



научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ



<http://ecopri.ru>

<http://petrsu.ru>

Издатель

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

№ 1 (39). Март, 2021

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
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 № 1. 2021

От редакции

Работаем...

3

Оригинальные исследования

- | | | |
|--|---|----------|
| Водунон Н. Р.,
Токинова Р. П. | <i>Морфометрический анализ полового диморфизма <i>Asellus aquaticus</i> (Crustacea) на микропопуляционном уровне</i> | 4 – 17 |
| Ивантер Э. В. | <i>К популяционной экологии лесной мышовки (<i>Sicista betulina</i> pall.) На северном пределе ареала. Сообщение I. Численность, биотопическое размещение, суточная активность, питание</i> | 18 – 29 |
| Накул Г. Л. | <i>Стратегия миграции молодых зарянок <i>Erithacus rubecula</i> на востоке русской равнины</i> | 30 – 42 |
| Полынова Г. В.,
Полынова О. Е. | <i>О вымирании внутривидовой группировки ушастой круглоголовки <i>Phrynoscephalus mystaceus mystaceus</i> (Pallas, 1776) в зарастающих полупустынях астраханской области</i> | 43 – 51 |
| Романова Е. Б.,
Соломайкин Е. И.,
Бакиев А. Г.,
Горелов Р. А.,
Кленина А. А. | <i>Показатели лейкоцитарной системы крови ужа водяного <i>Natrix tessellata</i> северного и восточного прикаспия</i> | 52 – 62 |
| Селиванова М. А.,
Михантьев А. И. | <i>Влияние погодно-климатических факторов на сроки размножения кряквы (<i>Anas platyrhynchos</i>) на юге западной сибирей</i> | 63 – 76 |
| Украинский П. А.,
Терехин Э. А.,
Арбузова М. В. | <i>Ретроспективный анализ пространственных закономерностей расселения клена ясенелистного в охранный зоне участка Ямская степь (заповедник «Белогорье»)</i> | 77 – 89 |
| Цыбекмитова Г. Ц.,
Ташлыкова Н. А. | <i>Оценка экологического состояния Харанорского водохранилища по фитопланктону и его пигментным характеристикам</i> | 90 – 103 |

Синописис

- | | | |
|--------------|--|-----------|
| Черлин В. А. | <i>«Мама» российской террариумистики</i> | 104 – 106 |
|--------------|--|-----------|



научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ



<http://petrsu.ru>

Выпуск № 1

От редакции

РАБОТАЕМ...

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

В свете решения ВАК о включении нашего журнала в новый Перечень мы вынуждены несколько сузить и конкретизировать тематику журнала и в дальнейшем не сможем принимать статьи, не соответствующие нашей политике. По-прежнему во главу угла мы ставим цель – исследование закономерностей протекания экологических процессов с помощью современных количественных и компьютерных методов обработки информации.

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



УДК УДК 57.087.1:591.4::565.373

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА *ASELLUS AQUATICUS* (CRUSTACEA) НА МИКРОПОПУЛЯЦИОННОМ УРОВНЕ

ВОДУНОН
Наиля Робертовна

к. б. н., Институт проблем экологии и недропользования Академии наук
Республики Татарстан, vodounonnr@gmail.com

ТОКИНОВА
Римма Петровна

к. б. н., Институт проблем экологии и недропользования Академии наук
Республики Татарстан, r.token@rambler.ru

Ключевые слова:
половой диморфизм
Asellus aquaticus
микропопуляция
родниковое озеро
морфометрическая
структура
статистический анализ

Аннотация: Проведен сравнительный анализ морфометрической структуры и степени выраженности полового диморфизма у пресноводных ракообразных *Asellus aquaticus* из небольшого родникового озера в природном заказнике «Голубые озера». На примере микропопуляций с различной средней сезонной плотностью из двух биоценозов, харовой водоросли *Chara contraria* (4.63 тыс. экз./м²) и листостебельного мха *Fontinalis antipyretica* (2.27 тыс. экз./м²), рассмотрены размерные характеристики тела и конечностей половозрелых и пререпродуктивных особей. Различия морфометрических параметров между полами проанализированы с помощью дискриминантного анализа и ANOVA. Выявлено, что самки и самцы достоверно различаются между собой по длине тела, ложноклешни (проподит L1), карпоподита L5 и по ширине плеотельсона. Наибольшей дисперсии из перечисленных признаков подвержен размер тела. При сравнении на микропопуляционном уровне у самок наибольшая нагрузка падает на длину тела. У самцов аспектирующими признаками в дискриминации являются длина ложноклешни и карпоподита L5. Различия в коэффициенте полового диморфизма в наибольшей степени выражены по длине ложноклешни и карпоподиту L5. Среди исследуемых фенотипических признаков длина головы демонстрирует наименьшие различия между полами и между особями сравниваемых микропопуляций. Предполагается, что пространственная неоднородность морфометрической структуры ракообразных обусловлена различной плотностью микропопуляций и связанными с ней регуляторными механизмами рождаемости и поведения. Изменение размеров самок является возможным проявлением механизма регуляции плодовитости; у самцов плотность влияет на поведенческие реакции, способствующие успеху в поиске и удержании партнера на стадии прекопулы.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Д. А. Сидоров

Получена: 15 июля 2020 года

Подписана к печати: 28 марта 2021 года

Введение

Одним из эффективных подходов в исследовании реакции популяции на изменение условий среды является анализ изменчивости морфологических признаков, отражающих размеры и форму организмов (Ермаков, Русановская, 2015). К числу таких признаков относятся размеры тела, которые непосредственно связаны со многими физиологическими и поведенческими реакциями, обеспечивающими приспособленность организма к условиям окружающей среды (Chown, 2010; Chown, Gaston, 2010; Silva et al., 2014). Многочисленные исследования размерных характеристик в биологии и экологии обусловлены существованием тесной взаимосвязи между размерами тела и компонентами физической формы. Известно, что более крупные самки являются более плодовитыми (Honěk, 1993; Pincheira-Donoso, Hunt, 2017). Увеличение размеров тела самок может происходить, если они имеют больший репродуктивный успех в связи с более высокой плодовитостью (Andersson, 1994) и если самцы предпочитают более крупных самок (Jormalainen, Tuomi, 1994; Sandercock, 1998; Bertin, Cezilly, 2005). Среди самок морфологические различия обнаруживаются, если они проявляют реакции сопротивления или терпимости к поведению самцов (Svensson et al., 2009). Кроме того, конкуренция между самками за пищевые ресурсы также может генерировать диморфизм между ними (Svensson et al., 2009). Конкуренция между самцами, соперничающими за самку, может способствовать увеличению размеров их тела (Lindenfors et al., 2003; Raihani et al., 2006), более крупные самцы часто более успешны при спаривании (Arriaga-Osnaya, 2017; Avila et al., 2017). Большой размер тела повышает боеспособность самцов в условиях высокой плотности населения (Bertin et al., 2002). Кроме того, организмы большего размера часто способны лучше справляться со стрессовой средой. Например, более крупные насекомые могут быть более устойчивыми к ограничению пищи и воды и могут выживать при более низких температурах во время зимовки (Kingsolver, Huey, 2008; Stillwell et al., 2010). Если ресурсов недостаточно и возникает конкуренция между полами, то могут последовать изменения в морфологии и размерах тела (Sandercock, 2001). Различные стратегии спаривания (охрана, территориальность) могут способствовать изменению степени и направле-

ния полового диморфизма (ПД) (Andersson, 1994; Bertin, Cezilly, 2005). У разных таксонов эффект влияния полового отбора на половой диморфизм может варьировать (Teder, Tammaru, 2005). Механизмы, ведущие к внутривидовым изменениям, обсуждаются; высказывается необходимость рассмотрения внутривидовых вариаций ПД в сравнительных исследованиях на широко распространенных видах (Teder, Tammaru, 2005).

В качестве объекта исследования нами выбраны равноногие рачки *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758). Этот вид широко распространен в пресных водоемах Европы и довольно хорошо изучен. В литературе имеются подробные данные по генеративному росту и развитию, плодовитости, культивированию водяного ослика (Желтенкова, 1952; Шпак, 1976; Жемаева, 1988; Хмелева, 1988; Младенова, 1991), особенностям экологии и жизненного цикла (Murphy, Learner, 1982), популяционной структуре (Панов, 1986), влиянию антропогенных факторов на жизненный цикл и плодовитость (Maltby, 1991). Несмотря на множественные аспекты изучения этого вида, работ по анализу морфометрических признаков *Asellus aquaticus* немного. Среди них следует отметить исследования по изменчивости морфометрических параметров самцов из нескольких европейских стран, на основе которых у водяных осликов выявлен высокий уровень полиморфизма и существование многочисленных географических рас (Prevorcnik et al., 2004); по взаимосвязи роста и размеров тела с продолжительностью жизни и наличием репродуктивной диапаузы в условиях водоемов северной и южной части Европы (Vitagliano et al., 1991); по количественной оценке различий в морфологии полов и их связи с сексуальным поведением *A. aquaticus*, о потенциальной роли полового отбора в ПД в условиях низкой и высокой плотности особей (Bertin et al., 2002; Bertin, Cezilly, 2005).

В отражении морфологических признаков у этого вида наблюдается приспособленность к условиям обитания, т. к. взаимосвязь морфологии и функции универсальна (Hendry et al., 2008). Данный факт делает *A. aquaticus* интересным объектом для изучения направлений и механизма ПД (Bertin et al., 2002; Bertin, Cezilly, 2005; Konec et al., 2015).

Цель работы – охарактеризовать морфометрические параметры полового диморфизма *A. aquaticus* и степень их изменчи-

ности на примере двух микропопуляций из одного родникового озера.

Материалы

Район исследования. Озеро Большое Голубое (рис. 1) расположено в лесной зоне Вятско-Камской возвышенности на правобережной надпойменной террасе р. Казанки (Среднее Поволжье, Татарстан, Российская

Федерация). Озеро (площадь 2.73 га) родниковое, температура воды в зоне выхода подземных вод постоянна на протяжении всего года и составляет 6–7.4 °С (Токинова и др., 2017); относится к редкому для Среднего Поволжья типу солоноватых карстовых водоемов. Озеро безрыбное, доминирующим видом в донных сообществах является *A. aquaticus*.

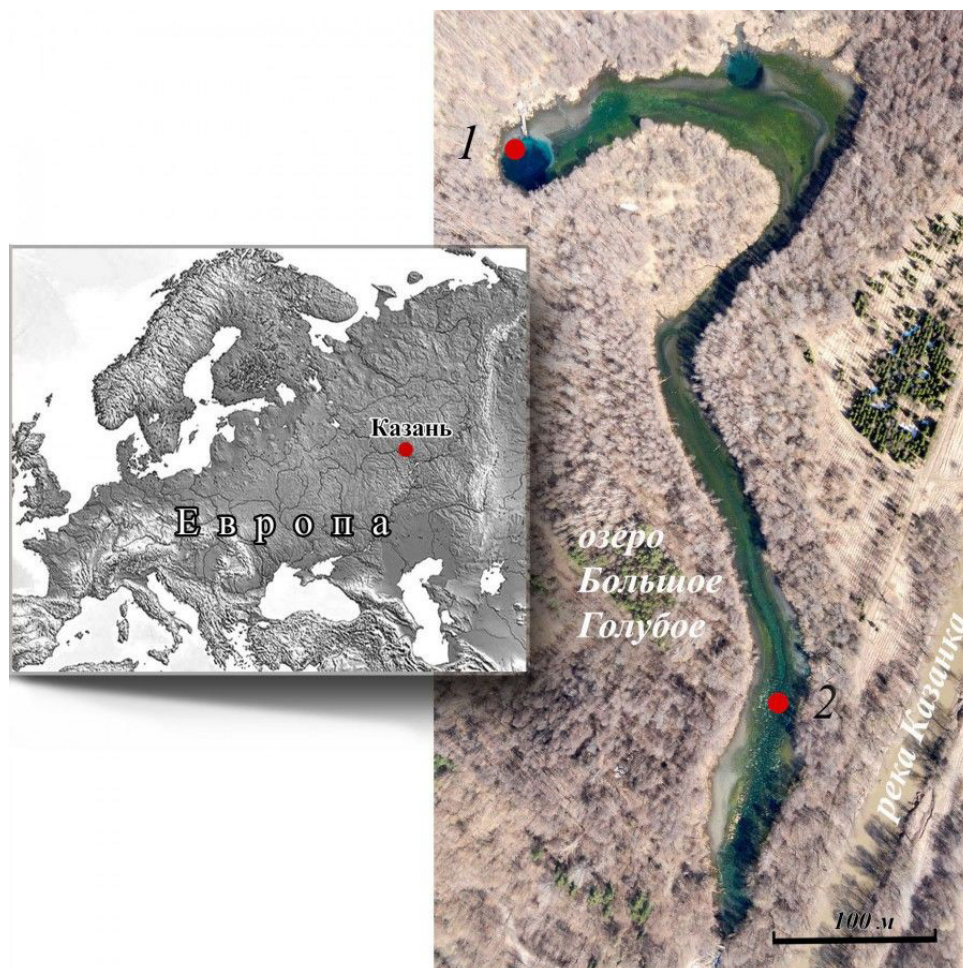


Рис. 1. Карта оз. Большое Голубое с местом расположения станций (1, 2) для отбора материала
Fig. 1. Map of Lake Bol'shoye Goluboye with the location of sampling stations (1, 2)

Методы

Сбор материала. Для исследований использован материал, отбиравшийся ежемесячно с апреля по октябрь 2016 г. на двух станциях оз. Бол. Голубое (см. рис. 1). Станция 1 (ст. 1, глубина 4–5 м) представляет собой биоценоз листостебельных мхов *Fontinalis antipyretica* Hedw., расположенных в северной части озера, на склоне глубокой карстовой воронки, со дна которой идет выход напорных подземных вод. Станция 2 (ст. 2, глубина 1.5–2 м) – биоценоз харовых водорослей *Chara contraria* (A. Braun ex Kutzing 1845), расположенный в 600 м ниже по те-

чению от ст. 1, в южной мелководной части озера. Сбор проб осуществлен с помощью дночерпателя Петерсона (0.025 м²) в трех повторностях. Из извлеченных и промытых проб макробентоса выбраны неповрежденные особи *A. aquaticus* всех возрастов. Материал зафиксирован раствором 70%-ого этилового спирта. В общей сложности отобрано и измерено 929 (ст. 1) и 1640 (ст. 2) рачков. Для измерений выбраны следующие признаки (Bertin et al., 2002; Prevorcnik et al., 2004): длина тела (Lb), головы (Lh), длина (Lp) и ширина (Wp) плеотельсона; для члеников переопод (грудных ног): длина пропо-

дита первой пары ($L1$), карпоподита четвертой и пятой пар ($L4$ и $L5$) (рис. 2). Размеры учтены как линейные расстояния на прижатых покровным стеклом особях, помещенных в

каплю глицерина. Измерения проведены с помощью окулярмикрометра, под бинокулярным микроскопом при увеличении $\times 16$.

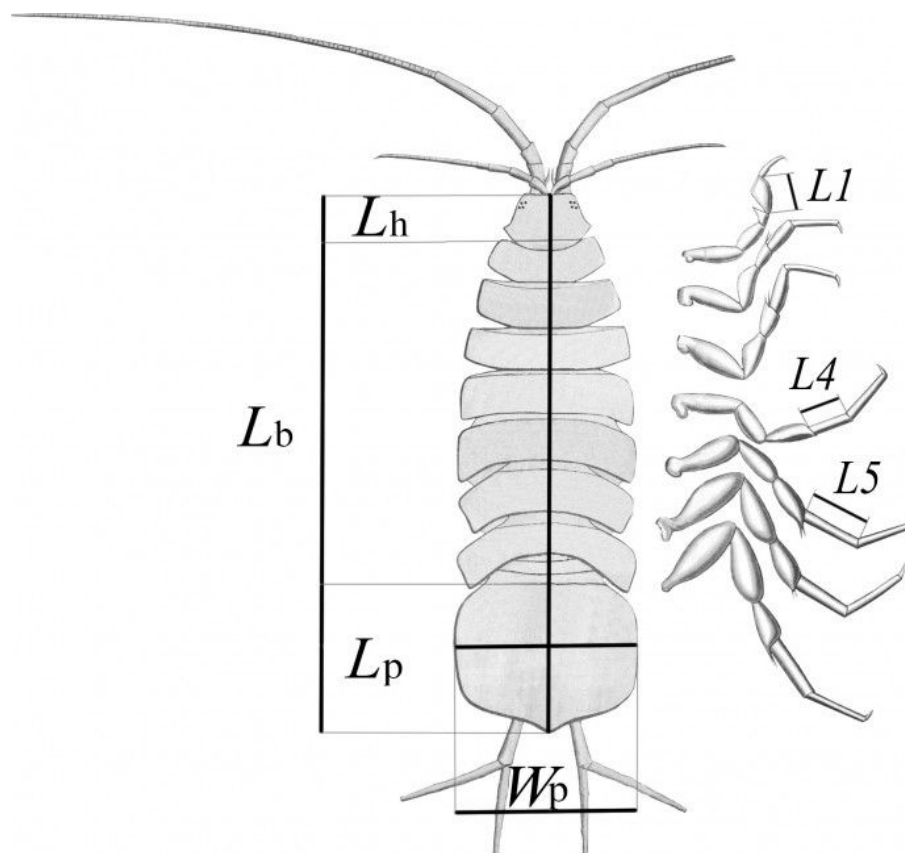


Рис. 2. Схема измерения размеров тела и конечностей у *A. aquaticus*, вид со спины

Fig. 2. Body and limb size measurement scheme of *A. aquaticus*, dorsal view

Наступление половозрелости у самок определялось следующим образом: наименьший размер тела самок с марсупиумом (яйценосной сумкой) составлял 5.5 мм. Самок такого размера и крупнее относили к половозрелым, более мелких особей – к пререпродуктивному возрасту. К половозрелым самцам относили особей с длиной тела от 6 мм и выше. Зрелость самцов определяли по плеоподам – видоизмененным брюшным конечностям, участвующим в размножении, и ложноклешням, используемым для удержания самок. При достижении половой зрелости структуры, участвующие в размножении, у ракообразных резко увеличиваются, что используется для дифференциации популяции по половозрелости (Pinheiro, Fransozo, 1998; Mariappan, Balasundaram, 2004). Плодовитость самок оценивали подсчетом количества яиц в марсупиуме. Показатель плодовитости *A. aquaticus* оценивался как число яиц, вынашиваемых самками в марсупиуме.

Коэффициент полового диморфизма рассчитан по формуле: $KПД = (Xm - Xf) / Xf$, где Xm и Xf – средние величины признаков для самцов и самок.

Статистическая обработка материала осуществлена в программах Excel 07, Statistica 9.0 и Past 3.

