А. Снижение численности глубоководного макрозообентоса Онежского озера в условиях многофакторного воздействия // Принципы экологии. 2016. Т. 5. № 2. С. 47–68. DOI: 10.15393/j1.art.2016.5182.
- Калинкина Н. М., Теканова Е. В., Сабылина А. В., Рыжаков А. В. Изменения гидрохимического режима Онежского озера с начала 1990-х годов // Известия Российской академии наук. Серия географическая. 2019. № 1. С. 62–72. DOI: 10.31857/S2587-55662019162-72.
- Коросов А. В., Калинкина Н. К., Теканова Е. В., Исакова К. В. Изучение условий жизни гидробионтов в водоемах Карелии с помощью камерной модели // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Качество воды и водные биоресурсы (VII Любичевские чтения) / Под ред. чл.-корр. РАН Г. С. Розенберга, проф. С. В. Саксонова. Тольятти: Анна, 2020. С. 27–32. URL: http://www.ievbras.ru/download/lubischev_2020.pdf (дата обращения 12.04.2020).
- Коросов А. В., Калинкина Н. М., Теканова Е. В., Рыжаков А. В. Закономерности распределения поступившего с речным стоком железа в Петрозаводской губе Онежского озера // Региональная экология. 2019. № 1 (55). С. 13–24. DOI: 10.30694.1026-5600-2019-1-13-24.
- Лозовик П. А. Геохимическая классификация поверхностных вод гумидной зоны на основе их кислотно-основного равновесия // Водные ресурсы. 2013. Т. 40. № 6. С. 583–592. DOI: 10.7868/S0321059613060072.
- Лозовик П. А. Гидрохимические критерии состояния поверхностных вод гумидной зоны и их устойчивости к антропогенному воздействию : Автореф. дис. ... д-ра хим. наук. М.: Институт геохимии и аналитической химии им. В. И. Вернадского РАН, 2006. 60 с.
- Лозовик П. А., Сабылина А. В., Рыжаков А. В. Химический состав озерных вод // Озера Карелии: Справочник. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2013. С. 30–36.
- Онежское озеро: Атлас / Отв. ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. 151 с. URL: <http://elibrary.krc.karelia.ru/432/> (дата обращения 12.04.2020).
- Петров М. П. Термический режим // Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения / Ред. З. С. Кауфман. Л.: Карельский научный центр АН СССР, 1990. С. 32–37. URL: <https://www.booksite.ru/fulltext/natural/onezhskoje/text.pdf> (дата обращения 12.04.2020).
- Сабылина А. В. Поступление в Онежское озеро органического углерода, общего фосфора и общего азота с речным стоком и вынос с водами р. Свири в 1965–2008 годах // Труды Карельского научного центра РАН. 2016. № 9. С. 68–77. DOI: 10.17076/lim307.
- Теканова Е. В., Калинкина Н. М., Кравченко И. Ю. Геохимические особенности функционирования биоты в водоемах Карелии // Известия РАН. Серия географическая. 2018. № 1. С. 90–100. DOI: 10.7868/S2587556618010083.
- Филатов Н. Н., Руховец Л. А., Назарова Л. Е., Баклагин В. Н., Георгиев А. П., Ефремова Т. В., Пальшин Н. И., Толстиков А. В., Шаров А. Н. Влияние изменений климата на экосистемы озер // Вестник РФФИ. 2013. № 2 (78). С. 43–50.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R . Тольятти: Кассандра, 2013. 314 с. URL: <http://www.ievbras.ru/download/Random.pdf> (дата обращения 12.04.2020).
- Kalinkina N., Tekanova E., Korosov A., Zobkov M., Ryzhakov A. What is the extent of water brownification in Lake Onego, Russia? // Great Lakes Research J. 2020. URL: <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2020.02.008> (дата обращения 28.02.2020).
- Kalinkina N. M., Nazarova L. E., Tekanova E. V., Litinsky P. Yu., Sidorova A. I. The assessment of change and Watershed Effect on the heterotrophic metabolism in the lake Onego ecosystem // Environment. Technology. Recourses: Proceeding of the 11th International Scientific and Practical Conference. Vol. I. Rezekne, Latvia, 2017. P. 140–144. URL: <http://journals.ru.lv/index.php/ETR/article/view/2634/2510> (дата обращения 28.02.2020).

THE MODEL OF SUBSTANCES REDISTRIBUTION IN THE WATERS OF PETROZAVODSK BAY OF ONEGA LAKE

TEKANOVA
Elena Valentinovna

*PhD, Northern Water Problems Institute Karelian Research Center RAS,
etekanova@mail.ru*

KOROSOV
Andrei Viktorovich

*D.Sc., Northern Water Problems Institute Karelian Research Center
RAS, avkorosov@gmail.com*

KALINKINA
Natalia Mikhailovna

*D.Sc., Northern Water Problems Institute Karelian Research Center
RAS, cerioda@mail.ru*

ISAKOVA
Ksenia Valeryevna

*postgraduate student, Northern Water Problems Institute Karelian
Research Center RAS, ksusha_isakova@mail.ru*

RYZHAKOV
Aleksandr Vadimovich

*PhD, Northern Water Problems Institute Karelian Research Center RAS,
ryzhakov@nwpi.krc.karelia.ru*

Keywords:

Lake Onega
Petrozavodsk Bay
iron
allochthonous matter
sedimentation
modelling
randomization