Дискриминантный анализ – комплекс методов многомерного статистического анализа, дающих возможность изучать межгрупповые различия по нескольким переменным одновременно. Переменные, применяемые для разделения объектов на группы, называются группирующей переменной, в нашем случае – это исследуемые факторы, такие как пол, биоценоз, месяц исследования. Переменные, которыми оперируют для поиска различий между группами, называют дискриминантными переменными (Боровиков, 2003; Бессокирная, 2003). Дискриминантными переменными в данном исследовании являются анализируемые нами фенотипические показатели, такие как длина

тела, головы, длина и ширина плеотельсона, длина проподита перерыва первой пары, длина карпоподита перерыва четвертой и пятой пар. Таким образом, результаты дискриминантного анализа демонстрируют различия в морфометрической структуре исследуемых популяций в зависимости от пола, сезона и биоценоза.

Квадрат расстояния Махаланобиса отражает корреляции между переменными в модели. Большее расстояние квадрата расстояния Махаланобиса свидетельствует о большем различии между центроидами групп зависимых переменных.

Значение Wilks' λ (лямбды Уилкса) принадлежит интервалу от 0 до 1; значения, стремящиеся к нулю, свидетельствуют о высокой когезивности признака в рамках анализируемого фактора, т. е. о большей дискриминации.

F-критерий Фишера – отношение межгрупповой дисперсии к объединенной внутригрупповой дисперсии. Если межгрупповая дисперсия оказывается существенно больше, тогда это должно означать различие между средними. Таким образом, F-критерий дает ответ на вопрос, имеются ли значимые различия между группами (с точки зрения всех переменных).

Статистически значимые различия между группами при $p < 0.05$ помечены одной звездочкой *, при $p < 0.01$ – двумя ** и при $p < 0.001$ – тремя ***.

Объединенные внутригрупповые корреляции переменных (структурные функции) отображают связь каждой переменной с дискриминантной функцией. При стремлении значений канонических корней к единице увеличивается корреляция с соответствующей дискриминантной функцией (Халафян, 2008).

Результаты

В ходе исследований установлено, что количественное развитие микропопуляций *A. aquaticus* и их сезонная динамика в макрофитных биоценозах на разных участках озера значительно отличаются. Так, средне-вегетационная плотность особей в биоценозе *Chara* (ст. 2) достигает 4.63 тыс. экз. и 34.82 гр. на м², что в 2 раза превышает таковые в биоценозе *Fontinalis* (ст. 1: 2.27 тыс. экз. и 19.10 гр. на м²). В ходе вегетационного сезона плотность ослика в карстовой воронке имеет сглаженную сезонную динамику (1.21–3.34 тыс. экз./м²) с тенденцией на постепенное снижение от весны к осени. На ст.

2 этот показатель демонстрирует значительный рост в летние месяцы с максимумом значений в июле (до 12.12 тыс. экз./м²).

Рассмотрим размерные характеристики зрелых самок и самцов, сравнив выборки из двух биоценозов. Как показано на рис. 3, в исследуемых выборках отмечается достоверное различие полов по фенотипу. Длина тела, длина проподита ложноклешни L1 и карпоподита L5 у самцов существенно выше, чем у самок. Размеры этих параметров у самцов, населяющих склон карстовой воронки (ст. 1), достоверно выше, чем у самцов из мелководной части озера (ст. 2). Половые различия в длине плеотельсона Lp и карпоподита L4 значимо выражены лишь на ст. 2.

По результатам анализа ANOVA (табл. 1) следует, что измеренные морфометрические параметры существенно различаются между полами, за исключением длины головы и карпоподита L4. Наибольшие различия между полами приходятся на такие признаки, как длина тела Lb и длина проподита L1. Условия обитания оказывают влияние на морфометрическую структуру, но в меньшей степени, чем половая принадлежность. Влияние биоценоза на морфометрию водяного ослика в наибольшей степени выражено по длине карпоподита L5 и проподита L1.

Дискриминантный анализ показывает статистически значимые различия между полами репродуктивной и пререпродуктивной групп (рис. 4; Wilks' $\lambda = 0.3$; $p < 0.00001$). По значениям p -level и квадрата расстояния Махаланобиса сравниваемые группы статистически значимо различаются (табл. 2). Значения F опровергают нулевую гипотезу о равенстве выборок. Следовательно, самки и самцы репродуктивной группы различаются между собой по морфометрическим показателям тела так же, как и особи пререпродуктивной группы.

Анализ дискриминантных функций по полу показывает, что проанализированные признаки варьируют в пределах групп примерно с равной Wilks' λ , которая между полами колеблется от 0.29 до 0.34 единиц, наибольшая лямбда Уилкса и, соответственно, варьирование размеров внутри выборок отмечено для длины тела – 0.34 ед. (табл. 3). Между самками сравниваемых выборок значимые отличия наблюдаются по длине тела и карпоподита L5, между самцами – по длине тела, карпоподита L5, проподита L1, ширине плеотельсона. По показателям F-статистики в наибольшей степени разли-

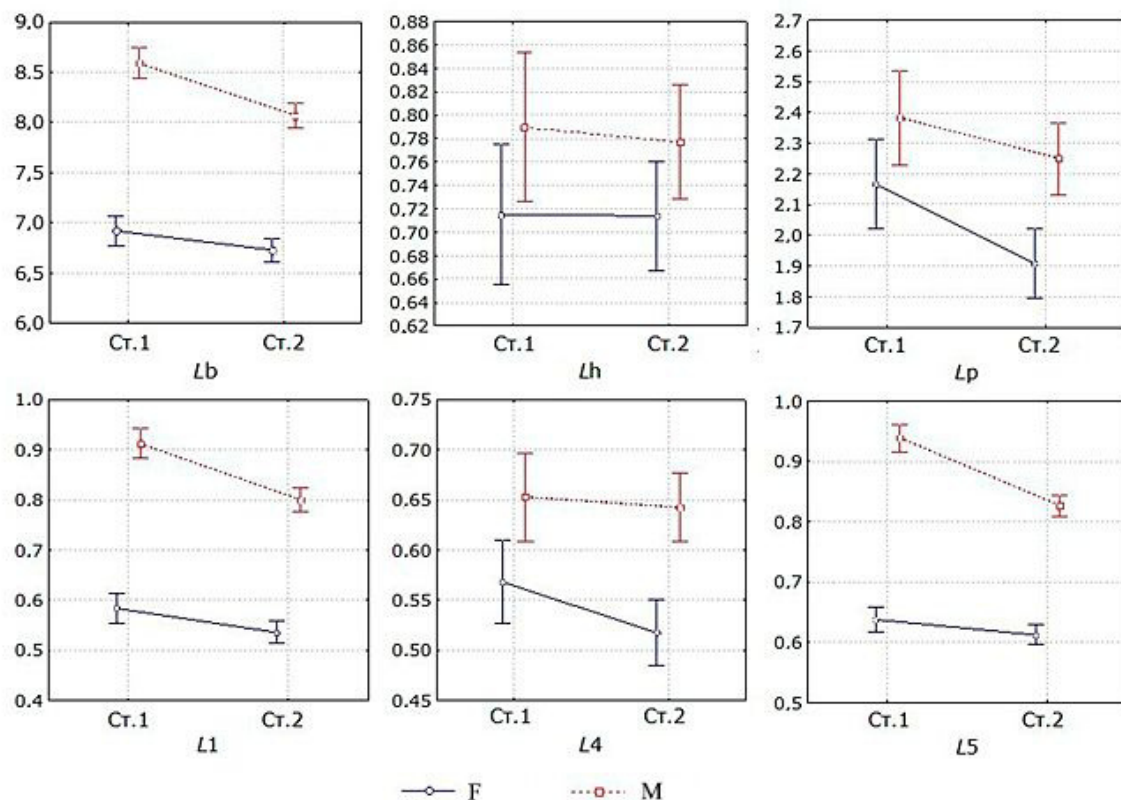


Рис. 3. Средние значения морфометрических параметров самцов (М) и самок (F) *A. aquaticus* на ст. 1 и ст. 2, оз. Большое Голубое

Fig. 3. Average values of morphometric parameters of males (M) and females (F) of *A. aquaticus* from stat. 1 and stat. 2, Lake Bol'shoje Goluboye

Таблица 1. Результаты анализа ANOVA по определению морфометрических различий

Параметр	Lb	Lh	L1	L4	L5	Lp	Wp
Пол	304***	0.58	165.2***	1.19	95.81***	31.65***	46.94***
Биоценоз	15.24***	0.05	21.64***	2.38	23.35***	8.2**	10.1**

Примечание. ** – $p < 0.001$; *** – $p < 0.0001$.

Таблица 2. Значения квадрата расстояния Махаланобиса и F фактора между группами

	Квадрат расстояния Махаланобиса			Значения F фактора		
	1	2	J1	1	2	J1
2	3.43**			119.06**		
J1	5.35***	13.99***		90.13***	229.00***	
J2	3.64***	10.99***	0.22**	61.53***	182.07***	2.43**

чается длина тела самок из сравниваемых сообществ.

По результатам объединенных внутригрупповых корреляций матрицы, содержащей в качестве группирующей переменной пол, выяснилось, что аспектирующими

признаками при дискриминации являются длина тела, карпоподита L5, ширина и длина плеотельсона (табл. 4). Между самками сравниваемых выборок наибольшая нагрузка падает на длину тела, между самцами – на проподит L1 и карпоподит L5.

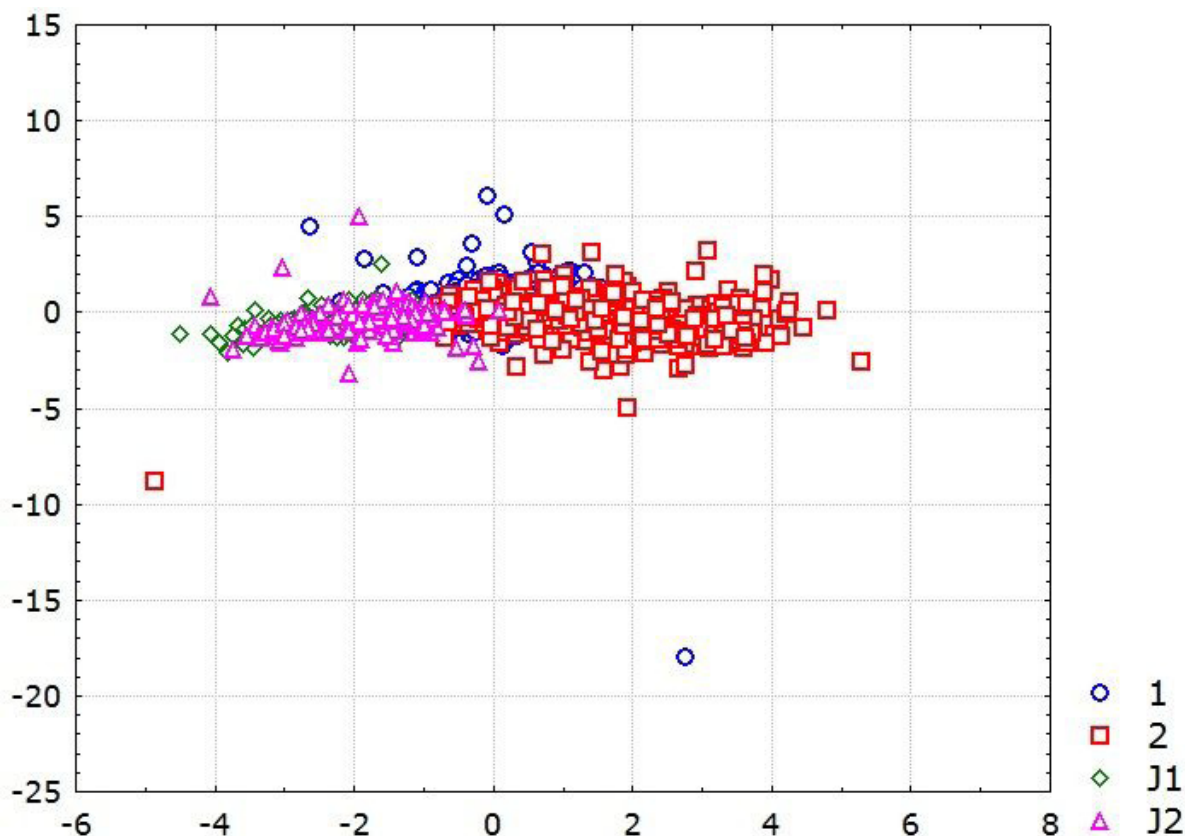


Рис. 4. Распределение между группами *A. aquaticus* в плоскости дискриминантных осей с группирующими переменными по половой принадлежности (λ Wilks' = 0.3; approx. $F(21.37) = 92.36$, $p < 0.00001$): 1 – самки, 2 – самцы, J1 – пререпродуктивные самки, J2 – пререпродуктивные самцы

Fig. 4. Distribution between groups of *A. aquaticus* in the plane of discriminant axes with grouping variables by sex [$(\lambda$ Wilks' = 0.3; approx. $F(21.37) = 92.36$, $p < 0.00001$); 1– females, 2 – males, J1 – prereproductive females, J2 – prereproductive males

Таблица 3. Сводка анализа дискриминантных функций

	Пол		Самки двух сообществ		Самцы двух сообществ	
	λ Wilks'	F-remove	λ Wilks'	F-remove	λ Wilks'	F-remove
Lb	0.34*	62.43*	0.45*	128.27*	0.39*	14.59*
Lh	0.29	0.93	0.29	0.71	0.36	0.21
L4	0.29	1.29	0.29	1.65	0.37	1.24
L5	0.32*	32.09*	0.30*	6.32*	0.37*	4.38*
Lp	0.29	0.43	0.29	1.23	0.36	1.18
Wp	0.30*	7.51*	0.29	2.40	0.37*	4.07*
L1	0.32*	28.27*	0.29	1.34	0.37*	5.88*

Примечание. * – $p < 0.01$.

Таблица 4. Объединенные внутригрупповые корреляции группирующих переменных внутри групп

	Пол	Самки двух сообществ	Самцы двух сообществ
	root 1	root 1	root 1
Lb	0.97	0.64	-0.53
Lh	0.16	0.01	-0.06
L4	0.30	0.60	-0.04
L5	0.88	0.62	-0.77
Lp	0.29	0.49	-0.47
Wp	0.73	0.57	-0.36
L1	0.67	0.56	-0.80

Показатель плодовитости *A. aquaticus*, выраженный числом яиц в марсупиуме самки, находится в пределах 2–57 яиц (в среднем 25.11 ± 1.62) на ст. 1. В мелководной части озера, на ст. 2, он находится в более узком диапазоне – от 2 до 47 яиц (в среднем $17.33 \pm$

0.75). По результатам корреляционного анализа (табл. 5) наблюдается умеренная связь плодовитости с размером тела ($R = 0.5$) и с местом расположения участка ($R = 0.28$). Зависимость количества яиц с размером тела выражена сильнее, чем с местом обитания.

Таблица 5. Результаты корреляционного анализа плодовитости с анализируемыми факторами

	Станция	Lb	Lh	L4	L5	Lp	Wp	L1
Число яиц	0.28*	0.50*	0.03	0.11	0.10	0.09	0.09	0.07

Примечание. * – $p < 0.05$.

Рассмотрим изменение коэффициентов полового диморфизма *A. aquaticus* в зависимости от биоценоза (рис. 5). Среди осликов из биоценозов листостебельных мхов и харовых водорослей по всем семи рассмотренным фенотипическим признакам самцы крупнее самок. В наибольшей степени половой диморфизм выражен по проподиту L1 и карпоподиту L5. В наименьшей степени – по длине головы (Lh). Между сравниваемыми выборками коэффициент ПД имеет различия по таким признакам, как длина плеотельсона, длина карпоподита L4 и L5.

Обсуждение

Особенности животных характеризуются не только абсолютными значениями отдельных признаков, но и характером зависимости между отдельными его частями (Шварц, 1969). По всем рассмотренным нами признакам самцы *A. aquaticus* крупнее самок. Размер тела самцов – основной фактор, определяющий успех спаривания водяных осликов при высокой плотности популяции (Bertin, Cezilly, 2005). Форма особей аллометрически связана с размером тела, однако мужские и женские пропорции отличаются даже тогда, когда размер их тела одинаков (Bertin et al., 2002), что связано с особенностями физиологии и поведения полов.

Особенностью процесса спаривания у не-

которых высших раков, в том числе и у водяных осликов, является наличие длительной стадии прекопулы, когда самец несколько дней удерживает самку, находясь на ее спине. В этом участвуют ложные клешни передней пары грудных ног и карпоподит L4 (Balesdent, 1964). Как показывают полученные результаты, размер ложноклешней вносит статистически значимый вклад в дискриминацию полов, имеет наибольший коэффициент ПД, не изменяющий своего значения для выборок *A. aquaticus* из разных биоценозов.

Bertin et al. (2002) показано, что у *A. aquaticus* карпоподит L4 имеет морфологические отличия, проявляющиеся в сильном искривлении этого членика у самцов. В нашем исследовании невысокое значение КПД по L4 объясняется линейными его измерениями, что не позволяет дать количественную оценку его диморфизма. Имеющееся расхождение КПД в сравниваемых выборках обусловлено разницей его размеров у самок. Таким образом, морфологическая дифференциация карпоподита L4 имеет различия у самцов и самок: у последних усиливается с увеличением размера тела, у самцов различия не выражены. Карпоподит L4 имеет изгиб, и этот признак, вероятно, является важным для успешного спаривания, поэтому является неизменным у самцов сравниваемых биоценозов.

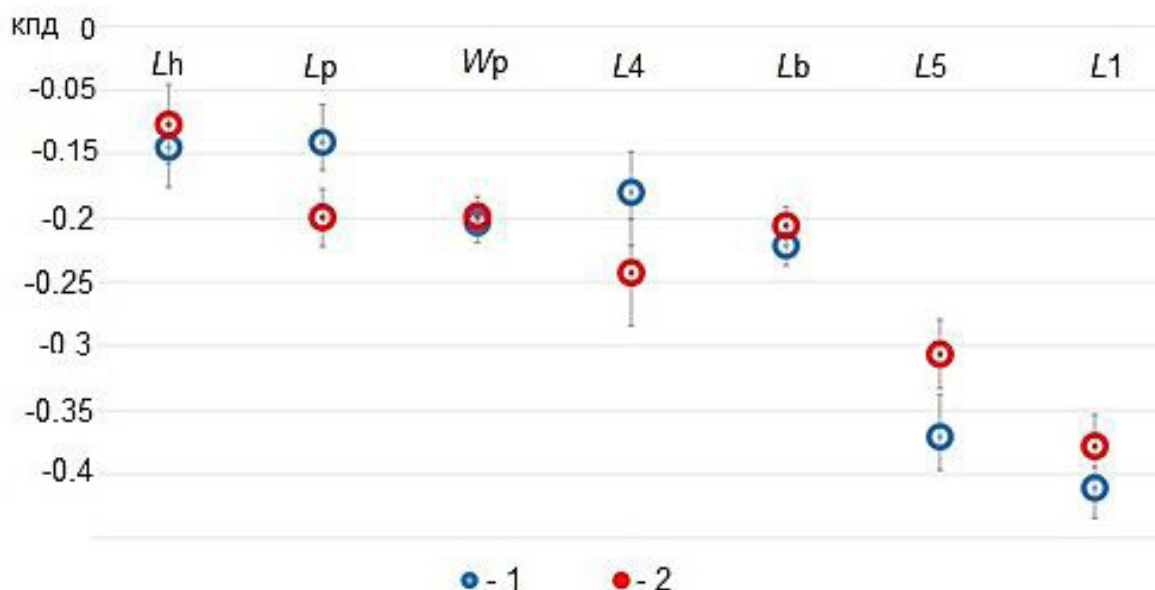


Рис. 5. Коэффициент полового диморфизма (КПД) *A. aquaticus* и его изменения в сравниваемых выборках: 1 – ст. 1, 2 – ст. 2

Fig. 5. The coefficient of sexual dimorphism (КПД) of *A. aquaticus* and its changes in the compared samples: 1 – stat. 1, 2 – stat. 2

Карпоподит *L5* статистически значимо крупнее у самцов из биоценоза *Fontinalis*. Длинные конечности пятой пары ног способствуют быстрому передвижению (Bertin et al., 2002). Самцы ведут активный поиск партнерши, и увеличение конечностей способствует повышению скорости бега, с одной стороны (Бирштейн, 1951; Панов, 1986), и снижают скорость погружения, увеличивая риск стать жертвой хищника, с другой стороны. В биоценозе *Chara* с более высокой плотностью осликов, среди которых доля самок преобладает, увеличение скорости бега для самцов не является основным условием для успешного поиска и спаривания; возможно, это одна из причин, почему у них развиваются сравнительно более короткие карпоподиты *L5*. У самок этот признак существенно не отличается.

Значения КПД по длине плеотельсона указывают на его незначительные отличия у полов, наиболее выраженные на ст. 2. Размер плеотельсона аллометрически связан с общим размером тела. В озерах с круглогодичным размножением водяные ослики для компенсации постоянного роста численности популяции снижают размеры тела, т. к. от них зависит то количество яиц, которое сможет выносить самка (Vitagliano et al., 1991). Сравнительно более высокий коэффициент ПД по

Lp на ст. 2 сопряжен со снижением размера тела и, соответственно, длины плеотельсона у самок. Наблюдаемая при этом зависимость в снижении числа яиц в marsupium самок, по-видимому, является проявлением механизма регуляции плодовитости у *A. aquaticus* в условиях возрастающей плотности микропопуляции.

Среди исследуемых морфометрических признаков длина головы демонстрирует наименьшие различия между полами. КПД по *Lh* также не показывает значимых различий на микропопуляционном уровне.

Заключение

На примере локальной популяции *A. aquaticus* из небольшого родникового озера изучены различия в морфометрических параметрах тела и конечностей самцов и самок. Дискриминантный анализ подтверждает существование значимых различий между полами у особей как репродуктивной, так и пререпродуктивной групп по всем исследованным признакам. Между самцами и самками в большей степени различаются такие признаки, как длина тела, длина проподита *L1*, карпоподита *L5* и ширина плеотельсона. Наибольшей дисперсии из перечисленных признаков подвержен размер тела. При сравнении на микропопуляционном уровне у самок наибольшая нагрузка падает на длину

тела, что, возможно, обусловлено проявлением механизма регуляции плодовитости в условиях возрастающей плотности. У самцов аспектирующими признаками в дискриминации являются длина проподита *L1* и карпоподита *L5*, что обуславливает успех в поиске и удержании партнера в период прекопулы.

Таким образом, пространственная неоднородность морфометрической структуры ракообразных, как предполагается, обусловлена различной плотностью микропопуляций на различных участках озера и связанными с ней регуляторными механизмами рождаемости и поведенческими реакциями.

Библиография

- Бессокирная Г. П. Дискриминантный анализ для отбора информативных переменных // Социология:4М. 2003. № 16. С. 25–35.
- Бирштейн Я. А. Пресноводные ослики (*Asellota*) . М.; Л.: АН СССР, 1951. 142 с.
- Боровиков В. П. STATISTICA. Искусство анализа данных на компьютере . СПб.: Питер, 2003. 687 с.
- Ермаков Е. Л., Русановская О. О. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *Epischura baicalensis* Sars по количественным морфологическим признакам // Сибирский экологический журнал. 2015. № 2. С. 238–247.
- Жемаева Н. П. *Asellus aquaticus* L. и *Gammarus pulex* (L.) как объекты интродукции в рыбоводные пруды : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 23 с.
- Желтенкова М. В. Размножение и рост водяного ослика (*Asellus aquaticus* L.) // Труды Всесоюзного гидробиологического общества. 1952. Т. 4. С. 132–150.
- Младенова А. Г. Зависимость роста водяного ослика от температуры // Гидробиологический журнал. 1991. Т. 27, № 2. С. 100–105.
- Панов В. Е. Рост и продукция *Asellus aquaticus* (L.) в прибрежных зарослях Невской губы Финского залива // Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных (Труды Зоологического института). Л.: АН СССР, 1986. Т. 152. С. 142–161.
- Токинова Р. П., Бердник С. В., Буторова Л. Е., Любарский Д. С., Андреева М. Г., Абрамова К. И., Любин П. А. Биоразнообразие голубых озер Приказанья // Российский журнал прикладной экологии. 2017. № 4. С. 16–20.
- Халафян А. А. Statistica 6. Статистический анализ данных . М.: ООО Бином-Пресс, 2008. 512 с.
- Хмелева Н. Н. Закономерности размножения ракообразных . Минск: Наука и техника, 1988. 204 с.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных: Экологические механизмы эволюционного процесса . Свердловск: РИСО УФ АН СССР, 1969. 199 с.
- Шпак А. Д. Размножение и продукция водяного ослика (*Asellus aquaticus* L.) в оз. Шогоярви // Гидробиологический журнал. 1976. Т. 12, № 1. С. 104–105.
- Andersson M. Sexual Selection. Princeton: Princeton University Press, 1994. 599 p.
- Arriaga-Osnaya B. J. Are body size and volatile blends honest signals in orchid bees? // Ecology and Evolution. 2017. Vol. 7. Issue 9. P. 3037–3045. DOI: 10.1002/ece3.29
- Avila G. A., Withers T. M., Holwell G. I. Courtship and mating behaviour in the parasitoid wasp *Cotesia urabae* (Hymenoptera: Braconidae): mate location and the influence of competition and body size on male mating success // Bull. of Entomol. Res. 2017. Vol. 107. P. 439–447. DOI: 10.1017/S0007485316001127
- Balesdent M. L. Recherches sur la sexualité et le déterminisme des caractères sexuels d'*Asellus aquaticus* Linné (Crustacé Isopode). Unpubl. DPhil Thes. Univ. de Nancy, 1964. 231 p.
- Bertin A., Cezilly F. Density-dependent influence of male characters on mate-locating efficiency and pairing success in the waterlouse *Asellus aquaticus*: An experimental study // The Zoological Soc. of London J. of zoology. 2005. Vol. 265. Issue 4. P. 333–338. DOI: 10.1017/S0952836905006400
- Bertin A., David B., Cezilly P. Quantification of sexual dimorphism in *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda) using outline approaches // J. of the Linnean Soc. 2002. Vol. 77. P. 523–533. DOI: 10.1046/j.1095-8312.2002.00125.x
- Chown S. L. Temporal biodiversity change in transformed landscapes: a southern African perspective // Philosoph. Trans. of the Royal Soc. Biol. Scien. 2010. Nov. P. 3729–3742. DOI: 10.1098/rstb.2010.0274
- Chown S. L., Gaston K. J. Body size variation in insects: a macroecological perspective // Biological Reviews. 2010. Vol. 85. Issue 1. P. 139–169. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2009.00097.x
- Hendry A. P., Farrugia T. J., Kinnison M. T. Human influences on rates of phenotypic change in wild animal populations // Molecular Ecology. 2008. Vol. 17. Issue 1. P. 20–29.
- Honěk A. Intraspecific Variation in Body Size and Fecundity in Insects. A General Relationship // Oikos. 1993. Vol. 66, No 3. P. 483–492. DOI: 10.2307/3544943
- Jormalainen M. S., Tuomi J. Male Choice and Male-male Competition in *Idotea baitica* (Crustacea, Isopoda) // Ethology. 1994. Vol. 96. Issue 1. P. 46–57.
- Kingsolver J. G., Huey R. B. Size, temperature and fitness: three rules // Evol. Ecology Res. 2008. Vol. 10.

P. 251–268.

- Konec M., Prevorcnic S., Sarbu M., Verovnik R., Trontelj P. Parallels between two geographically and ecologically disparate cave invasions by the same species *Asellus aquaticus* (Isopoda, Crustacea) // J. of Evol. Biology. 2015. Vol. 28. P. 864–875.
- Lindenfors P., Székely T., Reynolds J. D. Directional changes in sexual size dimorphism in shorebirds, gulls and alcids // J. of Evol. Biology. 2003. Vol. 16. Issue 5. P. 930–938. DOI: 10.1046/j.1420-9101.2003.00595.x
- Maltby L. Pollution as a probe of life-history adaptation in *Asellus aquaticus* (Isopoda) // Oikos. 1991. Vol. 61. № 1. P. 11–18.
- Mariappan P., Balasundaram Ch. Studies on the morphometry of *Macrobrachium nobilii* (Decapoda, Palaemonidae) // Brazilian Arch. of Biol. and Technol. 2004. Vol. 47 (3). P. 441–449.
- Murphy P. M., Learner M. A. The life history and production of *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda) in the River Ely, South Wales // Freshw. Biol. 1982. Vol. 12 (5). P. 435–444. DOI: 10.1111/j.1365-2427.1982.tb00638.x
- Pincheira-Donoso D., Hunt J. Fecundity selection theory: concept and evidence // Biological Reviews. 2015. Vol. 92. Issue 1. P. 341–356. DOI: 10.1111/brv.12232
- Pinheiro M. A., Fransozo A. Sexual maturity of the speckled swimming crab *Araneus cribrius* (Lamarck 1818) (Crustacea, Brachyura, Portunidae) in Ubatuba Litoral, Sao Paulo State, Brazil // Crustaceana. 1998. Vol. 71. P. 434–452.
- Prevorcnic S., Blejec A., Sket B. Racial differentiation in *Asellus aquaticus* (L.) (Crustacea: Isopoda: Asellidae) // Hydrobiologia. 2004. Vol. 160. № 2. P. 193–214.
- Raihani G., Székely T., Serrano-Meneses M. A., Pitra C., Goriup P. The influence of sexual selection and male agility on sexual size dimorphism in bustards (Otididae) // Animal behavior. 2006. Vol. 71. P. 833–838. DOI: 10.1016/j.anbehav.2005.06.013
- Sandercock B. K. Assortative mating and sexual size dimorphism in western and semipalmated sandpipers // Auk. 1998. Vol. 115. P. 786–791.
- Sandercock B. K. What is the relative importance of sexual selection and ecological processes in the evolution of sexual size dimorphism in monogamous shorebirds? // Wader Study Group Bull. 2001. Vol. 96. P. 64–70.
- Silva F. R. J., Battistola L. D., Lhano M. G., Sousa W. O., Marques M. I. Morphometry of *Cornops aquaticum* (Orthoptera: Acrididae: Leptysminae) in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil // Brazilian Journ. of Biology. 2014. Vol. 74. № 3. P. 730–738. DOI: 10.1590/bjb.2014.0068
- Stillwell R. C., Blanckenhorn W. U., Teder T., Davidowitz G., Fox Ch. W. Sex differences in phenotypic plasticity affect variation in sexual size dimorphism in insects // Annu Rev Entomol. 2010. Vol. 55. P. 227–245. DOI: 10.1146/annurev-ento-112408-085500
- Svensson E. I., Abbot J. K., Gosden T. P., Coreau A. Female polymorphism, sexual conflict and limits to speciation processes in animals // Evolutionary Ecology. 2009. Vol. 23. P. 93–108.
- Teder T., Tammaru T. Sexual size dimorphism within species increases with body size in insects // Oikos. 2005. Vol. 108 (2). P. 321–334.
- Vitagliano G., Fano E. A., Marchetti E., Colangelo M. A., Vitagliano E. Importance of longevity, growth, and diapause in the evolution of *Asellus aquaticus* // Bolletino di zoologia. 1991. Vol. 3. P. 125–131.

MORPHOMETRIC ANALYSIS OF SEXUAL DIMORPHISM OF *ASELLUS AQUATICUS* (CRUSTACEA) AT THE MICROPOPULATION LEVEL

VODUNON
Nailya Robertovna

PhD, Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of Tatarstan Academy of Sciences, vodounonnr@gmail.com

TOKINOVA
Rimma Petrovna

PhD, Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of Tatarstan Academy of Sciences, r.tokin@rambler.ru

Keywords:

sexual dimorphism
Asellus aquaticus
micropopulation
spring lake
morphometric
structure
statistical analysis

Summary: We carried out a comparative analysis of the morphometric structure and degree of sexual dimorphism in freshwater crustaceans *Asellus aquaticus* from a small spring lake in the nature reserve “Golubye ozera”. On the example of micropopulations with different average seasonal density from two biocenoses: the algae *Chara contraria* (4.63 thousand ind./ m²) and leaf moss *Fontinalis antipyretica* (2.27 thousand ind./ m²), we considered dimensional characteristics of the body and limbs of sexually mature and pre-reproductive individuals. Differences in morphometric parameters between the sexes were analyzed using discriminant analysis and ANOVA. It was revealed that females and males significantly differ from each other in the length of the body, false-pincer (propodite L1) and carpopodite L5, as well as pleotelson width. The body size is subject to the greatest variance of the listed features. When compared at the micropopulation level, in females, the greatest load falls on the body length. In males, the aspecting signs of discrimination are the length of false-pincer and carpopodite L5. Differences in the coefficient of sexual dimorphism are most pronounced in the length of the false-pincer and carpopodite L5. Among the studied phenotypic traits, the head length demonstrates the smallest differences between the sexes and between individuals of the compared micropopulations. It is assumed that the spatial heterogeneity of the morphometric structure of crustaceans is due to different density of micropopulations and the regulatory mechanisms of fertility and behavior associated with it. Changing the size of females is a possible manifestation of the fertility regulation mechanism; in males, density affects behavioral responses that contribute to success in finding and retaining a partner at the precopula stage.

Reviewer: D. A. Sidorov

Received on: 15 June 2020

Published on: 28 March 2021

References

- Andersson M. Sexual Selection. Princeton: Princeton University Press, 1994. 599 p.
- Arriaga-Osnaya B. J. Are body size and volatile blends honest signals in orchid bees?, Ecology and Evolution. 2017. Vol. 7. Issue 9. P. 3037–3045. DOI: 10.1002/ece3.29
- Avila G. A., Withers T. M., Holwell G. I. Courtship and mating behaviour in the parasitoid wasp *Cotesia urabae* (Hymenoptera: Braconidae): mate location and the influence of competition and body size on male mating success, Bull. of Entomol. Res. 2017. Vol. 107. R. 439–447. DOI: 10.1017/S0007485316001127
- Balesdent M. L. Recherches sur la sexualité et le déterminisme des caractères sexuels d'*Asellus aquaticus* Linné (Crustacé Isopode). Unpubl. DPhil Thes. Univ. de Nancy, 1964. 231 r.
- Bertin A., Cezilly F. Density-dependent influence of male characters on mate-locating efficiency and pairing success in the waterlouse *Asellus aquaticus*: An experimental study, The Zoological Soc. of London J. of zoology. 2005. Vol. 265. Issue 4. P. 333–338. DOI: 10.1017/S0952836905006400
- Bertin A., David B., Cezilly P. Quantification of sexual dimorphism in *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda) using outline approaches, J. of the Linnean Soc. 2002. Vol. 77. P. 523–533. DOI: 10.1046/j.1095-8312.2002.00125.x