Summary: Climate changes on the territory of Karelia have led to an increase in the intake of allochthonous substances in water bodies. Over the past thirty years, the removal of dissolved and suspended humus substances, as well as iron and phosphorus in their composition, from the waters of the Shuya River to the Petrozavodsk Bay of Lake Onega has been growing. The brownification processes led to lower water quality and negatively impact on benthic communities. To estimate the volume of intake, removal and deposition of allochthonous substances that entered Lake Onega with the waters of the Shuya River, simulation modeling was applied. A number of model variants were constructed including data on three substances (iron, phosphorus, suspended substances) and a year-round cycle of water dynamics. The model parameters were the coefficients of transport and “disappearance» (sedimentation) of substances from the waters of the Petrozavodsk Bay. The parameters were adjusted based on field data on the chemical composition of river and lake waters for 1992–2018. The model calculates the concentrations of substances that are compatible to real data, and also makes it possible to estimate the amount of iron deposition, the main factor of inhibition of deep-water zoobenthos in Lake Onega. During the year, about 40 % of the iron received in the Petrozavodsk Bay is removed from the bay, about 30 % settles to the bottom, and 30 % is constantly present in the water. The distribution of substances in the bay changes significantly throughout the year. During the winter and spring there is a gradual increase in concentrations of allochthonous substances in the bay. After the end of the spring mixing the water of the Petrozavodsk Bay quickly replaced by those of the central reach, and concentrations of substances in the bay and adjacent lake area are aligned.

Received on: 20 June 2020

Published on: 23 June 2020

References

- Cederlund G., Markgren G. The development of the Swedish moose population, 1970–1983, Swedish Wildlife Research, Supplement. 1987. Vol. 1. P. 55–62.
Danilkin A. A. Population dynamics of wild ungulates in Russia: hypotheses, factors, patterns. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2009. 310 p.
Danilkin A. A. Wild ungulates of Russia: trends of their population dynamics, Povolzhskiy ekologicheskiy

- zhurnal. 2018. No. 3. P. 357–367. DOI: 10.18500/1684-7318-2018-3-357–367.
- Danilov P. I. Panchenko D. V. Belkin V. V. Tirronen K. F. Biotopical distribution and the role of forest clearing in game animals life cycle on the Russian European North, *Zhurnal fundamental'nyh i prikladnyh issledovaniy «Estestvennye nauki»*. 2008. No. 3. P. 16–20.
- Danilov P. I. Panchenko D. V. On the history of moose in Russian European North (from neolith time to present day), *Vestnik ohotovedeniya*. 2013. T. 10. No. 2. P. 123–136.
- Danilov P. I. VI. Population dynamics, *Biologiya i ispol'zovanie losya*. M.: Nauka, 1986. P. 87–104.
- Danilov P. I. Game animals of Karelia: ecology, resources, management and conservation. M.: Nauka, 2005. 340 p.
- Dunin V. F. Kozlo P. G. Moose in Belarus. Minsk: Navuka i tehnika, 1992. 208 p.
- Formozov A. N. Formula for quantitative accounting of mammals by their tracks, *Zoologicheskii zhurnal*. 1932. T. 11. P. 66–69.
- Glushkov V. M. Types of population growth and strategy for monitoring hunted animal resources, *Sovremennye problemy prirodopol'zovaniya, ohotovedeniya i zverovodstva: Materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii, posvyaschennoy 85-letiyu VNIOZ*. Kirov: GNU VNIOZ im. prof. B. M. Zhitkova Rossel'hozokademii, 2007. P. 87–88.
- Gromcev A. N. Karpin V. A. General characteristics of the the region, *Lesa i ih mnogocелевое ispol'zovanie na Severo-Zapade Evropeyskoy chasti taezhnoy zony Rossii*. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2015. P. 14–22.
- Kozlo P. G. Ecological and morphological analysis of moose population. Minsk: Nauka i tehnika, 1983. 215 p.
- Kurhinen Yu. P. Danilov P. I. Ivanter E. V. Mammals of Eastern Fennoscandia in the context of anthropogenic transformation of taiga landscape. M.: Nauka, 2006. 208 p.
- Lomanov I. K. Patterns of the dynamics of the number and distribution of the moose population in the European part of Russia. M.: Izd-vo CNIL Ohotdepartamenta MSHiP RF, 1995. 60 p.
- Makarova O. A. Distribution of ungulates in Murmansk region at the beginning of the XXI century, *Povedenie, ekologiya i evolyuciya zhivotnyh: monografii, stat'i, soobscheniya*. T. 2. Ryazan': NP «Golos gubernii», 2011. P. 185–195.
- Makarova O. A. Moose in Murmask oblast (population status at the end of 20th century, Los' (*Alces alces* L., 1758) v devstvennoy i izmenennoy chelovekom srede: Trudy VI mezhdunar. simp. po losyu. Yakutsk: Izd-vo In-ta biol. problem kriolitozony SORAN, 2008. P. 76–78.
- Markovskiy V. A. Ungulates of Karelia (current population status). PhD thesis (Candidate of Biological Sciences). Petrozavodsk: KarNC RAN, 1995. 32 p.
- Myrberget S. Wildlife management in Europe outside the Sovjet Union (*Viltstell i Europa utenom Sovjet-Unionen*), *NINA Utredning*. 1990. Vol. 18. P. 1–47.
- Novikov G. A. Timofeeva E. K. Some aspects of population dynamics and geographical distribution of moose and wild boar, *Kopytnye fauny SSSR: Ekologiya, morfologiya, ispol'zovanie i ohrana: Doklady soveschaniya*. M.: Nauka, 1975. P. 14–15.
- Nygren T., Pesonen M. The moose population (*Alces alces* L.) and methods of moose management in Finland, 1975–89, *Finnish Game Research*. 1993. No 48. P. 46–53.
- Petrosyan V. G. Dergunova N. N. Bessonov S. A. Omel'chenko A. V. Modelling of population dynamics, estimation and comparative analysis of demographic parameters of moose populations in Russia and Finland using multi-year monitoring data, *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika*. 2012. T. 7. No. 1. P. 244–256.
- Priklonskiy S. G. Instructions for the Winter track accounting. M.: Kolos, 1972. 16 p.
- Report on the state and environmental protection of the Murmansk region in 2018. Hunting species. Murmansk. P. 120–123. URL: <https://mpr.gov-murman.ru/activities/okhrana-okruzhayushchey-sredy/00.condition/index.php> (data obrascheniya: 03.03.2020).
- Reymers N. F. Ecological succession and hunted animals, *Ohotovedenie*. M.: Lesnaya promyshlennost', 1972. C. 67–108.
- Rusakov O. S. Modern state of natural resources, ecology and issues of economic use of ungulates of the North-West of the USSR, *Kopytnye Severo-Zapada SSSR*. L.: Nauka, 1979. P. 63–293.
- Shakun V. V. Kozorez A. I. Kudin M. V. Status and tasks of research of hunting fauna resources in Belarus, *Sovremennye problemy ohotovedeniya i sohraneniya bioraznobraziya: Materialy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii*. Minsk: BGTU, 2017. P. 169–174 Shanskiy O. I. Animals of the Murmansk region. Murmansk: Kn. izd-vo, 1982. 175 p.
- Timofeeva E. K. Moose (ecology, distribution, economic significance). L.: Izd-vo Leningradskogo universiteta, 1974. 167 p.
- Tirronen K. F. Some features of wolf (*Canis lupus*) predation on domestic dogs (*C. familiaris*) in Karelia, *Vestnik ohotovedeniya*. 2008. T. 5. No. 2. P. 133–137.



УДК УДК 630*581.5

ПЕРСПЕКТИВЫ МОНИТОРИНГА СОСТОЯНИЯ ЗЕЛЕНОГО ФОНДА ГОРОДА С ПОМОЩЬЮ ДАТЧИКОВ ИНТЕРНЕТА ВЕЩЕЙ

РУМЯНЦЕВ
Денис Евгеньевич

доктор биол. наук, Мытищинский филиал МГТУ им. Н. Э. Баумана, dendro15@list.ru

ФРОЛОВА
Вера Алексеевна

кандидат сельскохозяйственных наук, Мытищинский филиал МГТУ им. Н. Э. Баумана, frolova.vera@gmail.com

Ключевые слова:
мониторинг состояния
зеленых насаждений
интернет вещей
дендрология
дендрохронология

Аннотация: Потребность в автоматизации и интеллектуальном принятии решений становится все более важной при разработке и внедрении современных технологий во всех сферах жизни человеческого общества. Под термином «интернет вещей» понимается концепция вычислительной сети физических предметов («вещей»), оснащенных встроенными технологиями для взаимодействия и обмена данными друг с другом и внешней средой. Не является исключением и сфера ухода за древесными растениями в урбанизированной среде, ухода за озелененными территориями в городах. В мониторинге состояния древесных растений в урбанизированной среде могут иметь большое значение датчики хода роста по диаметру, фиксирующие камбиальную активность в течение вегетационного сезона. Дендроклиматическая информация содержит значительный потенциал для использования в городском зеленом хозяйстве и, в частности, в сочетании с методами визуальной оценки состояния насаждений, уже может использоваться в практике диагностики неблагоприятного водного режима почвы в городских насаждениях, а впоследствии стать надежным компонентом в системе интеллектуального контроля на базе концепции интернета вещей. Помимо древесных растений, важнейшим компонентом озеленения городских зеленых территорий являются газоны. «Правила создания, содержания и охраны зеленых насаждений города Москвы» подчеркивают необходимость поддержания должного уровня влажности почвы под газонами путем регулярных поливов, которые необходимо достаточно быстро назначать в зависимости от состояния погоды, не допуская иссушения почвы и поддерживая ее постоянную умеренную влажность.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Ю. М. Авдеев

Рецензент: И. В. Воскобойникова

Получена: 22 декабря 2019 года

Подписана к печати: 26 июня 2020 года

Введение

Потребность в автоматизации и интеллектуальном принятии решений становится все более важной при разработке и внедрении современных технологий во всех сферах жизни человеческого общества. Под терми-

ном «интернет вещей» понимается концепция вычислительной сети физических предметов («вещей»), оснащенных встроенными технологиями для взаимодействия и обмена данными друг с другом и внешней средой. IoT-технологии уже внедряются на практике в виде домашних смарт-устройств с под-

держкой цифровых голосовых ассистентов, «умной» медицинской техники и промышленного оборудования. Есть опыт внедрения подобного рода информационных технологий в сельском хозяйстве (Тарханова, 2017). Не является исключением и сфера ухода за древесными растениями в урбанизированной среде, ухода за озелененными территориями в городах.