- Bessokirnaya G. P. Discriminant Analysis for Selecting Informative Variables, *Sociologiya*:4M. 2003. No. 16. P. 25–35.
- Birshteyn Ya. A. Freshwater Donkey (*Asellota*). M.; L.: AN SSSR, 1951. 142 p.
- Borovikov V. P. CA. STATISTICA. The art of data analysis on a computer. SPb.: Piter, 2003. 687 p.
- Chown S. L. Temporal biodiversity change in transformed landscapes: a southern African perspective, *Philosoph. Trans. of the Royal Soc. Biol. Scien.* 2010. Nov. P. 3729–3742. DOI: 10.1098/rstb.2010.0274
- Chown S. L., Gaston K. J. Body size variation in insects: a macroecological perspective, *Biological Reviews*. 2010. Vol. 85. Issue 1. P. 139–169. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2009.00097.x
- Ermakov E. L. Rusanovskaya O. O. Seasonal dynamics of the phenotypic structure of a natural population of *Epischura baicalensis* Sars on quantitative morphological traits, *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2015. No. 2. P. 238–247.
- Halafyan A. A. Statistica 6. Statistical data analysis. M.: OOO Binom-Press, 2008. 512 p.
- Hendry A. P., Farrugia T. J., Kinnison M. T. Human influences on rates of phenotypic change in wild animal populations, *Molecular Ecology*. 2008. Vol. 17. Issue 1. P. 20–29.
- Hmeleva N. N. Patterns of reproduction of crustaceans. Minsk: Nauka i tehnika, 1988. 204 p.
- Honěk A. Intraspecific Variation in Body Size and Fecundity in Insects. A General Relationship, *Oikos*. 1993. Vol. 66, No 3. P. 483–492. DOI: 10.2307/3544943
- Jormalainen M. S., Tuomi J. Male Choice and Male-male Competition in *Idotea baitica* (Crustacea, Isopoda), *Ethology*. 1994. Vol. 96. Issue 1. P. 46–57.
- Kingsolver J. G., Huey R. B. Size, temperature and fitness: three rules, *Evol. Ecology Res.* 2008. Vol. 10. P. 251–268.
- Konec M., Prevorcnic S., Sarbu M., Verovnik R., Trontelj P. Parallels between two geographically and ecologically disparate cave invasions by the same species *Asellus aquaticus* (Isopoda, Crustacea), *J. of Evol. Biology*. 2015. Vol. 28. P. 864–875.
- Lindenfors P., Székely T., Reynolds J. D. Directional changes in sexual size dimorphism in shorebirds, gulls and alcids, *J. of Evol. Biology*. 2003. Vol. 16. Issue 5. P. 930–938. DOI: 10.1046/j.1420-9101.2003.00595.x
- Maltby L. Pollution as a probe of life-history adaptation in *Asellus aquaticus* (Isopoda), *Oikos*. 1991. Vol. 61. No. 1. P. 11–18.
- Mariappan P., Balasundaram Ch. Studies on the morphometry of *Macrobrachium nobilii* (Decapoda, Palaemonidae), *Brazilian Arch. of Biol. and Technol.* 2004. Vol. 47 (3). P. 441–449.
- Mladenova A. G. The dependence of the growth of the water donkey on temperature, *Gidrobiologicheskiy zhurnal*. 1991. T. 27, No. 2. C. 100–105.
- Murphy P. M., Learner M. A. The life history and production of *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda) in the River Ely, South Wales, *Freshw. Biol.* 1982. Vol. 12 (5). P. 435–444. DOI: 10.1111/j.1365-2427.1982.tb00638.x
- Panov V. E. Growth and production of *Asellus aquaticus* (L.) in the littoral vegetation of the Neva Bay of the Gulf of Finland, *Issledovaniya presnovodnyh i morskikh bespozvonochnyh zhivotnyh* (Trudy Zoologicheskogo instituta). L.: AN SSSR, 1986. T. 152. P. 142–161.
- Pincheira-Donoso D., Hunt J. Fecundity selection theory: concept and evidence, *Biological Reviews*. 2015. Vol. 92. Issue 1. P. 341–356. DOI: 10.1111/brv.12232
- Pinheiro M. A., Fransozo A. Sexual maturity of the speckled swimming crab *Araneus cribrus* (Lamarck 1818) (Crustacea, Brachyura, Portunidae) in Ubatuba Litoral, Sao Paulo State, Brazil, *Crustaceana*. 1998. Vol. 71. P. 434–452.
- Prevorcnic S., Blejec A., Sket B. Racial differentiation in *Asellus aquaticus* (L.) (Crustacea: Isopoda: Asellidae), *Hydrobiologia*. 2004. Vol. 160. No. 2. P. 193–214.
- Raihani G., Székely T., Serrano-Meneses M. A., Pitra C., Goriup P. The influence of sexual selection and male agility on sexual size dimorphism in bustards (Otididae), *Animal behavior*. 2006. Vol. 71. P. 833–838. DOI: 10.1016/j.anbehav.2005.06.013
- Sandercock B. K. What is the relative importance of sexual selection and ecological processes in the evolution of sexual size dimorphism in monogamous shorebirds?, *Wader Study Group Bull.* 2001. Vol. 96. P. 64–70.
- Sandercock B. K. Assortative mating and sexual size dimorphism in western and semipalmated sandpipers, *Auk*. 1998. Vol. 115. P. 786–791.
- Shpak A. D. Reproduction and production of the water donkey (*Asellus aquaticus* L.) in Lake Shogoyarvi, *Gidrobiologicheskiy zhurnal*. 1976. T. 12, No. 1. C. 104–105.
- Shvarc S. S. Evolutionary Animal Ecology: Ecological Mechanisms of the Evolutionary Process. Sverdlovsk: RISO UF AN SSSR, 1969. 199 p.
- Silva F. R. J., Battistola L. D., Lhano M. G., Sousa W. O., Marques M. I. Morphometry of *Cornops aquaticum* (Orthoptera: Acrididae: Leptysminae) in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil, *Brazilian Journ. of Biology*. 2014. Vol. 74. No. 3. P. 730–738. DOI: 10.1590/bjb.2014.0068
- Stillwell R. C., Blanckenhorn W. U., Teder T., Davidowitz G., Fox Ch. W. Sex differences in phenotypic plas-

- ticity affect variation in sexual size dimorphism in insects, Annu Rev Entomol. 2010. Vol. 55. P. 227–245. DOI: 10.1146/annurev-ento-112408-085500
- Svensson E. I., Abbot J. K., Gosden T. P., Coreau A. Female polymorphism, sexual conflict and limits to speciation processes in animals, Evolutionary Ecology. 2009. Vol. 23. P. 93–108.
- Teder T., Tammaru T. Sexual size dimorphism within species increases with body size in insects, Oikos. 2005. Vol. 108 (2). P. 321–334.
- Tokinova R. P. Berdnik S. V. Butorova L. E. Lyubarskiy D. S. Andreeva M. G. Abramova K. I. Lyubin P. A. Biodiversity of Golubye lakes near Kazan, Rossiyskiy zhurnal prikladnoy ekologii. 2017. No. 4. P. 16–20.
- Vitagliano G., Fano E. A., Marchetti E., Colangelo M. A., Vitagliano E. Importance of longevity, growth, and diapause in the evolution of *Asellus aquaticus*, Bolletino di zoologia. 1991. Vol. 3. P. 125–131.
- Zheltenkova M. V. Reproduction and growth of water donkeys (*Asellus aquaticus* L.), Trudy Vsesoyuznogo gidrobiologicheskogo obschestva. 1952. T. 4. P. 132–150.
- Zhemaeva N. P. *Asellus aquaticus* L. and *Gammarus pulex* (L.) as objects of introduction to fish ponds: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. M., 1988. 23 p.



УДК 574.3

К ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ ЛЕСНОЙ МЫШОВКИ (*SICISTA BETULINA* PALL.) НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ АРЕАЛА. СООБЩЕНИЕ I. ЧИСЛЕННОСТЬ, БИОТОПИЧЕСКОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ, СУТОЧНАЯ АКТИВНОСТЬ, ПИТАНИЕ

ИВАНТЕР
Эрнест Викторович

д. б. н., Петрозаводский государственный университет,
ivanter@petrsu.ru

Ключевые слова:

северная граница
распространения
численность
биотопическое
размещение
зимняя спячка
полифазная
активность
эврифагия в питании

Аннотация: Подводятся итоги многолетних стационарных и экспедиционных исследований (1958–2019 гг.) популяционной экологии лесной мышовки, связанные с ее обитанием на северной периферии ареала. В исследуемом регионе (Восточная Фенноскандия) этот вид распространен только в южной его половине и в большинстве пунктов немногочислен. В сборах мелких млекопитающих на ее долю приходится 5.9 % (шестое место по численности). Средний многолетний показатель учетов составил 0.02 экз. на 100 ловушко-суток (доля в отловах 0.07 %) и 0.72 на 10 канавко-суток (1.3 %). Обитает в разных биотопах, но тяготеет к лиственным насаждениям, придерживаясь разреженных участков с богатым травяным ярусом и достаточным количеством убежищ в виде старых пней, куч валежника, упавших стволов и т. д. Зимняя спячка – с конца сентября по начало мая. Активность полифазная с характерным для северных пределов ареала смещением на светлое время суток. В основе питания лесной мышовки насекомые (в среднем 94.3 % встреч), на втором месте паукообразные (65.2 %), на третьем – растительные корма (31.2 %).

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 07 марта 2021 года

Подписана к печати: 28 марта 2021 года

Введение

Представленное сообщение посвящено обобщенному анализу полученных в процессе стационарных и экспедиционных исследований многолетних данных о распространении и численности лесной мышовки на северной периферии ареала. Здесь, на таежном Северо-Западе России, этот вид служит единственным представителем надсемейства тушканчиковообразных, обитающим значительно севернее своих более теплолюбивых сородичей. В исследуемой области, куда, помимо Карелии, относится юго-восточная часть Финляндии и Карельский пере-

шеек Ленинградской области, проходит северная граница распространения мышовки, что во многом определяет проявляющиеся здесь особенности ее образа жизни. В этом регионе лесная мышовка распространена только в южной его части до широты г. Беломорска (64°30'), причем в большинстве пунктов наблюдений она немногочисленна. Средний многолетний показатель учетов в южной Карелии – 0.02 экз. на 100 ловушко-суток и 0.72 на 10 канавко-суток. Таким образом, на территории, расположенной у северо-западных границ распространения лесной мышовки, численность этого вида ниже и гораздо менее устойчива, чем в большин-

стве других частей ареала (Кулик и др., 1968; Шенброт и др., 1995).

Материалы

В основу работы положены исследования, сочетавшие учеты численности зверьков на полевых стационарах (Ладожский, Каскеснаволоцкий, «Кивач») с широкими экспедиционными обследованиями всей территории региона.

Методы

Количественные учеты заключались в расстановке параллельных (на расстоянии 25 м одна от другой) линий давилков (капканчиков Геро) по 25–50 шт. в каждой. Они равномерно распределялись по всем обследуемым биотопам (и модельным участкам) и действовали по 2–4 суток. Приманкой служили кусочки смоченной растительным маслом корочки ржаного хлеба. За показатель обилия принимали число зверьков, попавших за одни сутки работы 100 ловушек (на 100 ловушко-суток), и выраженную в процентах долю данного вида в общем улове ловушками (относительное обилие в населении мелких млекопитающих, или индекс доминирования). Учет и отлов канавками проводился с помощью 30-метровых траншей, имевших по три металлических конуса, сужающихся к горловине и врытых таким образом, чтобы верхний их край находился вровень с дном канавки. Показатель обилия – число зверьков, попавших в конусы за 10 суток работы одной канавки (на 10 канавко-суток) и относительное число зверьков данного вида, выраженное в долях (индекс доминирования, %). При этом общий объем проведенных учетов превышает 360 тыс. ловушко-суток и более 9 тыс. канавко-суток. В итоге с помощью ловушко-линий было добыто 110 мышовок, а канавками – 657.

Для изучения размножения лесных мышовок популяцию этого вида подразделяли на возрастные группы. С этой целью использовался разработанный нами на основе рекомендаций Г. А. Клевезаль (1988) метод возрастной диагностики мышовок (Ивантер, 1972, 1973), заключающийся в подсчетах годовых слоев (линий склеивания) на окрашенных гемотоксилином Эрлиха поперечных срезах нижней челюсти в периостальной зоне кости.

В качестве дополнительных возрастных

критериев применялось строение зубов, конфигурация черепа, размерные и весовые показатели, а также размеры тимуса и состояние мехового покрова.

Результаты

Распространение и численность

Лесная мышовка – западный палеарктический вид, более или менее обычный и широко распространенный на Европейском Севере и на Урале. На северо-востоке европейской части России по интразональным местообитаниям проникает до устья реки Печоры и заходит в южные тундры (Колоскова, 1984; Бобрецов, 2004). Распространение этого вида по Уральскому хребту ограничивается на севере Приполярным Уралом (Балахонов, Лобанова, 1986).

Как уже указывалось, в исследуемом регионе лесная мышовка распространена только в южной его половине, при этом в большинстве пунктов наблюдений немногочисленна. В среднем в наших сборах мелких млекопитающих на ее долю приходится 5.9 % (шестое место по численности), но эта величина зависит от способа отлова: при учетах канавками она значительно возрастает (5.2 %), а при учетах ловушками – падает (0.2 %). Средний многолетний показатель учетов в южной Карелии (данные 1948–2017 гг.) составляет 0.02 экз. на 100 ловушко-суток (доля в отловах 0.07 %) и 0.72 на 10 канавко-суток (1.3 %). Таким образом, в Карелии, расположенной у северо-западных границ распространения лесной мышовки, численность этого вида ниже, чем в большинстве других мест ареала (Кулик и др., 1968; Шенброт и др., 1995).

Различается численность мышовки и в пределах изучаемого региона. Так, в северных районах Карелии в отловах ловушками этот вид вообще отсутствует, в центральных показатель его численности составляет 0.01 экз. на 100 ловушко-суток (доля в отловах 0.07 %) и 0.2 на 10 канавко-суток (1.3 %), а в южных – 0.03 (0.9 %) и 0.75 (6.2 %) соответственно. Показатели обилия вида изменяются и в зависимости от ландшафтных условий района и года исследований.

Например, в учетах мелких млекопитающих в северо-восточном Приладожье доля лесной мышовки колебалась в сборах канавка-

ми от 0 в 1967, 1989 и 2004 гг. до 18.3, 21.4 и 34.3 % в 1980, 2000 и 2002 гг. соответственно. В отловах ловушко-линиями показатель относительной численности мышовок варьировал в том же регионе от 0 до 5.9 %. В Пудожском районе Карелии индекс обилия зверьков менялся при учетах канавками от 0 до 2.7 %, ловушками – от 0 до 0.9 %. В Лахденпохском районе в июне – сентябре 1951 г. С. А. Орлова поймала в ловушки 155 лесных мышовок, что от общего обилия отловленных грызунов составило 21.8 %. Таким образом, по направлению к югу и юго-востоку Карелии плотность популяции лесной мышовки заметно увеличивается.

Биотопическое размещение

В исследуемом регионе лесная мышовка обитает в разных биотопах (табл. 1), но тяготеет к листовым насаждениям, придерживаясь разреженных участков с богатым травяным ярусом и достаточным количеством убежищ в виде старых пней, куч валежника, упавших стволов и т. д. Не избегает она и хвойных, в особенности сосновых, лесов, но концентрируется здесь по опушкам, долинам ручьев и другим увлажненным участкам с богатым листовым подлеском и хорошим травостоем. Явное предпочтение, судя по коэффициенту верности биотопу, оказывает этот вид черничным, багульниково-черничным и зеленомошным соснякам, хотя оптимальными для лесных грызунов эти биотопы не назовешь, прежде всего вследствие однообразной и неустойчивой кормовой базы. Правда, это относится в основном к растительным кормовым ресурсам, менее важным для мышовок, предпочитающих животный корм, а он находится здесь в избытке. К тому же представители данного вида почти не сталкиваются в этих местообитаниях с пищевой конкуренцией со стороны других видов мелких млекопитающих, в той или иной мере избегающих биотопы данного типа. При этом мышовки отлавливаются в сосновых лесах не только в годы относительно высокой, но и низкой численности, что нехарактерно для других типов местообитаний.

Свежие вырубki мышовки заселяют неохотно, но со второго – третьего года по мере зарастания листовыми молодняками на лесосеках складываются более благоприятные, хотя и нестабильные защитные и кормовые условия, и эти биотопы становятся для зверьков более привлекательными. По данным наших учетов (Курхинен и др., 2006),

численность мышовок на зарастающих вырубках в несколько раз выше, чем в спелых сосняках (0.3 на 10 канавко-суток и 0.07 на 100 ловушко-суток против 0.06 и 0.03 соответственно). При этом индекс доминирования возрастает соответственно в 6 и 2 раза. Как и следовало ожидать, особенно сильное увеличение численности и доли участия в уловах зафиксировано во вторичных листовых и смешанных лесах.

Открытые биотопы (пашни, окраины сфагновых болот и т. п.) мышовки посещают преимущественно в период расселения молодняка. На полях они ловятся главным образом во время созревания урожая, но иногда живут здесь постоянно, выбирая участки около поросших кустарником и молодыми деревцами межей и каменных гряд. В июне – сентябре 1951 г. С. А. Орлова отловила на овсяных и гороховых полях 125 мышовок из 155 зверьков разных видов.

Согласно нашим данным по Карелии (см. табл. 1), к листовым и смешанным лесам, по крайней мере в условиях северной периферии ареала, мышовка достаточно индифферентна, и это несмотря на богатый травяной покров, разнообразие растительной и животной пищи, обилие валежника и старых пней, что для других видов мелких млекопитающих делает эти формации более привлекательными, чем коренные древостои (Ивантер, Макаров, 2001). Не привлекают мышовок и зеленомошные ельники, хотя именно этот биотоп занимает по численности других мелких млекопитающих одно из первых мест. Половина пойманных в ельниках лесных мышовок оказались сеголетками, тогда как в других типах местообитаний доля последних не превышала 30 %. И если для большинства других представителей *Micro mammalia* зеленомошные и травяно-зеленомошные ельники вполне могут рассматриваться в качестве «стаций переживания» (Ивантер, 1975; Ивантер, Макаров, 2001), то для лесной мышовки они служат скорее стацией расселения молодняка после периода массового размножения вида.

На лугах, пашнях и других сельскохозяйственных угодьях представители данного вида отлавливаются в основном во второй половине лета, во время расселения молодняка, но иногда живут здесь постоянно на участках возле межей и каменных гряд, поросших кустарником и молодыми деревцами.

Тяготение лесных мышовок к зарастающим вырубкам и гарям, лесным опушкам,

Таблица 1. Биотопическое размещение лесной мышовки в Карелии (сводные данные за 1959–2017 гг.)

Биотоп	Число ловуш- ко-суток /ка- навко-суток	Добыто зверьков	На 100 ловуш- ко- суток / на 10 канавко- суток	% от улова	Коэффициент верности био- топу
Учет ловушками					
Сосняки лишайниковые	9390	4	0.04	3.42	+0.33
Сосняки зеленомошные	52788	22	0.04	1.69	+0.44
Ельники зеленомошные и травяно-зеленомош- ные	104521	24	0.02	0.78	-0.64
Лиственные и смешанные леса	96064	27	0.03	0.81	-0.18
Лиственное мелколесье	34150	2	0.01	0.15	-0.73
Зарастающие вырубki	24494	7	0.03	0.53	+0.65
Луга и другие сельскохозяйственные угодья	30916	8	0.03	0.68	-0.02
Всего	352323	94			
Учет канавками					
Сосняки лишайниковые	110	3	0.27	2.90	-0.13
Сосняки зеленомошные	3990	311	0.78	7.77	+0.05
Ельники зеленомошные и травяно- зеленомошные	1104	41	0.37	2.70	-0.5
Лиственные и смешанные леса	478	12	0.25	1.78	-0.19
Лиственное мелколесье	1670	56	0.34	3.34	-0.05
Зарастающие вырубki	86	1	0.12	2.00	-0.36
Луга и другие сельско- хозяйственные угодья	402	12	0.30	2.50	-0.13
Всего	7840	436		–	

сенокосным лугам, кустарникам с полянами трав по берегам ручьев и рек, а также к разнообразным лиственным и смешанным лесным насаждениям, где они преимущественно придерживаются разреженных участков с богатым травяным ярусом на влажной, но не слишком сырой почве, с достаточным количеством убежищ в виде старых пней, куч валежника и пр., отмечается по всему ареалу (Заблоцкая, 1957; Попов, 1960; Даргольц, 1964; Кулик и др., 1968; Айрапетьянц, 1970; Ивантер, 1972, 1975; Фокин, 1978; Юдин и др., 1979; Куприянова, 1994; Шенброт и др., 1995; Kubik, 1952 и др.). Именно эти биотопы обеспечивают наилучшие для зверьков кормовые и защитные условия и характеризуются более высокой и устойчивой численностью популяций.

По данным учетов ловушко-линиями, численность мышовки на вырубках примерно в 1.5 раза выше, чем в спелых сосняках, а по учетам канавками – в 3 раза (см. табл. 1). При этом индекс доминирования возрастает соответственно в 2 и 6 раз. Как и следовало ожидать, особенно сильное увеличение численности и доли участия в уловах этого вида зафиксировано во вторичных лиственных и смешанных лесах.