Целью исследования был анализ современных возможностей использования датчиков интернета вещей при мониторинге состояния и уходе за растениями в урбанизированной среде.

Материалы

Данная статья представляет собой попытку научного обзора, анализирующего технические и биологические аспекты мониторинга состояния зеленых насаждений (и иных объектов ландшафтной архитектуры, содержащих в своей структуре живые растения); попытку выделить направления, которые могут в первую очередь быть перспективными для исследований. Ее материалы базируются на данных литературных источников и данных производителей устройств, размещенных в сети Интернет.

Традиционные методы исследований

В мониторинге состояния древесных растений в урбанизированной среде могут иметь большое значение датчики хода роста по диаметру, фиксирующие камбиальную активность в течение вегетационного сезона. Исследования такого рода достаточно интенсивно ведутся со второй половины XX в. Отклонение камбиальной активности от нормальной кривой хода роста будет индикатором наступления неблагоприятных условий и необходимости визуального мониторинга состояния насаждений, назначения соответствующих мероприятий, предусмотренных «Правилами создания, содержания и охраны зеленых насаждений города Москвы» (Правила..., 2012): полив, дождевание или обмыв кроны, опрыскивание кроны препаратом «Эпин» и другие виды реакции, которые могут быть выявлены в ходе исследований.

Более чем полуторазековая история изучения камбия древесных растений свидетельствует, что периодичность работы камбия в умеренных широтах контролируется изменением внешних факторов, сопутствующих сезонам года: теплообеспеченности, количества и качества света и влаги.

Как отмечает Н. Е. Судачкова (1981), нижним пределом температур, при которых на-

чинается реактивация камбия стволовой части хвойных, следует считать +5 °C, а при +10 °C уже наблюдается активная пролиферация. Максимальные температуры в период вегетации в камбии хвойных достигают 47–55 °C. Высокие температуры могут быть причиной перехода камбия в состояние покоя. Аналогичное влияние на камбиальную деятельность оказывает недостаток влаги.

В умеренной зоне северного полушария фактором, лимитирующим камбиальную деятельность, в первую половину лета выступает температура, а во вторую – количество осадков. Камбиальная активность зависит и от продолжительности фотопериода. Длинный день считается атрибутом высокой камбиальной активности. Однако в период прекращения деятельности камбия в естественных условиях продолжительность дня в северном полушарии составляет 12–13 часов, т. е. столько же, сколько и в начале деятельности камбия. Вероятно, что продолжительность фотопериода лишь частично может регулировать камбиальную активность, тогда как температура и оводненность могут выступать в качестве триггеров, запускающих механизм камбиальных делений.

Таким образом, изменения камбиальной активности в большей степени являются индикатором экзогенных воздействий, чем эндогенных процессов, и в первую очередь связаны с изменениями влажности и температуры.

Кроме того, с помощью дендрометра фиксируется не только митотическая активность клеток латеральной меристемы, но и изменения толщины ствола, связанные с его насыщенностью влагой, что является косвенным отражением таких процессов, как интенсивность водного тока через ксилему, интенсивность фотосинтеза и транспирации (Ваганов, Терсков, 1977; Рубцов, 2016). Среди процессов, влияющих на суточные колебания диаметра ствола, фотосинтез имеет четкую суточную периодичность, в то время как транспирация может иметь высокочастотные колебания помимо закономерных суточных колебаний. Эти высокочастотные колебания возникают из-за изменений температуры воздуха, влажности, параметров состояния почвы. В рамках концепции интернета вещей дендрометр является наиболее перспективным видом сенсора, способным давать комплексную оценку состояния древесного растения, а главное – динамики этого состояния с разрешением в десятки минут.

Все существующие в настоящее время мо-

дификации дендрометров можно разделить на две категории (Clark et al., 2000):

1. Непосредственно физически контактирующие со стволом;
2. Получающие измерения удаленно.

Внутри этих групп существует разнообразие приборов, некоторые из них используются уже веками, а некоторые лишь годами. Существование разнообразия создает широкое поле для исследований в данном направлении.

Одной из отечественных разработок, сохранившихся со времен СССР, является дендрометр DE-1М. Его технические характеристики типичны для целой серии приборов, производство которых располагалось на территории бывших ЧССР и ГДР, поэтому имеет смысл остановиться на них подробнее. Выполненный на основе LVDT-преобразователя дендрометр DE-1М является высокоточным датчиком контроля микроизменений радиуса ствола дерева в микронном диапазоне. Динамика показаний датчика определяется двумя процессами: ростом и водным балансом. Скорость роста зависит от вида и возраста объекта и экологических условий, а суточная кривая отражает колебания влагосодержания тканей ствола. Для оценки состояния растения используют два параметра кривой: амплитуду полуденного сжатия и суточный прирост. Датчики этого типа по-

зволяют оценивать эффекты полива и других воздействий, влияющих на водный баланс и рост растений. Дендрометр DE-1М содержит линейный трансформаторный датчик перемещений (LVDT), установленный на фиксирующем стержне с винтовой нарезкой. Так как стержень закрепляется внутри ствола, LVDT отражает изменение радиуса ствола. Электронный адаптер обеспечивает питание и обработку сигнала LVDT. Датчик соединяется стандартным кабелем длиной 1 м с электронным адаптером, размещенным во влагозащищенном корпусе.

Вариантом дендрометра, который может, на наш взгляд, иметь перспективы для внедрения в практику мониторинга состояния городских насаждений, является дендрометр DD-S, предназначенный для измерения хода роста по диаметру небольших побегов, который пригоден для установки на ветвях дерева (рис. 1). Согласно данным производителя, он помогает осуществлять контроль над водным режимом растения, неразрушающий контроль над водным состоянием растения, регулирование графика орошения, вести исследования влияния факторов окружающей среды на рост растения, получать точные данные о начале и конце вегетационного сезона. Технические характеристики прибора приведены в таблице.



Рис. 1. Дендрометр DD-S, установленный на стволе молодого дерева

Fig. 1. Dendrometer DDS mounted on the trunk of a young tree

Технические характеристики дендрометра DD-S

Диапазон измерений	< 11 мм
Точность измерения углов	± 1 %
Разрешение	± 2.6 мкм / μm (микрометр)
Коэффициент теплового расширения прибора	(весь диапазон измерения)
Рабочие условия	Температура воздуха -30...+40 °C Влажность воздуха 0–100 %

Для оценки возможностей индикации состояния дерева перспективно протестировать производимый в Чехии дендрометр DRL26C (рис. 2).



Рис. 2. Дендрометр DRL26C в рабочем положении
Fig. 2/ Dendrometer DRL26C in working position

Его использование может давать в реальном режиме времени информацию о наличии водного дефицита в организме растения и необходимости назначения мероприятий по поливу. Развитие среды интернета вещей значительно расширяет возможности использования дендрометров как инструмента индикации состояния дерева и разработки технологий ухода за деревьями в урбанизированной среде, но в настоящее время такого рода технологии еще находятся в стадии становления.

Оригинальные методы исследований

Помимо древесных растений, важнейшим компонентом озеленения городских зеленых территорий являются газоны. «Правила создания, содержания и охраны зеленых насаждений города Москвы» (Правила..., 2012) подчеркивают необходимость поддержания должного уровня влажности почвы под газонами путем регулярных поливов, которые необходимо достаточно быстро назначать в

зависимости от состояния погоды, не допуская иссушения почвы и поддерживая ее постоянную умеренную влажность. Примеры интеллектуального управления поливом полей, которые могут быть адаптированы для нужд содержания газонов, содержит работа О. Ю. Тархановой (Тарханова, 2017).

Автоматизированная система полива состоит из распределенной беспроводной сенсорной сети (БСС), узла-шлюза и удаленного сервера. Проект посвящен системе БСС, способной сократить использование воды.

БСС состоит из сенсоров, измеряющих влажность почвы и температуры, погруженных в землю для измерения показателей на разных глубинах. У узла-шлюза есть встроенные средства, поддерживающие связь ZigBee и GPRS. Он также может принимать интеллектуальные решения, такие как автоматическая активизация полива, зависящая от значений влажности почвы и температуры, превышающих определенное предопреде-

ленное пороговое значение. Удаленный сервер используется для хранения всей информации и отображения информации в графическом интерфейсе (GUI). Преимуществом этого приложения является его способность анализа данных в режиме реального времени. Компоненты системы определяются следующим образом:

- Беспроводные секторные блоки (WSU): каждый WSU, размещенный на поле, имеет четыре типа компонентов: специальные датчики, процессор, радиоприемник и аккумулятор. Для экономии энергии микроконтроллер часто остается в спящем режиме. Панель солнечных батарей подключается к каждому из WSU для подзарядки своих батарей.

- Беспроводной информационный блок (WIU). WIU действует как главный узел и сообщает информацию из WIU с использованием технологий ZigBee. Вся полученная информация о влажности и температуре почвы сравнивается с предопределенными пороговыми значениями, и далее насосы активируются в течение рассчитанного периода. Полученные данные и данные, связанные с поливом, сохраняются в приложенной твердотельной памяти и передаются на удаленный сервер через GPRS с использованием протокола передачи гипертекста (HTTP). Насосы управляются двумя электронными реле. По команде WFU может быть изменен график полива с удаленного сервера, а также WIU оснащен кнопкой для ручного полива. Рассматривается серия различных ирригационных действий (UA): ручной полив, предопределенный полив, автоматический полив. Рассматриваются четыре различных ирригационных действия: ручной полив; автоматический полив; автоматический полив по результатам данных о почвенной влажности по меньшей мере от одного сенсора, показания с которого снижаются ниже пороговых значений; автоматический полив по результатам данных о температуре почвы по меньшей мере от одного сенсора, показания с которого превышают пороговые значения.

- Удаленный веб-сервер: на сервере отображается определенный графический интерфейс, который визуализирует данные из каждого WSU, общего потребления воды и типа UA. Веб-приложение также позволяет пользователю прямо программировать запланированные схемы полива и изменять пороговые значения в зависимости от типа и сезона полива.