Как показали исследования реакции лесной мышовки на последствия рубок, в частности на лесовосстановление и фрагментацию лесных насаждений, особенно охотно она заселяет увлажненные участки злаковых вырубок, а также хорошо прогреваемые лесосеки на грядах (сельгах) с многочисленными выходами скальных пород, но избегает заболоченных осоково-сфагновых вырубков. Из молодняков 16–20 лет она отдает предпочтение как неоднородным, смешанным насаждениям, так и однородному лиственному и хвойному мелколесью. Гетерогенность биоценоза, появление осветленных участков в результате рубок ухода и собранные в кучи порубочные остатки явно привлекают зверьков.

Активное заселение мышовками вырубок и вторичных лиственных и сосново-лиственных лесов характерно и для других регионов таежной России (Заблоцкая, 1957; Попов, 1960; Реймерс, 1966; Айрапетьянц, 1969). Таким образом, омоложение лесов в результате их интенсивной эксплуатации, как и формирование на вырубках лиственных и смешанных молодняков, способствует росту численности леной мышовки, показатель учета которой в трансформированных рубками лесонасаждениях выше, чем в спелых

хвойных лесах.

Суточная и сезонная активность, зимняя спячка

Согласно данным, полученным нами в Карелии, в хорошую погоду мышовки ловятся в любое время суток, но особенно часто в дневные часы. Так, из 34 зверьков, для которых было известно время поимки, 20 (т. е. 58.8 %) было добыто между 9 и 18 ч, 6 (17.6 %) – в утренние и вечерние сумерки и только 8 (23.6 %) – в ночные часы (с 24 до 4 ч). Сравнение этих данных с наблюдениями в других регионах (Снигиревская, 1954; Попов, 1960; Тупикова, 1960; Телегин, 1972; Фокин, 1978; Шенброт и др., 1995) подтверждает вывод Айрапетьянц (1969) о сдвиге активности лесных мышовок в северных частях ареала на светлое время суток как адаптации вида с несовершенной терморегуляцией к суровым северным условиям. Что же касается сезонного изменения ритма суточной активности, о котором пишут Попов (1960) и Айрапетьянц (1969), то на нашем материале он не прослеживается. Преимущественно дневная активность характерна для карельских мышовок не только в начале и конце лета, как в Татарии, Ленинградской области и Западной Сибири, но и в июле.

Иначе ведут себя мышовки в условиях неволи. Здесь, независимо от географической широты места наблюдений, они бывают активны в ночное время суток, с 18–20 и до 1–3 ч ночи. Так, Н. В. Тупикова (1960) пишет, что в конце лета содержащиеся в лаборатории зверьки покидали гнездо примерно с 17 ч (за 2–3 ч до захода солнца, когда в лесу уже нет яркого освещения) и возвращались в него ко второй половине ночи, когда начинала остывать земля. Дневной перерыв в активности составлял 13 ч. Аналогичные сведения приводят П. К. Смирнов (1954), В. А. Попов (1960), В. И. Телегин (1972), А. Э. Айрапетьянц (1969) и др. Наши наблюдения также свидетельствуют о преимущественно ночной активности мышовок, содержащихся в неволе. При этом, как и другие авторы, мы наблюдали тесную связь ритма активности зверьков с температурой. В холодную погоду, при падении температуры воздуха ниже 10 °С, мышовки резко снижают активность, прячутся в гнездо и впадают в своеобразное оцепенение, принимая «позу спячки»: зверек свертывается тугим клубком, уткнув мордочку в брюшко, подогнув лапки и «обвязавшись» хвостом. Потепление вызывает отогревание зверька (при этом он часто зе-

вает и попискивает), и он снова становится деятельным. Изучение ритма суточной активности лесной мышовки в иных экспериментальных условиях (Ердаков и др., 1981) также показало ее монофазный характер при периоде непрерывного покоя, равном 6–12 ч.

На активность лесной мышовки оказывают влияние осадки: при дожде мы ловили в 2–3 раза больше мышовок, чем за «сухие» сутки (Ивантер, 1975). Вместе с тем реакция на выпадение осадков зависит и от температуры. Например, на фоне высоких летних температур стимулирующее влияние осадков проявлялось более отчетливо (за «дождливые» сутки поймано в среднем 1.0 экз., за «сухие» же – всего 0.2). В годы с холодным летом оно было либо мало заметно, либо вообще отсутствовало, или же осадки оказывали даже отрицательное воздействие: среднесуточный отлов в период затяжных дождей составил 0.8 экз., а в ясную погоду – 0.7.

На зиму лесная мышовка залегает в спячку, которая длится несколько месяцев. Самый поздний случай ее поимки зафиксирован в Карелии 4 октября 1951 г., самый ранний – 7 мая 1999 г. Однако в массе эти зверьки попадают в ловушки со второй декады мая по конец сентября. Следовательно, в зимней спячке лесные мышовки проводят у нас 7–7.5 мес., т. е. столько же, сколько и в других регионах (Снигиревская, 1954; Попов, 1960; Юрлов и др., 1965; Кулик и др., 1968; Айрапетьянц, 1969; Фокин, 1978; Шенброт и др., 1995). Сроки пробуждения и начала спячки зависят от погодных условий. В годы с ранней и теплой весной мышовки пробуждаются раньше, а поздняя, теплая и сухая осень может задержать наступление спячки почти на месяц. Обычно начало спячки совпадает с понижением температуры воздуха до +6°...+10°. Зверьки к этому времени сильно жиреют, удваивая или даже утраивая свою массу. Как показали эксперименты в лаборатории (Айрапетьянц, 1969), в неволе успешнее перезимовывают мышовки, устраивавшиеся на зимовку на глубине 40–50 см. Именно поэтому в условиях севера свои зимние гнезда они предпочитают помещать не в дуплах и пустотах за корой старых пней, а под землей.

Пробуждение лесных мышовок от зимнего сна происходит обычно после окончательного схода снега: у нас это обычно бывает в конце апреля – начале мая. Однако конкретные сроки их пробуждения зависят, как уже упоминалось, от условий года. В Карелии и

других районах таежного Северо-Запада, по средним многолетним данным, лесные мышовки становятся обычными приблизительно с середины мая, а в средней полосе России – с конца апреля.

Питание

Как показывает анализ содержимого желудков добытых зверьков (табл. 2), основу питания лесной мышовки в Карелии составляют насекомые (в среднем 94.3 % встреч), на втором месте паукообразные (65.2 %), на третьем – растительные корма (31.2 %). Насекомые поедаются на различных стадиях развития, соотношение их изменяется по годам и сезонам, но в целом в питании преобладают личинки (79 % против 63 % имаго), представленные в основном листоедами. Куколки и яйца насекомых в бесснежный период потребляются редко. В пищевой рацион вида входят также моллюски и дождевые черви (1.4 и 3.5 % соответственно), но по количеству и частоте потребления эти корма значительно уступают основным и не относятся к массовым пищевым объектам лесной мышовки.

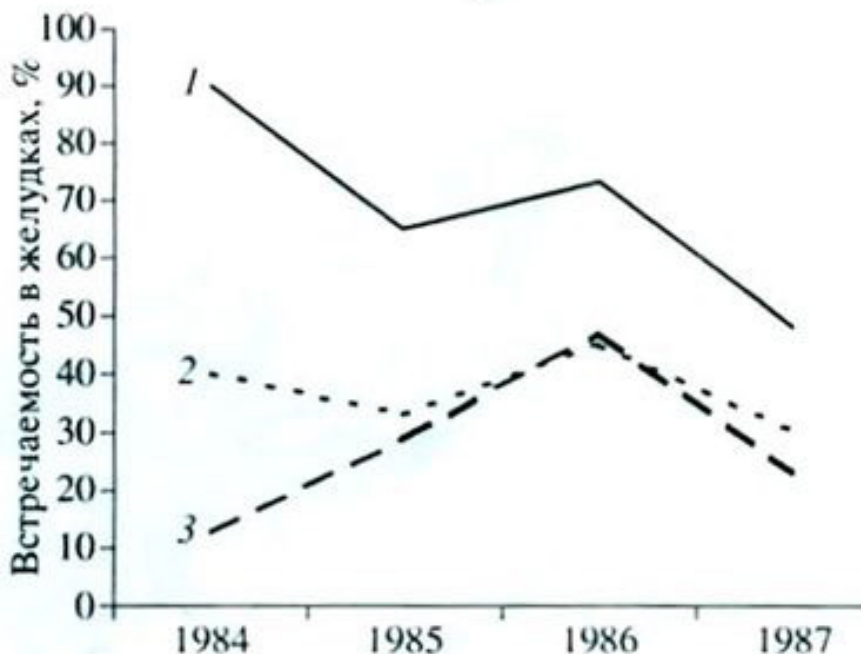
Что же касается насекомых, то чаще других потребляются гусеницы бабочек (обнаружены в 70 % исследованных желудков) и жесткокрылые (50 %), причем последние поедаются преимущественно на стадии имаго (49 % против 5 % личинок), а также равнокрылые (11 %), двукрылые (7 %) и перепончатокрылые (9 %), в основном личинки пилильщиков. При этом, в отличие от землероек, поедающих в основном напочвенных насекомых (Ивантер, Макаров, 2001), в рационе мышовок преобладают жуки, живущие на растительности (долгоносики, щелкуны и листоеды), а также обитатели цветов – трипсы (из всех насекомоядных зверьков их поедают только мышовки). Из паукообразных наибольшее кормовое значение для мышовок имеют сенокосцы (41 %), мелкие виды пауков (35 %) и лесные клещики (7 %).

Растительные корма, представленные зелеными частями растений (36 %), семенами (43 %) и ягодами (9 %), хотя и несколько уступают по частоте потребления животному корму (43 % против 100 %), но количественно заметно превосходят его, нередко составляя более половины всего содержимого желудков.

При общем сходстве питания лесных мышовок из разных районов, местообитаний и по годам некоторый отпечаток на их рацион накладывает кормовой спектр биоцено-

за и урожай кормов. Например, в питании лесных мышовок, отловленных в Карелии в 1951 г. преимущественно на овсяных и гороховых полях и клеверище, преобладали семена и зеленая масса, а в годы урожая ягод

черники (1957, 1958, 1961) – именно этот корм. Наличие характерных годовых различий в питании лесной мышовки в Карелии иллюстрирует и рисунок.



Встречаемость личинок чешуекрылых (1), пауков (2) и сенокосцев (3) в желудках лесных мышовок по годам

Frequency of lepidoptera larvae (1), spiders (2) and harvestmen (3) in the stomachs of birch mice by years

Как показали наблюдения за подопытными зверьками (Ивантер, 1975), в неволе мышовки особенно охотно поедали листья мокреца, семена подсолнуха, клевера, салата, ячменя, овса, ели, сосны, ягоды черники, земляники, малины, гусениц, куколок муравьев и мух. К этому списку предпочитаемых кормов, по наблюдениям за содержащимися в клетках лесными мышовками, отловленными в Ленинградской области (Айрапетьянц, 1970), можно добавить мякоть плодов дикой яблони, семена ржи и пшеницы. Хорошо поедали они плоды шиповника, ягоды костяники, семена лугового и горного клевера, семена и стебли лесного вейника, цветы одуванчика и подземные части купальницы. 23 вида из предлагаемых им растений лесные мышовки использовали слабо: листья, почки и побеги ивы, березы, серой ольхи, семена и хвою сосны и ели, плоды, листья и стебли борщевика, одуванчика, латука, стебли и семена ежи сборной, овсяницы луговой, тимopheевки и др. Перед спячкой зверьки выбирают наиболее калорийные части растений. Из беспозвоночных они охотно поедали прямокрылых, ос, шме-

лей, куколок лесных муравьев и пауков, отдавая им предпочтение перед ночными бабочками и различными жуками. При этом живой корм мышовки явно предпочитают и при возможности выбора пищи начинают именно с него. Суточный рацион зверьков состоял из 1.5–2 г семенного корма (подсолнуха, зерен злаков), 0.5 г ягод или плодов, 3–4 г воды или молока и живого корма: 7–8 мучных червей, 40–50 муравьиных яиц, 1–2 кузнечиков и т. д. Наблюдения Айрапетьянц (1970) и Фокина (1978) выявили и значительную потребность мышовок в воде. В природе они, возможно, могут довольствоваться и росой, в неволе же охотно и регулярно пьют воду или молоко, а лишенные жидкости и при отсутствии сочного корма погибают через сутки.

По данным сибирского зоолога В. И. Телегина (1972), в мае на долю животной пищи приходится 67 % поедаемого мышовкой пищевого рациона, в июне – июле потребление животного корма снижается, а растительного, наоборот, увеличивается, и в августе на его долю приходится уже 86 %. Отмеченная В. И. Телегиным сезонная изменчивость в

питании лесных мышовок в основном обусловлена доступностью того или иного вида корма. В конце лета и осенью созревают семена многих растений, которые не толь-

ко легко доступны, но и весьма калорийны, обеспечивая мышовке быстрое накопление жировых запасов для зимовки.

Таблица 2. Состав пищи лесных мышовок (встречаемость, % от числа исследованных желудков)

Вид корма	1951 г.	1959– 1968 гг.	1969– 1971 гг.	1984– 1987 гг.
Насекомые	78.9	50.0	75.0	94.3
имаго				63.1
личинки				79.4
яйца	–	2.5	6.2	0.7
Отряд не определен	63.1	7.5	25.0	
Жесткокрылые	–	25.0	50.0	49.6
имаго				48.9
личинки				5.0
Двукрылые				7.1
имаго				6.4
личинки				1.4
Перепончатокрылые				8.5
имаго				2.8
личинки				5.7
Равнокрылые				11.3
Чешуекрылые (личинки)		2.5		68.8
Прямокрылые				5.7
Клопы				2.1
Трипсы				
Тараканы	–	2.5	6.2	
Паукообразные				65.2
пауки				34.8
клещи				7.1
сенокосцы				41.1
Дождевые черви	10.5	7.5	12.5	–
Моллюски	–	2.5	6.2	0.7
Растительные остатки	73.7	75.5	37.5	31.2
Зеленая масса	21.0	47.5	25.0	
Семена	68.4	40.0	18.7	
Ягоды	–	15.0	6.2	
Число исследованных желудков	19	40	16	142

Заключение

Отмеченные выше экологические особенности, свойственные лесной мышовке в специфических условиях северо-западной периферии ареала, отличаются значительной лабильностью и гармоничной согласованностью как с плотностью и состоянием популяции, так и с внешними факторами среды. Разнообразие экологических приспособлений, их трансформация и смена во

времени и пространстве, адаптивный динамизм и ориентированность на конкретную экологическую ситуацию, складывающуюся из взаимодействия экзогенных и эндогенных факторов, обуславливают относительную стабильность и оптимальное состояние популяций рассматриваемого вида в экстремальных для него приграничных условиях. Вместо узких специальных приспособлений индивидуального ранга в периферических

его населениях успешно реализуются широкие структурно-популяционные адаптивные комплексы, отличающиеся динамичностью и высокой скоростью компенсаторной перестройки. Все это вплотную приближает нас к разработке общей концепции периферических популяций мегаареальных политипических видов животных. Проведенный нами анализ закономерных географических отличий, характеризующих популяционную специфику репродукции зверьков этого вида, обитающих на северных пределах области распространения, подтвердил выдвинутое нами ранее положение, согласно которому в экологическом центре (оптимуме) видового ареала население вида благодаря функционированию внутривидовых компенсаторных механизмов отличается не только относительно высоким уровнем чис-

ленности, но и большей устойчивостью, тогда как у северных границ распространения эти стабилизирующие механизмы практически отсутствуют, и организация населения изменяется в широком диапазоне и с большей амплитудой. Соответственно более выражены и гораздо рельефнее проявляются близ северных границ ареала и специфические структурно-популяционные адаптации, направленные на максимально эффективное воспроизводство видового населения, способное обеспечить виду и его популяциям необходимое преодоление экстремальных условий экологического пессимума и в конечном счете содействовать как более широкой их экспансии за границы ареала, так и успешному закреплению в новых областях.

Библиография

- Айрапетьянц А. Э. К биологии лесной мышовки в Ленинградской области // Вопросы экологии и биоценологии. 1969. Вып. 9. С. 115–124.
- Айрапетьянц А. Э. Насекомоядные и грызуны Ленинградской области // Звери Ленинградской области. Л.: Изд-во ЛГУ, 1970. С. 47–165.
- Балахонов В. С., Лобанова Н. А. Лесная мышовка в антропогенных биотопах Полярного Урала // Горные экосистемы Урала и проблемы рационального природопользования. Информ. материалы ИЭРИЖ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1986.
- Бобрецов А. В. Насекомоядные. Мышевидные грызуны // Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар: Коми книжн. изд-во, 2004. С. 38–109, 206–301.
- Даргольц В. Г. Особенности динамики численности лесной мышовки в подзоне южной тайги // Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных. М.: Наука, 1964. С. 76–84.
- Ердаков А. Н. Организация ритмов активности грызунов. Новосибирск: Наука, 1984. 181 с.
- Заблоцкая Л. В. Материалы по экологии основных видов мышевидных грызунов Приокско-Террасного заповедника и смежных территорий // Труды Приокско-Террасного заповедника. 1957. Вып. 1. С. 170–240.
- Ивантер Э. В. К экологии лесной мышовки (*Sicista betulina* Pall.) // Aquiloo. Ser. Zool. 1972. Vol. 13. P. 103–108.
- Ивантер Э. В. Методика определения возраста лесной мышовки *Sicista betulina* (Rodentia, Dipodoidea) // Зоологический журнал. 1973. Т. 52. Вып. 2. С. 255–257.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
- Ивантер Э. В., Макаров А. М. Территориальная экология землероек-бурозубок (Insectivora, Sorex). Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2001. 272 с.
- Клевезаль Г. А. Определение возраста млекопитающих. М.: Наука, 1967. 142 с.
- Клевезаль Г. А. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука, 1988. 285 с.
- Колоскова Н. И. О северной границе ареала лесной мышовки *Sicista betulina* (Rodentia, Dipodidae) в Европейской части СССР // Зоологический журнал. 1984. Т. 63. Вып. 5. С. 784–788.
- Кулик Н. Л., Тупикова Н. В., Никитина Н. А., Карасева Е. В., Суворова Л. Г. Материалы по экологии лесной мышовки (*Sicista betulina* Pallas) // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. 1968. Т. 10. С. 146–159.
- Куприянова И. Ф. Мышевидные грызуны // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. СПб.: Наука, 1994. Т. 2. Ч. 1. С. 68–99.
- Курхин Ю. П., Данилов П. И., Ивантер Э. В. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука, 2006. 208 с.
- Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань, 1960. 466 с.
- Реймерс Н. Ф. Птицы и млекопитающие Южной тайги Средней Сибири. М.; Л.: Наука, 1966. 419 с.
- Смирнов П. К. Наблюдения по экологии грызунов Ленинградской области // Ученые записки ЛГУ.

1954. Вып. 181 (Биол. 38). С. 45–129.

Снигиревская Е. М. Экология и хозяйственное значение мышевидных грызунов в широколиственных лесах Жигулевской возвышенности : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1954. 24 с.