Полив деревьев и кустарников является более затратной статьей городского бюджета

по сравнению с поливом газонов. Установление датчиков интернета вещей в пределах широко посещаемых категорий насаждений, нуждающихся в поливе (например, аллеи посадок вдоль автомобильных дорог), сталкивается с рядом проблем: большим объемом территорий, возможностью повреждения и кражи дорогостоящих сенсоров, установленных в почве, низким по сравнению с потребностями городского зеленого хозяйства периодом работы аккумуляторных батарей, необходимостью привлечения альпинистов для размещения и смены датчиков в кроне. Изложенное делает актуальным вопрос минимизации (на начальных этапах практического внедрения) площади территорий, на которых будут устанавливаться интеллектуальные системы полива и минимизации периода установки датчиков (выявление критически значимого для древесных растений периода, когда быстрая реакция на водный дефицит в организме растений является актуальной и экономически обоснованной).

Установление факта существования такого периода (необходимости интеллектуального полива), а также его четкое календарное позиционирование возможно на основе дендроклиматической диагностики (Румянцев, Черакшев, 2013). Немаловажно также, что избыточный полив в силу особенностей физиологии растений (необходимости кислорода для жизни корней дерева и всасывания ими влаги) также может вести к водному стрессу в кроне дерева. Поэтому прежде чем назначать полив, нужно быть действительно уверенным, что растение ослаблено именно вследствие водного стресса, иначе возможно достичь и обратного эффекта – ухудшения состояния насаждений.

В контексте обсуждаемой темы определенный интерес представляет система мониторинга заболеваний на листьях растений, разработанная для нужд сельского хозяйства (Mattihalli et al., 2018). Заболевания листьев у растений вызывают серьезные производственные и экономические потери, а также ведут к снижению как качества, так и количества урожая сельскохозяйственных культур. Выявление болезней листьев на ранних стадиях может основываться на анализе изображений листьев. В предлагаемой авторами системе изображения листьев фиксируются и сравниваются с изображениями из базы данных, которые предварительно были сохранены в памяти устройства. Это позволяет выявить заболевания листьев, а

также установить их стадию. По результатам диагностики, если заболевание находится на начальной стадии, система отправляет сообщение пользователю. Пользователь может включить подачу лечащих препаратов через реле, отправив сообщение обратно в GSM. Если заболевание находится в заключительной стадии, то система не ждет сообщений от пользователя и автоматически включает подачу фунгицидов или инсектицидов. В дополнение к этому в системе используются датчики влажности и температуры почвы, чтобы избежать распространения болезней из-за изменения климатических условий. Благодаря этим датчикам система может поддерживать влажность почвы в заданных параметрах. Если значения влажности / температуры превышают predetermined диапазон, то устройство включает подачу лекарственных препаратов либо воды для растений, при этом информация передается фермеру через GSM.

Использование концепции интернета вещей в мониторинге зеленого фонда мегаполиса может столкнуться с теми же проблемами, что и при использовании для нужд лесного хозяйства. Это низкая интенсивность сигнала и возможность полной потери связи с растениями (Bayne et al., 2017).

Учитывая, что основной целью выращивания растений в урбанизированной среде является выполнение ими разнообразных экосистемных функций (Румянцев, Фролова, 2019), таких как снижение загрязнения воздушного бассейна, регулирование микроклимата, защита от шума, депонирование углерода и др., объектом мониторинга с помощью интернета вещей может быть не только состояние древесных растений, но и состояние городской среды, преобразуемой ими, с последующим принятием решений об изменении структуры зеленого фонда.

Обсуждение

Древесные растения в урбанизированной среде по многим параметрам являются трудным объектом исследования благодаря своим размерам и поздним срокам приобретения ими полного набора экосистемных функций. Кроме того, как отмечал Г. П. Морозов (1978), «онтогенез каждого дерева осуществляется в отдельной экологической нише... Основным свойством экологической ниши отдельного дерева является крайняя индивидуальность ее, которая в первую очередь проявляется в неповторимой изменчивости экологической ниши... По мере роста и развития дерева меняется и его экологическая

ниша».

Указанные соображения, касающиеся деревьев в целом, еще более усиливаются в отношении деревьев (и иных растений), находящихся в урбанизированной среде. Условия произрастания зеленых насаждений в городах резко отличаются от природных условий роста. В первую очередь это связано с техногенным загрязнением атмосферы и почвы в результате деятельности автотранспорта и промышленности. Однако действуют и иные факторы, такие как трансформация климата и микроклимата; трансформация водного и воздушного режима почвы; световое и тепловое загрязнение; иная структура биотических связей в урбоэкосистеме по сравнению с естественной экосистемой; эволюционно новые варианты межвидовой конкуренции; высокая частота механических повреждений поверхности ствола; высокая частота повреждения корневой системы в результате прокладки канализации, водопровода, газопровода и иных коммуникаций; трансформация структуры почвы в результате перемешивания горизонтов; уплотнение почвы; специфичный режим ухода за деревьями со стороны человека, который может включать: обрезку, полив, опрыскивание, внесение удобрений и иные меры ухода. Выделенные факторы не являются полностью независимыми, но и не синонимичны.

С помощью существующих методов не всегда удавалось оценить реакцию древесных растений на антропогенное воздействие и, наоборот, оценить их вклад в трансформацию городской среды. Новые современные технические возможности делают эти проблемы потенциально разрешимыми.

Заключение или выводы

Подводя итог, следует заключить, что использование датчиков интернета вещей, установленных на модельных участках городских насаждений, может в конечном итоге значительным образом удешевить уход за зеленым фондом крупного мегаполиса, позволит избежать субъективности в назначении мероприятий по уходу. На первом этапе внедрения концепции интернета вещей целесообразен мониторинг потребности растений зеленого фонда в поливе. Безусловно, существуют возможности для развития концепции, например, объектом мониторинга с помощью датчиков интернета вещей может быть не только состояние древесных растений, но и качество оказываемых ими экосистемных услуг.