Телегин В. И. Териофауна лесопарка Новосибирского научного центра // Вопросы лесопаркового хозяйства и озеленения Новосибирского научного центра. Новосибирск, 1972. С. 24–41.

Тупикова Н. В. Суточный ритм активности лесной мышовки // Зоологический журнал. 1960. Т. 39. Вып. 6. С. 561–572.

Фокин И. М. Тушканчики. Жизнь наших птиц и зверей . Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1978. Вып. 2. 184 с.

Шенброт Г. И., Соколов В. Е., Гептнер В. Г., Ковальская Ю. М. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Тушканчикиобразные . М.: Наука, 1995. 576 с.

Юдин Б. С., Галкина Л. И., Потапкина А. Ф. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны . Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 293 с.

Юрлов К. Т., Юдин Б. С., Потапкина А. Ф. и др. К характеристике фауны мелких млекопитающих северной степи Барабинской низменности // Животный мир Барбы. Новосибирск: Наука, 1965. С. 184–207.

Kubik I. Badania nad morfologia i biologią smuzki (*Sicista betulina* Pall.) z Białowiejskiego Parku Narodowego // Ann. Univ. M. Curie-Skłod., Lublin. 1952. Vol. 11. № 1. S. 47–61.

TO THE POPULATION ECOLOGY OF THE BIRCH MOUSE (*SICISTA BETULINA* PALL.) AT THE NORTHERN LIMIT OF THE RANGE. REPORT I. ABUNDANCE, BIOTOPIC DISPOSAL, DAILY ACTIVITY, NUTRITION

IVANTER

Ernest Victirovich

DSc, Petrozavodsk state university, ivanter@petrsu.ru

Keywords:

northern border of
distribution
abundance
biotopic distribution
hibernation
polyphasic activity
euryphagia in nutrition

Summary: The results of long-term stationary and field research (1958–2019) of the population ecology of the birch mouse related to its habitat on the northern periphery of the range are summarized. In the study region (Eastern Fennoscandia), this species is distributed only in its southern half, and is not numerous in most places. In the collections of small mammals, it accounts for 5.9 % (the sixth largest number). The average long-term accounting index was 0.02 ind. per 100 trap-days (the share in catches 0.07 %) and 0.72 per 10 ditch-days (1.3 %). It lives in different biotopes, but tends to deciduous stands, adhering to sparse areas with a rich grass layer and a sufficient number of shelters in the form of old stumps, piles of dead wood, fallen trunks, etc. Winter hibernation lasts from late September to early May. The activity is polyphasic, with a shift to daylight, typical for the northern limits of the range. The basis of the food of the birch mouse is forest insects (on average 94.3 % of the cases), arachnids (65.2 %) are in second place, and plant food (31.2 %) is in third place.

Received on: 07 March 2021

Published on: 28 March 2021

References

- Ayrapet'yanc A. E. Insectivores and rodents of the Leningrad region, Zveri Leningradskoy oblasti. L.: Izd-vo LGU, 1970. P. 47–165.
- Ayrapet'yanc A. E. On the biology of the birch mouse in the Leningrad region, Voprosy ekologii i biocenologii. 1969. Vyp. 9. P. 115–124.
- Balahonov V. S. Lobanova N. A. Birch mouse in anthropogenic biotopes of the Polar Urals, Gornye ekosistemy Urala i problemy racional'nogo prirodopol'zovaniya. Inform. materialy IERiZh UNC AN SSSR. Sverdlovsk, 1986.
- Bobrecov A. V. Insectivores. Mouse-like rodents, Mlekopitayushchie Pechoro-Ilychskogo zapovednika. Syktyvkar: Komi knizhn. izd-vo, 2004. P. 38–109, 206–301.
- Dargol'c V. G. Features of the dynamics of the birch mouse population in the subzone of the southern taiga, Sovremennye problemy izucheniya dinamiki chislennosti populyaciy zhivotnykh. M.: Nauka, 1964. P. 76–84.
- Erdakov A. N. Organization of the rhythms of rodent activity. Novosibirsk: Nauka, 1984. 181 p.
- Fokin I. M. Jerboas. The Life of our birds and animals. L.: Izd-vo Leningr. un-ta, 1978. Vyp. 2. 184 p.
- Ivanter E. V. Makarov A. M. Territorial ecology of shrews (Insectivora, Sorex). Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2001. 272 p.
- Ivanter E. V. Method for determining the age of the birch mouse *Sicista betulina* (Rodentia, Dipodoidea), Zoologicheskij zhurnal. 1973. T. 52. Vyp. 2. P. 255–257.
- Ivanter E. V. Populyacionnaya ekologiya melkih mlekopitayushchih taezhnogo Severo-Zapada SSSR. L.: Nauka, 1975. 246 p.
- Ivanter E. V. To the ecology of the birch mouse (*Sicista betulina* Pall.), Aquiloo. Ser. Zool. 1972. Vol. 13. P. 103–108.
- Klevezal' G. A. Determining the age of mammals. M.: Nauka, 1967. 142 p.
- Klevezal' G. A. Recording structures of mammals in zoological research. M.: Nauka, 1988. 285 p.
- Koloskova N. I. On the northern border of the range of the birch mouse *Sicista betulina* (Rodentia, Dipodidae) in the European part of the USSR, Zoologicheskij zhurnal. 1984. T. 63. Vyp. 5. P. 784–788.
- Kubik I. Badania nad morfologia i biolgia smuzki (*Sicista betulina* Pall.) z Bialoweiskirgo Parku Narodowego, Ann. Univ. M. Cure-Skilod., Lublin. 1952. Vol. 11. No. 1. S. 47–61.
- Kulik N. L. Tupikova N. V. Nikitina N. A. Karaseva E. V. Suvorova L. G. Materials on the ecology of the birch mouse (*Sicista betulina* Pallas), Cbornik trudov Zoologicheskogo muzeya MGU. 1968. T. 10. P.

146–159.

- Kupriyanova I. F. Mouse-like rodents, Fauna evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii. Mlekopitayuschie. SPb.: Nauka, 1994. T. 2. Ch. 1. P. 68–99.
- Kurhinen Yu. P. Danilov P. I. Ivanter E. V. Mammals of Eastern Fennoscandia in the conditions of anthropogenic transformation of taiga ecosystems. M.: Nauka, 2006. 208 p.
- Popov V. A. Mammals of the Volga-Kama Region. Kazan', 1960. 466 p.
- Reymers N. F. Birds and mammals of the southern taiga of Central Siberia. M.; L.: Nauka, 1966. 419 p.
- Shenbrot G. I. Sokolov V. E. Geptner V. G. Koval'skaya Yu. M. Mammals of Russia and adjacent regions. Jerboa-like animals. M.: Nauka, 1995. 576 p.
- Smirnov P. K. Observations on the ecology of rodents of the Leningrad region, Uchenye zapiski LGU. 1954. Vyp. 181 (Biol. 38). P. 45–129.
- Snigirevskaya E. M. Ecology and economic significance of mouse-like rodents in broad-leaved forests of the Zhiguli upland: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. L., 1954. 24 p.
- Telegin V. I. Teriofauna lesoparka Novosibirskogo nauchnogo centra, Voprosy lesoparkovogo hozyaystva i ozeleneniya Novosibirskogo nauchnogo centra. Novosibirsk, 1972. P. 24–41.
- Tupikova N. V. Daily rhythm of the birch mice activity, Zoologicheskii zhurnal. 1960. T. 39. Vyp. 6. P. 561–572.
- Yudin B. S. Galkina L. I. Potapkina A. F. Mammals of the Altai-Sayan mountainous region. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 1979. 293 p.
- Yurlov K. T. Yudin B. S. Potapkina A. F. To the characterization of the fauna of small mammals of the northern steppe of the Baraba lowland, Zhivotnyy mir Barby. Novosibirsk: Nauka, 1965. P. 184–207.
- Zablockaya L. V. Materials on the ecology of the main species of mouse-like rodents of the Prioksko-Terrasny reserve and adjacent territories, Trudy Prioksko-Terrasnogo zapovednika. 1957. Vyp. 1. P. 170–240.



УДК 591.52:598.288.5

СТРАТЕГИЯ МИГРАЦИИ МОЛОДЫХ ЗАРЯНОК *ERITHACUS RUBECULA* НА ВОСТОКЕ РУССКОЙ РАВНИНЫ

НАКУЛ
Глеб Леонидович

кандидат биологических наук, Институт биологии Коми науч-
ного центра Уральского отделения Российской академии наук,
nakul@ib.komisc.ru

Ключевые слова:
зарянка
стратегия миграции
средняя тайга
Русская равнина

Аннотация: В 2015–2019 гг. в долине реки Сысола проведен отлов паутинными сетями для определения параметров миграционной остановки молодых зарянок в условиях таежной зоны на востоке Русской равнины. Всего в анализ было включено 188 птиц. Установлено, что мигрирующих молодых зарянок условно можно разделить на две группы. Первая группа – транзитные особи, которые, не задерживаясь, покидают остановку в день прибытия. Ко второй группе отнесены особи, которые совершают остановки на длительный срок, в среднем на 3.04 ± 0.57 дня. Для птиц обеих групп выявлено изменение массы тела и скорость жиронакопления в течение суток и на протяжении всей миграционной остановки. Птицы из первой группы имеют незначительные жировые резервы, которые позволяют им совершать миграционные броски длительностью в среднем 5.30 ± 0.20 часа. Зарянки из второй группы за период остановки лишь незначительно увеличивают свои жировые резервы со скоростью 0.31 г в сутки и к моменту отлета способны совершать беспосадочные перелеты длительностью в среднем 5.8 ± 0.74 часа. Особи, принимающие решение об остановке, оказываются в оптимальных условиях, в которых сохраняют свои энергетические резервы и при более длительных остановках могут их увеличить и совершить более длинные миграционные броски. В результате в период осеннего пролета на протяжении значительной части европейского ареала распространения исследованного вида отмечена единая стратегия поведения зарянок на миграционных остановках.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 07 марта 2021 года

Подписана к печати: 28 марта 2021 года

Введение

Зарянка является многочисленным и популярным видом в Европе для исследования миграции (Cramp, 1992; Gyimóthy et al., 2011). Она относится к группе видов, летящих на средние дистанции (Цвей, 2008), пролет которых осуществляется ночью (Зимин, Носков, 2020). Известно, что события, происходящие в этот период, оказывают существенное влияние на будущий успех размножения птиц (Newton, 2006). Иногда уровень смертности во время пролета на порядок выше, чем во время зимовок и размножения (Silllett & Holmes, 2002). Установлено, что миграционная стратегия заря-

нок в различных частях гнездового ареала отличается. Если в южных регионах Европы этот вид является мигрантом на короткие дистанции (Remisiewicz et al., 1997), который затрачивает минимальное время для пролета, то в северных широтах, напротив, это типичный мигрант на средние дистанции, требующий определенных затрат энергии для броска (Gyimóthy et al., 2011). На территории европейской части России стратегия миграции зарянки достаточно хорошо изучена на Куршской косе (Цвей, 2008), где рассмотрены вопросы миграционной экологии, начиная от фенологии и заканчивая скоростью жиронакопления. Показано, что зарянки мигрируют с небольшими скоростя-

ми, ненадолго задерживаясь на остановках всего 1–2 дня. Незначительные жировые накопления приводят к коротким миграционным броскам, дающим птицам возможность пролететь около 6 часов (Цвей, 2008). Изменение жирности в течение сезона у зарянок имеет волнообразную природу, при этом в пик пролета мигрируют птицы с наивысшей степенью жирности (Блюменталь, 1967). Характер такого изменения в период миграции связан с пролетной активностью. Средняя продолжительность остановки и факторы, определяющие начало миграционного броска молодых зарянок, указаны в работе В. Булюка и А. Цвея (Buluk, Tsvey, 2006). Ими был определен механизм феномена ночных мигрантов, которые по-разному принимают решение о начале миграционного броска. Основным фактором, определяющим решение о длительности остановки и начале ночного полета, являются индивидуальные эндогенные циркадные ритмы, связанные с окружающей средой. Имеются данные о летних миграциях зарянок в Ленинградской области (Резвый, Савинич, 2005; Резвый, 2011) и Карелии (Зимин, 2012).

Однако анализ стратегии поведения молодых зарянок на миграционной остановке исследован недостаточно. Имеются данные по моделям осенних миграций близкородственного зарянкам вида варакушки. Показаны достоверные различия в выбираемых стратегиях поведения молодых и взрослых особей на миграционных остановках в восточной Фенноскандии (Панов, Чернецов, 2010а, б). Установлено, что взрослые птицы при достаточно коротких остановках успевают значительно увеличивать свои энергетические резервы в отличие от молодых варакушек. Предполагается, что молодые особи имеют более низкую скорость жиронакопления и делают продолжительные остановки чаще, чем взрослые. Это может быть связано с ландшафтной обстановкой, которая усиливает возрастные различия в миграционных стратегиях (Панов, Чернецов, 2010а). Поэтому нами было выдвинуто предположение о том, что модель осенних миграций молодых зарянок будет подобна таковой варакушек.

Цель данной работы – изучить особенности миграционной стратегии зарянок-первогодок в условиях речных долин средней тайги в популяции из восточной части Русской равнины.

Материалы

Исследования проведены в долине среднего течения р. Сысола (Республика Коми), которая определена как ключевая орнитологическая территория международного значения для многих гнездящихся и мигрирующих птиц (Ануфриев, Кочанов, 2000). Приблизительно 50 видов воробьинообразных пролетает осенью через эту территорию (Накул, 2018). Бассейн реки расположен в северо-восточной части Восточно-Европейской равнины, примерно в 450 км к западу от Северного Урала в подзоне средней тайги. Река протекает с юга на север и является одним из главных притоков р. Вычегда, которая входит в речной бассейн Северной Двины. Птиц отлавливали в с. Межадор (61°08 с. ш. 50°19 в. д). Территория отловов характеризуется высоким разнообразием биотопов: сенокосные луга и ивовые заросли граничат с крапивными пустошами, зарослями борщевика Сосновского, частными картофельными огородами, зарослями плодово-ягодных кустарников и деревьями (береза, черемуха, сосна обыкновенная), как отдельно стоящими, так и растущими группами. Эти условия являются благоприятными как для насекомоядных птиц, так и для видов, питающихся ягодами и семенами различных культурных и диких растений.

Материал собран в августе – сентябре 2015–2017 и в сентябре 2019 года. Всего было проанализировано 188 особей молодых зарянок. Из них переловлено в течение сезона 17 птиц, что составило 9 % от общего объема отловленных зарянок. Отлов проводили стандартными паутинными сетями 5–12 м, общая протяженность которых составила 120 м. Сети расставляли в местах массовых скоплений и кормления птиц. Проверка сетей проходила ежедневно в светлое время суток с интервалом в 1–2 часа. Ночью птицы в сети не попадались. В 2017 и 2019 гг. для привлечения зарянок применяли «звуковую ловушку» (Панов, Чернецов, 2010б) – акустическую систему Supra PAS-6255, которая использовалась в ночное время (с 22:00 до 4:00 следующего дня). Запись голоса зарянки была представлена видовой песней и позывками из фондов Фонотеки голосов животных им. проф. Б. Н. Вепринцева (Вепринцев и др., 2007). Определение возраста осуществляли согласно методике, предложенной Н. В. Виноградовой с соавторами (1976). Стадии линьки описывали по схеме, принятой для зарянки (Савинич, 1990). Мас-

су тела измеряли электронными весами с точностью до 0.01 г. Количество жировых запасов определяли визуально по количеству подкожных жировых отложений на межключичной и брюшной артериях, где расположены основные депо подкожного жира (Блюменталь, 1967): 1 балл – «нежирные» птицы, 2 балла – «маложирные», 3 балла – «среднежирные», 4 балла – «жирные». Для расчетов продолжительности миграционной остановки зарянок использованы данные пойманных птиц, начиная с первого пика повышения численности вида в отловах. Для исключения местных зарянок-первогодок из выборок для анализа скорости жира-накопления использованы данные особей, которые впервые были отловлены ближе к медианной дате и имели стадию линьки не ниже четвертой.

Методы

Для каждого параметра (длина крыла, начальная и конечная масса тела, начальная и конечная жирность) рассчитывали среднее и стандартную ошибку. Для оценки значимости различий между выборками использовали непараметрический критерий Манна – Уитни (значение z) при $p < 0.05$. «Тошная» масса тела рассчитывалась согласно уравнению: $Lbm = 2.248178 + 0.172748 \times w$, где Lbm – «тошная» масса тела, w – длина крыла в мм (Цвей, 2008), а определение продолжительности миграционного полета – согласно предложенной методике исходя из массы их энергетических резервов (Цвей, 2008). За 1 г энергетических резервов принималось 21.6 кДж энергии (Klaassen et al., 2000), а цена полета в неподвижном воздухе составляет 7 BMR (уровней базального метаболизма) (Klaassen et al., 2000). BMR рассчитывался на основании зависимостей, приведенных в работе В. Р. Дольника (1995). Длительность миграционной остановки проведена на ос-

нове средних минимальных промежутков между повторными отловами (разницу между датами первого и последнего отловов). Моделирование изменения массы тела и степени жирности у мигрантов на остановках оценивали методом множественной пошаговой регрессии. В исходную модель были включены начальная масса тела, дата, посуточное изменение массы тела птицы, а также изменение массы тела в течение суток (Schaub, Jenni, 2000). Корреляционные связи по Спирмену установлены для непараметрических данных (включенные факторы в модель) обоих выборок. В выборку по расчету изменения массы и показателей жирности через одни сутки входили птицы, которых перелавливали на следующий день после начального отлова. Для анализа второй выборки птиц отбирались данные повторных отловов тех особей, которые попадали в сети повторно более чем через сутки после начального отлова. В расчет не вошли данные по изменению массы особей, которые были отловлены в первый день вечером и на следующий день ранним утром, чтобы избежать заниженных результатов ночных потерь масс тела птицы. Для расчета всех упомянутых коэффициентов использовали программные пакеты STATISTICA 6.0, PAST 3.13 и Excel 2010.

Результаты

Динамика пролета и продолжительность остановки. Динамика и сроки пролета в разные годы исследований отличались незначительно (табл. 1). Продолжительность миграционной остановки в среднем для данного вида составила 3.04 ± 0.57 дня ($n = 23$). Наибольший интервал между первым и вторым отловом, отмеченный во время первой и второй волн миграции в I и II декадах сентября, у некоторых особей со

Таблица 1. Динамика осенней миграции молодых зарянок

Год исследования	Сроки миграционных волн			Медиана пролета
	1-я волна	2-я волна	3-я волна	
2015	7.09–10.09	15.09–17.09	23.09–29.09	15.09
2016	30.08–1.09	27.09–28.09	–	16.09
2017	9.09–10.09	13.09–15.09	20.09–22.09	14.09
2019	8.09–9.09	11.09–13.09	24.09–25.09	12.09

Примечание. Прочерк означает отсутствие миграционной волны (массового пролета в этот период).

Совмещение линьки и миграции. В общей выборке преобладали птицы на V стадии линьки, на долю которых приходилось до 50 %. В первую миграционную волну доми-

нировали птицы на IV–V стадиях линьки, во вторую и третью волны – на последних стадиях постювений линьки и полностью перелинявшие особи (92 %).

Таблица 2. Распределение молодых зарянок в отловах по стадиям линьки

Период миграции	Стадии линьки и доля птиц в отловах					
	I	II	III	IV	V	Полная
1-я волна	0.061	0.182	0.030	–	0.364	0.364
2-я волна	–	0.095	0.079	0.079	0.492	0.254
3-я волна	–	0.040	–	0.240	0.340	0.380

Примечание. Прочерк означает отсутствие птиц на данной стадии линьки в отловах

Скорость жиронакопления. Для птиц, переловленных через сутки, отмечена корреляционная зависимость между их конечной и исходной массой тела ($r = 0.76$ при $p < 0.01$), а также конечной массой тела и скоростью жиронакопления ($r = 0.79$ при $p < 0.04$). Для зарянок, интервал переловов которых был более суток, достоверных корреляций не обнаружено. У особей, оставшихся на остановке дольше двух суток, отмечено более высокое накопление массы перед отлетом по сравнению с группой птиц, прибывших на остановку в начале сезона миграции (рис. 1А). При длительных остановках успешное увеличение массы тела у зарянок проходило в начале миграционного сезона, а в конце выявлена тенденция к уменьшению этого показателя (рис. 1В).

После первых и вторых суток пребывания зарянок на остановке отмечены максимальные потери их массы тела (около 8 % от среднего значения массы тела зарянок), в то время как на шестые сутки после первичного отлова, наоборот, максимальный прирост (около 11 % от среднего значения массы тела). Несмотря на энергетические потери в первые сутки, общий тренд изменения массы тела молодых зарянок оставался положительным (рис. 2). Средний прирост в весе тела при средней длительности остановки в 3.04 ± 0.57 дня составил около 0.31 г в сутки. Расчетная модель скорости жиронакопления у зарянок на миграционной остановке показала положительную динамику увеличения веса тела к моменту отлета (рис. 3). В течение суток масса тела имела значительные колебания, особенно в середине светлого времени суток, но в целом общий тренд динамики был положительным к концу дня (рис. 4).

Степень жировых резервов у птиц в общей выборке варьировала, но подавляющее число птиц (67 %) оказались «нежирными», доля «жирных» особей составила 4 %. В начальных отловах в обеих выборках преобладали «тощие» птицы (81 и 92 % соответственно). Уровень жира во всех группах на миграционной остановке не изменялся. Индивидуальные наблюдения за отдельными птицами показали, что жирность не изменялась и оставалась на прежнем уровне через сутки, а также у переловленных на третьи, пятые и восьмые сутки относительно номинального уровня. В то же время на вторые и девятые сутки отмечено снижение, а на четвертые и шестые сутки, наоборот, увеличение уровня показателя жирности на один балл. Однако при сравнении выборок достоверных изменений жирности птиц не обнаружено. Общая средняя разность между начальным и конечным уровнем жировых резервов оказалась ничтожно малой – 0.08 ± 0.42 балла.

Масса энергетических резервов (разница между фактической массой тела и «тощей» массой) транзитных зарянок в средней тайге востока Русской равнины составила от -0.2 до 5.8 г (2.17 ± 0.10 г в среднем) и была меньше, чем у птиц, которые совершали остановку (табл. 3). Однако различия в энергетических резервах между транзитными особями и зарянками, оставшимися на остановке, незначимы ($z = -1.4$; $p = 0.15$). При последнем измерении перед отлетом показатель энергетических резервов в среднем уменьшался до 2.37 ± 0.33 г, что в пересчете на длительность беспересадочного полета составило 5.8 ± 0.74 часа.

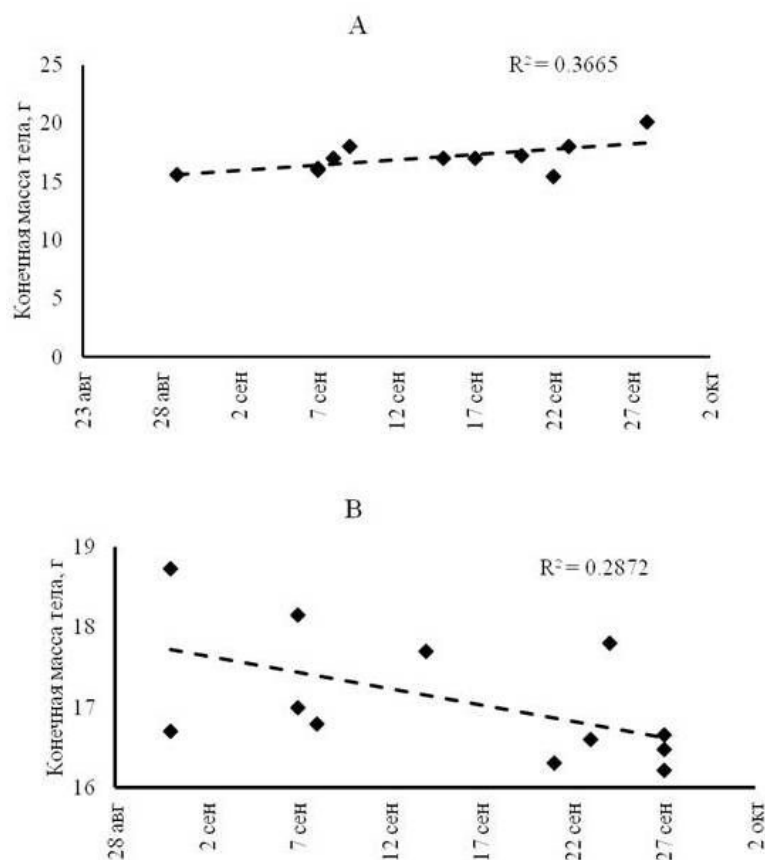


Рис. 1. Конечная масса тела мигрирующих зарянок, остановившихся на сутки (А) и на длительный срок (В)

Fig. 1. The final body weight of migrating Robins stopped for a day (A) and for a long period (B)

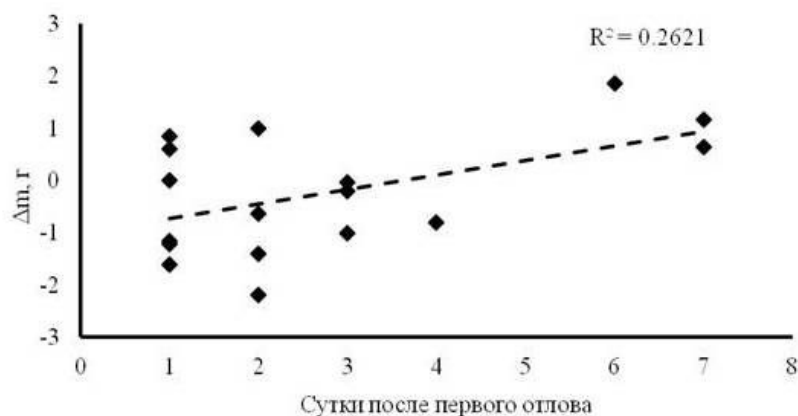


Рис. 2. Динамика отношения начальной и конечной массы тела зарянок на миграционной остановке ($n = 17$), где Δm – разница между первым и последним взвешиванием тела птицы

Fig. 2. The dynamics of the ratio of the initial and final body mass of Robins at the migration stopover site ($n = 17$), where Δm is the difference between the first and last weighing of the bird's body

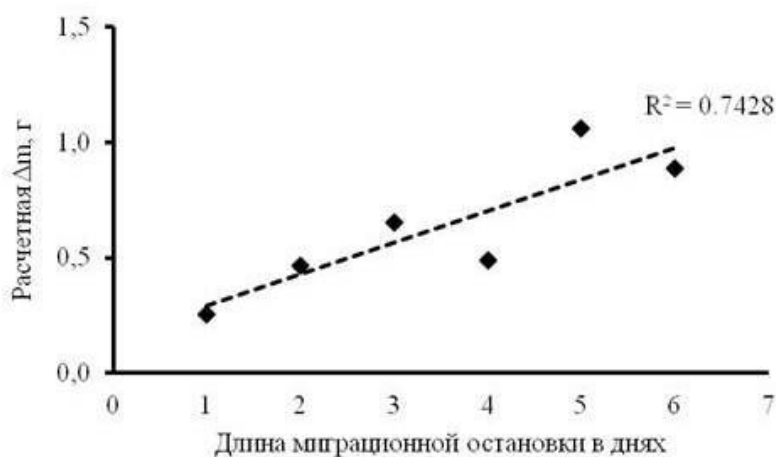


Рис. 3. Расчетная модель жиронакопления зарянок в течение миграционной остановки, где Δm – расчетная масса тела молодой зарянки, накопленная за период остановки

Fig. 3. The calculated model of fat accumulation of Robins during migration stopover, where Δm is the estimated body mass of a young Robin accumulated during the stopover period

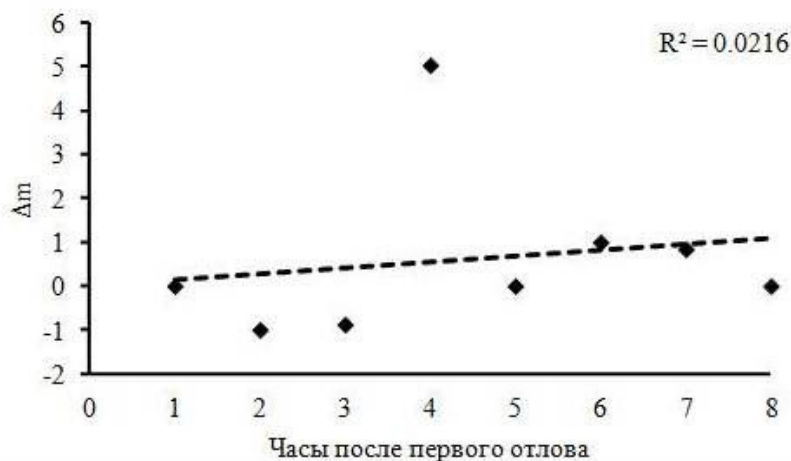


Рис. 4. Суточные изменения массы тела у молодых зарянок

Fig. 4. Daily change of body weight in young Robins

Таблица 3. Сравнительная характеристика энергетических резервов у мигрирующих молодых зарянок

Группа	«Тощая» масса в среднем	Энергетические резервы	Часы полеты
Транзитные	14.51 ± 0.03	2.17 ± 0.10	5.3 ± 0.2
Совершившие остановку	14.48 ± 0.09	2.6 ± 0.26	6.4 ± 0.58

Обсуждение

Мигрирующих птиц условно можно разделить на две группы. Транзитная группа включает в себя особей, которые не задерживаются на остановке. Вторая группа молодых зарянок остается на более длительный временной срок, их доля в общем потоке не более 10 %. Такое соотношение не является чем-то особенным и встречается у многих других воробьиных видов птиц (Chernetsov et al., 2007; Salewski et al., 2007; Панов, Чернецов, 2010a; Чернецов, 2010). Наши исследования показали, что динамика отлова зарянок дает возможность четко отличить местных птиц от мигрирующих. Особенно хорошо это прослеживается при отловах с помощью аудиоловушек. Местные молодые птицы попадают в сети в последней декаде августа, после чего наступает период отсутствия в отловах новых птиц, несмотря на привлечение видовыми песнями. С начала сентября число пролетающих новых птиц резко возрастает, вследствие чего пролет проходит несколькими волнами до октября (см. табл. 1). Такая схема разделения потоков отмечалась ранее в популяциях зарянки на западе России и Европы (Цвей, 2008). Кроме того, подобная модель выявлена и у других видов воробьинообразных (Панов, Чернецов, 2010a; Kanja, 1981), что указывает на широкое применение этой стратегии внутри отряда. Полученные данные по совмещению линьки и миграции у молодых зарянок свидетельствуют о преобладании в первой волне миграции особей из ближних гнездовых территорий. В последующих волнах пролета по численности преобладают поздние мигранты, уже получившие опыт пролета. Схожая стратегия отмечена для варакушки, родственного зарянкам вида, в Карелии и в нижнем Приобье, где на первых этапах подавляющее число особей находилось на завершающих стадиях линьки (Блюменталь, 1967; Рыжановский, 1988, 2014; Панов, Чернецов, 2010a).

В целом длительность пребывания не-транзитных особей в местах остановки может быть связана с разными факторами. Ряд авторов отмечает, что на длительность остановки влияет качество местообитаний, протяженность предстоящего экологического барьера (Lindström, 2003; Ktitorov et al., 2010; Bayly et al., 2019), а также социальная «напряженность» или конкуренция (Блюменталь, 1967) на миграционных остановках. На исследуемой территории вопрос

факторов, определяющих длительность пребывания птиц на остановках, остается открытым. Наличие значительных экологических барьеров в этой части Русской равнины не просматривается, особенно в связи с учетом развитых речных систем Печорского, Северодвинского и Мезенского бассейнов. Также кажется сомнительным предположение о бедности кормом местных биотопов, учитывая их мозаичность и разнообразие экологических ниш. Определение конкуренции между остановившимися особями в рамках этого исследования не проводилось. А влияние погодных факторов на длительность остановки молодых зарянок не подтвердилось (Buluk, Tsvey, 2006).

Известно, что перед первым миграционным броском зарянки накапливают значительные жировые резервы (Блюменталь, 1967; Рыжановский, 2014). Наши результаты показали незначительное увеличение веса тела птиц во время остановки перед миграционным броском (см. рис. 1, 2). Зарянки, как правило, следуют без значительных накоплений жира, преобладающее большинство птиц имеют массу тела, близкую к теоретической «тощей». В этой группе особи обладают достаточным энергетическим резервом для дальнейшей миграции, но не более чем на одну ночь (в среднем на 5–6 часов, а максимальный запас – на 12 часов непрерывного полета). Для мигрирующих через Куршскую косу зарянок данный показатель чуть меньше и равен 3.7 часа (Цвей, 2008). Особи, решившие остаться на более длительный срок, значительно теряют в весе в первые сутки. Восполнение потраченной энергии осуществляется на третьей сутки, а к завершению остановки потерянный уровень массы полностью восстанавливается и, реже, увеличивается на 1 % относительно средней «тощей» массы. Очень похожие результаты были получены на молодых варакушках (Ellegreen, 1991; Панов, Чернецов, 2010a). Одной из причин низкой скорости жиронакопления в первые сутки может быть ориентация в незнакомой местности (оценка биотопа, где остановилась птица) и поиск кормных мест, что отнимает много времени и энергии у прилетевших птиц (Чернецов, 2010). Другой причиной служит появление ночных заморозков, увеличение количества дней с осадками, снижение видового разнообразия и обилия корма. Так, наши данные свидетельствуют о том, что пик интенсивности питания приходится на середину дня и в предвечерние часы перед миграционным

броском (см. рис. 4). Они подтверждают, что за среднюю миграционную остановку молодые зарянки способны как восполнить потери, так и преувеличить их. Однако в период ночевки на снижение массы могут повлиять низкие температуры воздуха, достигающие минусовых значений и способствующие увеличению терморегуляционных потерь. Следовательно, птицы после ночевки пытаются восполнить энергетические потери, которые могут достигать до 8 % от «тощей массы» тела, что согласуется с данными по взрослым зарянкам из западных регионов России (Zimin, 2003) и Европы (Alerstam and Lindstrom, 1990). В результате влияние всех этих факторов снижает скорость накопления массы тела птиц, в итоге жировые накопления меняются незначительно. Стоит также отметить, что птицы, прилетающие позднее и совершающие длительные остановки, успевают накопить жира меньше, чем ранние мигранты. Это, на наш взгляд, связано с тем, что в общих отловах в начале сезона миграции преобладают особи, подлетевшие из соседних районов и их уровень жира еще не потрачен на миграционные броски. Также причиной низких скоростей накопления жира в завершении сезона миграции может служить обеднение кормовой базы биотопов на месте остановки. Исследования экологии массовых грибных комаров и мокрецов в таежной зоне показали снижение летной активности и численности значительного количества этих видов к концу сентября

(Глухова, 1989; Субботина, Максимов, 2013). Таким образом, общая картина энергетического поведения зарянок на исследуемой территории совпадает с той, что происходит в других регионах Европейского континента (Блюменталь, 1967; Цвей, 2008; Pettersson & Hasselquist, 1985; Karlsson et al., 1988; Cramp, 1992; Ehnborn et al., 1993; Därnhardt & Lindström, 2001; Zimin, 2003).

Заключение

Таким образом, независимо от места расположения стоянки в широтном и долготном направлении, для молодых зарянок сохраняется единая стратегия поведения на миграционных остановках в Европе (Shaub, Jenni, 2000). Молодые птицы не увеличивают свои энергетические резервы перед следующим миграционным броском. Часть популяции осуществляет многодневные остановки, где скорость жиронакопления незначительная, а накопления за весь период не превышают 1 % от средней массы тела в популяции за средний период остановки. Каждые сутки пребывания на остановке приводят к временным всплескам и потерям в весе тела, но накопления жировых отложений не происходит. В наиболее оптимальных условиях оказывается та часть мигрирующих птиц, которые принимают решение о миграционной остановке в медианную дату или раньше. Эта немногочисленная группа является основным резервом для сохранения популяции в сложный период миграции молодых птиц.

Библиография

- Ануфриев В. М., Кочанов С. К. Республика Коми // Ключевые орнитологические территории России. М., 2000. Т. 1. С. 633.
- Блюменталь Т. И. Изменение энергетических запасов (жирности) у некоторых воробьиных птиц Куршской косы в связи с участием их в миграции // Миграции птиц Прибалтики / Под ред. акад. Б. Е. Быховского. Л.: Наука, 1967. С. 164–202. (Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 40).
- Вепринцев Б. Н., Вепринцева О. Д., Рябицев В. К., Дмитренко М. Г., Букреев С. А. и Гашков С. И. Голоса птиц России. Ч. 1: Европейская Россия, Урал и Западная Сибирь: Звуковой справочник-определитель. Сопроводительный буклет. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2007. 76 с.
- Виноградова Н. В., Дольник В. Р., Ефремов В. Д., Паевский В. А. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР: Справочник / Под ред. В. Д. Ильичева. М.: Наука, 1976. 189 с.
- Глухова В. М. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. III, вып. 5а. Н. с. № 139. Кровососущие мокрецы родов *Culicoides* и *Forcipomyia* (Ceratopogonidae). Л.: Наука, 1989. 408 с.
- Дольник В. Р. Ресурсы энергии и времени у птиц в природе. СПб.: Наука, 1995. 360 с. (Труды Зоол. ин-та РАН. Т. 179).
- Зимин В. Б. Зарянка на севере ареала. Т. 2: Линька и миграция. Петрозаводск, 2012. 408 с.
- Зимин В. Б., Носков Г. А. Зарянка *Erithacus rubecula* // Миграции птиц Северо-Запада России. Воробьиные / Под ред. Г. А. Носкова, Т. А. Рымкевич, А. Р. Гагинской. СПб., 2020. С. 271–278.
- Накул Г. Л. Об осенней миграции воробьиных птиц в долине р. Сысола в 2015–2017 гг. // Русский орнитологический журнал. 2018. Т. 27. С. 5287–5299.
- Панов И. Н., Чернецов Н. С. Миграционная стратегия варакушки (*Luscinia svecica*) в Восточной Финноскандии. Сообщение 1: Основные параметры миграционных остановок // Труды Зоол. ин-та РАН. 2010а. Т. 314, № 1. С. 93–104.