Библиография

- Ваганов В. А., Терсков И. А. Анализ роста дерева по структуре годичных колец . Новосибирск: Наука, 1977. 94 с.
- Морозов Г. П. Биологические особенности древесных пород с генетико-эволюционной точки зрения // Научные основы селекции хвойных древесных пород. М.: Наука, 1978. С. 27–44.
- Правила создания, содержания и охраны зеленых насаждений города Москвы . М.: Департамент природопользования и охраны окружающей среды, 2012. 138 с.
- Судачкова Н. Е. Камбиальная активность хвойных и ее регуляция // Научные исследования лесов будущего. М.: Лесная промышленность, 1981. С. 165–172.
- Тарханова О. Ю. Применение беспроводных сенсорных сетей в прецизионном сельском хозяйстве // Проблемы информатики. 2017. № 4 (37). С. 1–31.
- Рубцов И. Н. Результаты полевых испытаний разработанного автоматического кольцевого дендрометра с цифровым измерительным элементом // Известия Тульского государственного университета. Сер.: Технические науки. 2016. № 3. С. 90–96.
- Румянцев Д. Е., Фролова В. А. Методологические подходы к изучению разнообразия экосистемных услуг зеленых насаждений в мегаполисе // Международный научно-исследовательский журнал. 2019. № 10 (88). Ч. 2. С. 28–34.
- Румянцев Д. Е., Черкашев А. В. Дендроклиматическая диагностика состояния сосен секции Strobi в условиях дендрологического сада МГУЛ // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2013. № 7 (99). С. 121–127.
- Bayne K., Damessia S., Evans M. The internet of things – wireless sensor networks and their application to forestry // New Zeland Journal of Forestry. 2017. Vol. 6 (14). P. 37–41.
- Clark N. A., Wynne H., Schmoldt D. L. A review of past research on dendrometers // Forest Science. 2000. Vol. 46 (4). P. 570–576.
- Mattihalli Ch., Gedefaye E., Endalamaw F., Necho A. Plant leaf diseases detection and auto-medicine // Internet of Things. 2018. Vol. 1–2. P. 67–73.

PROSPECTS FOR MONITORING THE STATE OF THE CITY GREEN FUND USING SENSORS OF INTERNET OF THINGS

RUMYANTSEV
Denis EvgenYevich

*D.Sc., Mytishi filial of Moscow state technology university,
dendro15@list.ru*

FROLOVA
Vera Alekseevna

*Ph.D., Mytishi filial of Moscow state technology university,
frolova.vera@gmail.com*

Keywords:

monitoring of the state
of green spaces
internet of things
dendrology
dendrochronology

Summary: The need for automation and intelligent decision-making is becoming increasingly important in the development and implementation of modern technologies in all spheres of human society. The term “Internet of things” refers to the concept of a computer network of physical objects («things») equipped with built-in technologies to interact and exchange data with each other and the external environment. The scope of care for woody plants in an urbanized environment and the care of green areas in cities is no exception. In monitoring the state of woody plants in an urbanized environment, diameter growth sensors that record cambial activity during the growing season can be of great importance. Dendroclimatic information contains significant potential for use in urban green economy. In particular, in combination with methods for visual assessment of the state of plantations, it can already be used in the practice of diagnosing an unfavorable soil water regime in urban plantations. In the future, it can become a reliable component in the system of intellectual control based on the concept of the Internet of things. In addition to woody plants, the most important component of landscaping urban green areas is lawns. «Rules of creation, maintenance and protection of green spaces of the city of Moscow» emphasize the need to maintain a proper level of soil moisture under lawns by regular watering, which must be quickly appointed depending on the weather, preventing soil from drying out and maintaining its constant moderate humidity.

Reviewer: YU. M. Avdeev

Reviewer: I. V. Voskoboynikova

Received on: 22 December 2019

Published on: 26 June 2020

References

- Bayne K., Damessia S., Evans M. The internet of things – wireless sensor networks and their application to forestry, *New Zealand Journal of Forestry*. 2017. Vol. 6 (14). P. 37–41.
- Clark N. A., Wynne H., Schmoltd D. L. A review of past research on dendrometers, *Forest Science*. 2000. Vol. 46 (4). P. 570–576.
- Mattihalli Ch., Gedefaye E., Endalamaw F., Necho A. Plant leaf diseases detection and auto-medicine, *Internet of Things*. 2018. Vol. 1–2. P. 67–73.
- Morozov G. P. Biological features of tree species from the genetic and ecological point of view, *Nauchnye osnovy selekcii hvoynyh drevesnyh porod*. M.: Nauka, 1978. P. 27–44.
- Rubcov I. N. Results of field tests of the developed automatic ring dendrometer with digital measuring element, *Izvestiya Tul'skogo gosudarstvennogo universiteta*. Ser.: *Tekhnicheskie nauki*. 2016. No. 3. P. 90–96.
- Rules of creation, maintenance and protection of green spaces of the city of Moscow. M.: Departament prirodopol'zovaniya i ohrany okruzhayushey sredy, 2012. 138 p.
- Rumyantsev D. E. Cherakshch A. V. Dendroclimatic diagnostics of pine trees of the section Strobi in dendrological garden MGUL, *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoy vestnik*. 2013. No. 7 (99). P. 121–127.
- Rumyantsev D. E. Frolova V. A. Methodological approaches to the study of the diversity of ecosystem services of green spaces in megapolises, *Mezhdunarodnyy nauchno-issledovatel'skiy zhurnal*. 2019. No. 10 (88). Ch. 2. P. 28–34.
- Sudachkova N. E. Cambial activity of conifers and its regulation, *Nauchnye issledovaniya lesov buduschego*.

M.: Lesnaya promyshlennost', 1981. P. 165–172.

Tarhanova O. Yu. Application of wireless sensor networks in precision agriculture, Problemy informatiki. 2017. No. 4 (37). P. 1–31.

Vaganov V. A. Terskov I. A. Analysis of tree growth by the structure of annual rings. Novosibirsk: Nauka, 1977. 94 p.



ВЕСЕЛОВ АЛЕКСЕЙ ЕЛПИДИФОРОВИЧ (1961–2020)

3 мая 2020 г. ушел из жизни Алексей Елпидифорович Веселов – профессор, доктор биологических наук, известный в России и за рубежом ихтиолог, член редколлегии журнала "Принципы экологии".

А. Е. Веселов родился в 1961 г. в г. Москве. В 1985 г. окончил биолого-почвенный факультет Ленинградского государственного университета по специальности «биолог-зоолог». В Институте биологии КарНЦ РАН работал с 1984 г. В период с 1987 по 1993 г. обучался в аспирантуре Московского государственного университета. В 2006 г. получил ученую степень доктора биологических наук, в 2010 г. – научное звание профессора по специальности «ихтиология».

Научные интересы А. Е. Веселова были связаны с экологическими, этологическими и физиологическими механизмами поведения в онтогенезе у молоди лососевых и других реофильных видов рыб, филогеографией и путями формирования послеледникового расселения лососевых видов рыб, изучением экологических особенностей популяций в реках Европейского Севера России. В качестве современных инструментов им широко использовался экосистемный подход и моделирование, популяционно-генетический анализ, постановка оригинальных натурных и лабораторных экспериментов, а также подводные наблюдения.

Под руководством А. Е. Веселова на высоком научном уровне проведена инвентаризация и систематизация рек Карелии, Архангельской области и Кольского полуострова как среды обитания и воспроизводства лососевых рыб. Создана и зарегистрирована в госреестре база данных по лососевым нерестовым рекам. Дополнительно получены данные о комплексных экологических и гидрологических составляющих компонентах, существенных для воспроизводства лососевых видов рыб. По результатам выполнения работ проведена расширенная оценка состояния запасов этих рыб в реках Восточной Финноскандии. К основным научным дости-

жениям А. Е. Веселова относится установление причинно-следственных связей локомоторных и ориентационных компонентов реореакции и силы тяги с формированием сложных форм поведения и закономерностей плотностей распределения, проявляющихся в онтогенезе реофильных видов рыб. Разработана концепция формирования микростадий и кочевого поведения лососевых видов рыб, установлены закономерности сезонной и суточной миграции смолтов в реках Восточной Финноскандии и влияющие на этот процесс физические, климатические и гидрологические факторы.

А. Е. Веселовым в соавторстве с коллегами из ИПЭЭ РАН разработана полноцикловая и сокращенная инновационная технология восстановления стад лососевых рыб (дальневосточных и европейских) с использованием искусственных гнезд-инкубаторов. Технология применяется в реках, где имеется низкая численность производителей лососевых видов рыб или в реках с утраченными естественными популяциями. В результате был сформулирован новый методологический подход к восстановлению и рекультивации нарушенных нерестово-выростных участков лососевых рыб.

За продолжительный период научной работы А. Е. Веселов был научным руководителем и ответственным исполнителем большого количества госбюджетных и договорных НИР и международных проектов. Его исследования постоянно поддерживались грантами различных научных фондов (РФФИ и РГНФ), федеральных программ ФЦНТП и ФЦП, ведомственных программ фундаментальных исследований Президиума РАН и ОБН РАН.

Основные итоги научных исследований А. Е. Веселова обобщены в многочисленных книгах, сборниках и брошюрах (около 250 научных публикаций, в том числе 12 монографий), им получено 12 патентов на изобретения и полезные модели по гнездам-инкубаторам.

А. Е. Веселов осуществлял подготовку кадров высшей квалификации. Под его руководством защищено 8 кандидатских диссертаций. Являлся членом редакционных коллегий научных журналов «Труды КарНЦ РАН» и «Принципы экологии».

За вклад в развитие фундаментальных и прикладных исследований, реализацию инновационных проектов, патентно-лицензионную работу, подготовку кадров высшей квалификации и многолетний добросовест-

ный труд награжден почетными грамотами РАН и Президиума КарНЦ РАН, благодарственными письмами Главы Республики Карелия.

Научные направления, разработанные А. Е. Веселовым, получат дальнейшее развитие в работах его учеников и соратников. Всем, знавшим Алексея Елпидифоровича, будет не хватать общения с ним, его советов. Добрую память о нем надолго сохранят коллеги, ученики и последователи.

Н. В. Ильмаст, О. П. Стерлигова

**VESELOV ALEXEY ELPIDIFOROVICH
(1961–2020)**