- Панов И. Н., Чернецов Н. С. Миграционная стратегия варакушки (*Luscinia svecica*) в Восточной Фенноскандии. Сообщение 2: Реакция на акустические маркёры и выбор биотопа на миграционной остановке // Труды Зоол. ин-та РАН. 2010б. Т. 314, № 2. С. 173–183.
- Резвый С. П. Летние миграции зарянки *Erithacus rubecula* на северо-востоке Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. 2011. Т. 20. С. 931–942.
- Резвый С. П., Савинич И. Б. О летних миграциях зарянки *Erithacus rubecula* на юго-восточном берегу Ладожского озера // Русский орнитологический журнал. 2005. Т. 14. С. 935–936.
- Рыжановский В. Н. Послегнездовой период жизни варакушки (*Luscinia svecica*). Распадение выводков и постювенальная линька // Зоологический журнал. 1988. Т. 67, № 1. С. 68–78.
- Рыжановский В. Н. Годовой цикл линьки северной варакушки (*Luscinia svecica svecica*): сроки, полнота и фотопериодические интервалы // Зоологический журнал. 2014. Т. 93, №11. С. 1340–1344. DOI: 10.7868/S0044513414110087
- Савинич И. Б. Зарянка – *Erithacus rubecula* (L.) // Линька воробьиных птиц северо-запада СССР / Т. А. Рымкевич (ред.). Л.: Изд-во ЛГУ, 1990. С. 47–52.
- Субботина Е. Ю., Максимов Ю. В. Особенности сезонной активности представителей массовых родов грибных комаров (Diptera, Sciarioidea) подтаежной зоны Западной Сибири // BioClimLand (Biota, Climate, Landscapes). 2013. № 2. С. 14–16.
- Цвей А. Л. Стратегии миграции зарянки (*Erithacus rubecula*) в восточной Прибалтике : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2008. 25 с.
- Чернецов Н. С. Миграция воробьиных птиц: остановки и полет . М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 173 с.
- Чернецов Н. С., Булюк В. Н., Ктиторов П. С. Роль Джаныбекского оазиса как места миграционных остановок дендрофильных видов воробьиных птиц // Поволжский экологический журнал. 2010. № 2. С. 204–216.
- Alerstam T., Lindstrom A. Optimal bird migration, the relative importance of time, energy, and safety // Gwinner E. (Ed.). Bird Migration, Physiology and Ecophysiology. Springer, Heidelberg, 1990. P. 331–351. DOI: 10.1007/978-3-642-74542-3_22
- Bayly N. J., Rosenberg K. V., Gómez C., Hobson K. Habitat choice shapes the spring stopover behaviour of a Nearctic-Neotropical migratory songbird // J. Ornithol. 2019. Vol. 160. P. 377–388. DOI: 10.1007/s10336-019-01624-3
- Bulyuk V., Tsvey A. Timing of nocturnal autumn migratory departures in juvenile European robins (*Erithacus rubecula*) and endogenous and external factors // J. Ornithology. 2006. Vol. 147. P. 298–309. DOI: 10.1007/s10336-005-0046-0
- Chernetsov N., Buluk V. N., Ktitorov P. Migration stopovers of passerines in an oasis at the crossroad of the African and Indian flyways // Ringing and Migration. 2007. Vol. 23, № 1. P. 243–251.
- Cramp S. The birds of the Western Palaearctic. Vol. 6. Cambridge: Cambridge University Press, 1992. 735 p.
- Dänhardt J., Lindström Å. Optimal departure decisions of songbirds from an experimental stopover site and the significance of weather // Anim. Behav. 2001. Vol. 62, No 2. P. 235–243. DOI: 10.1006/anbe.2001.1749
- Ehnbohm S., Karlsson L., Ylvén R., Åkesson S. A comparison of autumn migration strategies in robins *erithacus rubecula* at a coastal and an inland site in southern Sweden // Ringing & Migration. 1993. Vol. 14. P. 84–93. DOI: 10.1080/03078698.1993.9674049
- Ellegreen H. Stopover ecology of autumn migrating Bluethroats *Luscinia s. svecica* in relation to age and sex // Ornis Scandinavia. 1991. Vol. 22. P. 340–348. DOI: 10.2307/3676506
- Gyimóthy Z., Gyurác J., Bank L., Bánhidí P., Farkas R., Németh A., Csörgő T. Autumn migration of robins (*Erithacus rubecula*) in Hungary // Biologia. 2011. Vol. 66. P. 548–555. DOI: 10.2478/s11756-011-0039-9
- Kanja W. The autumn migration of the chaffinch *Fringilla coelebs* over the Baltic coast in Poland // Acta ornithologica. 1981. Vol. XVIII, № 7. P. 375–418.
- Karlsson L., Persson K., Pettersson J. & Walinder G. Fat-weight relationships and migratory strategies in the Robin *Erithacus rubecula* at two stop-over sites in south Sweden // Ringing & Migration. 1988. Vol. 9. P. 160–168. DOI: 10.1080/03078698.1988.9673940
- Klaassen M., Kvist A., Lindström Å. Flight costs and fuel composition of a bird migrating in a wind tunnel // Condor. 2000. Vol. 102, No 2. P. 444–451. DOI: 10.1093/condor/102.2.444
- Ktitorov P., Tsvey A., Mukhin A. The good and the bad stopover: behaviours of migrant reed warblers at two contrasting sites // Behav. Ecol. Sociobiol. 2010. Vol. 64. P. 1135–1143. DOI: 10.1007/s00265-010-0929-9
- Lindström Å. Fuel deposition rates in migrating birds: causes, constraints and consequences // Berthold P., Gwinner E., Sonnenschein E. (Eds.). Bird Migration. Berlin: Springer, 2003. P. 307–320. DOI: 10.1007/978-3-662-05957-9_21
- Newton I. Can conditions experienced during migration limit the population levels of birds? // J. Ornithol.

2006. Vol. 147. P. 146–166. DOI: 10.1007/s10336-006-0058-4.
- Pettersson J. & Hasselquist D. Fat deposition and migration capacity of Robins *Erithacus rubecula* and Goldcrests *Regulus regulus* at Ottenby, Sweden // Ringing & Migration. 1985. Vol. 6. P. 66–76. DOI: 10.1080/03078698.1985.9673859
- Remisiewicz M., Nowakowski J. K., Busse P. Migration pattern of Robin (*Erithacus rubecula*) on the basis of Polish ringing recoveries // Ring. 1997. Vol. 19. P. 3–40.
- Salevski V., Bruderer B. The evolution of bird migration – a synthesis // Naturwissenschaften. 2007. Vol. 94 (4). P. 268–279. DOI: 10.1007/s00114-006-0186-y
- Schaub M., Jenni L. Body-mass of six long-distance migrant passerine species along the autumn migration route // J. Ornithol. 2000. Vol. 141. P. 441–460. DOI: 10.1007/BF01651574
- Sillett T., Holmes R. Variation in survivorship of a migratory songbird throughout its annual cycle // Journal of Animal Ecology. 2002. Vol. 71. P. 296–308. DOI: 10.1046/j.1365-2656.2002.00599.x
- Zimin V. B. Body mass variability in juvenile Robins *Erithacus rubecula* in the Ladoga area // Avian Ecol. Behav. 2003. Vol. 10. P. 1–31.

Благодарности

Автор выражает благодарность сотрудникам Института биологии Коми НЦ УрО РАН А. Б. Навковскому и А. А. Таскаевой за помощь в освоении статистических методов и обсуждении полученных результатов. Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения наземных и водных животных таежных и тундровых экосистем европейского северо-востока России», № гос. регистрации AAAA-A17-117112850235-2.

MIGRATION STRATEGY OF YOUNG ROBIN *ERITHACUS RUBECULA* IN THE EAST OF THE RUSSIAN PLAIN

NAKUL
Gleb Leonidovich

PhD, Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, nakul@ib.komisc.ru

Keywords:

Robin
migration strategy
middle taiga
Russian plain

Summary: In 2015–2019, in the Sysola River valley, we estimated the parameters of the migration stopover of young robins in the taiga in the east of the Russian Plain. A total of 188 birds were captured using mist nets and analyzed. It was established that migratory young robins can be divided into two groups. The first group is transit individuals that leave the stopover without delay on the day of arrival. The other group includes individuals that make stopovers for a long time, on average 3.04 ± 0.57 days. For birds of both groups, a change in body weight and the rate of fat accumulation during the day and throughout the entire migration stopover were revealed. Birds from the first group have insignificant fat reserves that allow them to make migration flights lasting an average of 5.30 ± 0.20 hours. The robins from the second group, during the stopover period, only slightly increase their fat reserves at a rate of 0.33 g per day and by the time of departure are able to make non-stop flights with an average duration of 5.80 ± 0.74 hours. Individuals that decide to stop find themselves in optimal conditions in which they retain their energy reserves and with longer stopover can increase them and make longer migratory flights. As a result, during the autumn migration period over a significant part of the European range of distribution of the studied species, a unified strategy for the behavior of robins at migration stopovers was noted.

Received on: 13 April 2020

Published on: 28 March 2021

References

- Alerstam T., Lindstrom A. Optimal bird migration, the relative importance of time, energy, and safety, Gwinner E. (Ed.). Bird Migration, Physiology and Ecophysiology. Springer, Heidelberg, 1990. P. 331–351. DOI: 10.1007/978-3-642-74542-3_22
- Anufriev V. M. Kochanov S. K. Komi Republic, Klyuchevye ornitologicheskie territorii Rossii. M., 2000. T. 1. P. 633.
- Bayly N. J., Rosenberg K. V., Gómez C., Hobson K. Habitat choice shapes the spring stopover behaviour of a Nearctic-Neotropical migratory songbird, J. Ornithol. 2019. Vol. 160. P. 377–388. DOI: 10.1007/s10336-019-01624-3
- Blyumental' T. I. Change in energy reserves (fat content) in some passerines of the Courish Spit in connection with their participation in migration, Migracii ptic Pribaltiki, Pod red. akad. B. E. Byhovskogo. L.: Nauka, 1967. P. 164–202. (Trudy Zool. in-ta AN SSSR. T. 40).
- Bulyuk V., Tsvey A. Timing of nocturnal autumn migratory departures in juvenile European robins (*Erithacus rubecula*) and endogenous and external factors, J. Ornithology. 2006. Vol. 147. P. 298–309. DOI: 10.1007/s10336-005-0046-0
- Chernecov N. S. Bulyuk V. N. Ktitorov P. S. The role of the Dzhanybek oasis as a place for migratory stopovers of dendrophilous species of passerines, Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal. 2010. No. 2. P. 204–216.
- Chernecov N. S. Passerine migration: stopovers and flight. M.: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010. 173 p.
- Chernetsov N., Buluk V. N., Ktitorov P. Migration stopovers of passerines in an oasis at the crossroad of the African and Indian flyways, Ringing and Migration. 2007. Vol. 23, No. 1. P. 243–251.
- Cramp S. The birds of the Western Palearctic. Vol. 6. Cambridge: Cambridge University Press, 1992. 735 p.
- Cvey A. L. Migration strategies of eggweed (*Erithacus rubecula*) in the eastern Baltic: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. SPb., 2008. 25 p.
- Dänhardt J., Lindström Å. Optimal departure decisions of songbirds from an experimental stopover site and the significance of weather, Anim. Behav. 2001. Vol. 62, No 2. P. 235–243. DOI: 10.1006/anbe.2001.1749

- Dol'nik V. R. Energy and time resources in birds in nature. SPb.: Nauka, 1995. 360 p. (Trudy Zool. in-ta RAN. T. 179).
- Ehnbohm S., Karlsson L., Ylvén R., Åkesson S. A comparison of autumn migration strategies in robins *Erithacus rubecula* at a coastal and an inland site in southern Sweden, Ringing & Migration. 1993. Vol. 14. P. 84–93. DOI: 10.1080/03078698.1993.9674049
- Ellegren H. Stopover ecology of autumn migrating Bluethroats *Luscinia s. svecica* in relation to age and sex, *Ornis Scandinavia*. 1991. Vol. 22. P. 340–348. DOI: 10.2307/3676506
- Gluhova V. M. SR. Fauna of the USSR. Blood-sucking biting midges of the genera *Culicoides* and *Forcipomyia* (*Ceratopogonidae*). L.: Nauka, 1989. 408 p.
- Gyimóthy Z., Gyurác J., Bank L., Bánhidi P., Farkas R., Németh A., Csörgő T. Autumn migration of robins (*Erithacus rubecula*) in Hungary, *Biologia*. 2011. Vol. 66. P. 548–555. DOI: 10.2478/s11756-011-0039-9
- Kanja W. The autumn migration of the chaffinch *Fringilla coelebs* over the Baltic coast in Poland, *Acta ornithologica*. 1981. Vol. XVIII, No. 7. R. 375–418.
- Karlsson L., Persson K., Pettersson J. & Walinder G. Fat-weight relationships and migratory strategies in the Robin *Erithacus rubecula* at two stop-over sites in south Sweden, Ringing & Migration. 1988. Vol. 9. P. 160–168. DOI: 10.1080/03078698.1988.9673940
- Klaassen M., Kvist A., Lindström Å. Flight costs and fuel composition of a bird migrating in a wind tunnel, *Condor*. 2000. Vol. 102, No 2. P. 444–451. DOI: 10.1093/condor/102.2.444
- Ktitorov P., Tsvey A., Mukhin A. The good and the bad stopover: behaviours of migrant reed warblers at two contrasting sites, *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2010. Vol. 64. P. 1135–1143. DOI: 10.1007/s00265-010-0929-9
- Lindström Å. Fuel deposition rates in migrating birds: causes, constraints and consequences, Berthold P., Gwinner E., Sonnenschein E. (Eds.). *Bird Migration*. Berlin: Springer, 2003. R. 307–320. DOI: 10.1007/978-3-662-05957-9_21
- Nakul G. L. On the autumn migration of passerines in the valley of the river Sysola in 2015–2017, *Russkiy ornitologicheskii zhurnal*. 2018. T. 27. P. 5287–5299.
- Newton I. Can conditions experienced during migration limit the population levels of birds?, *J. Ornithol.* 2006. Vol. 147. P. 146–166. DOI: 10.1007/s10336-006-0058-4.
- Panov I. N. Chernecov N. S. Migration strategy of Bluethroat (*Luscinia svecica*) in East Fennoscandia. Message 1: The main parameters of migratory stopovers, *Trudy Zool. in-ta RAN*. 2010a. T. 314, No. 1. P. 93–104.
- Panov I. N. Chernecov N. S. Migration strategy of Bluethroat (*Luscinia svecica*) in East Fennoscandia. Message 2: Response to acoustic markers and biotope selection at a migration stopover, *Trudy Zool. in-ta RAN*. 2010b. T. 314, No. 2. P. 173–183.
- Pettersson J. & Hasselquist D. Fat deposition and migration capacity of Robins *Erithacus rubecula* and Goldcrests *Regulus regulus* at Ottenby, Sweden, Ringing & Migration. 1985. Vol. 6. P. 66–76. DOI: 10.1080/03078698.1985.9673859
- Remisiewicz M., Nowakowski J. K., Busse P. Migration pattern of Robin (*Erithacus rubecula*) on the basis of Polish ringing recoveries, *Ring*. 1997. Vol. 19. P. 3–40.
- Rezvyi S. P. Savinich I. B. About summer migrations of *Erithacus rubecula* on the southeastern shore of Lake Ladoga, *Russkiy ornitologicheskii zhurnal*. 2005. T. 14. P. 935–936.
- Rezvyi S. P. Summer migrations of *Erithacus rubecula* in the north-east of the Leningrad Region, *Russkiy ornitologicheskii zhurnal*. 2011. T. 20. P. 931–942.
- Ryzhanovskiy V. N. The annual molting cycle of Northern Bluethroat (*Luscinia svecica svecica*): timing, completeness and photoperiodic intervals, *Zoologicheskii zhurnal*. 2014. T. 93, No.11. P. 1340–1344. DOI: 10.7868/S0044513414110087
- Ryzhanovskiy V. N. The post-nest period of life of Bluethroat (*Luscinia svecica*). Brood decay and post-juvenile molting, *Zoologicheskii zhurnal*. 1988. T. 67, No. 1. P. 68–78.
- Salevski V., Bruderer B. The evolution of bird migration – a synthesis, *Naturwissenschaften*. 2007. Vol. 94 (4). P. 268–279. DOI: 10.1007/s00114-006-0186-y
- Savinich I. B. Robin – *Erithacus rubecula* (L.), *Lin'ka vorob'inyh ptic severo-zapada SSSR*, T. A. Rymkevich (red.). L.: Izd-vo LGU, 1990. P. 47–52.
- Schaub M., Jenni L. Body-mass of six long-distance migrant passerine species along the autumn migration route, *J. Ornithol.* 2000. Vol. 141. P. 441–460. DOI: 10.1007/BF01651574
- Sillett T., Holmes R. Variation in survivorship of a migratory songbird throughout its annual cycle, *Journal of Animal Ecology*. 2002. Vol. 71. P. 296–308. DOI: 10.1046/j.1365-2656.2002.00599.x
- Subbotina E. Yu. Maksimov Yu. V. Peculiarities of seasonal activity of representatives of mass genera of fungal mosquitoes (*Diptera*, *Sciaroidea*) of the subtaiga zone of Western Siberia, *BioClimLand (Biota, Climate, Landscapes)*. 2013. No. 2. P. 14–16.
- Veprincev B. N. Veprinceva O. D. Ryabicev V. K. Dmitrenok M. G. Bukreev S. A. Gashkov S. I. Voices of the birds of Russia. Part 1: European Russia, the Urals and Western Siberia: A sound reference guide.

- Accompanying booklet. Ekaterinburg: Izd-vo Ural. un-ta, 2007. 76 p.
- Vinogradova N. V. Dol'nik V. R. Efremov V. D. Paevskiy V. A. Determination of sex and age of passerines of the fauna of the USSR: Guidbook, Pod red. V. D. Il'icheva. M.: Nauka, 1976. 189 p.
- Zimin V. B. Noskov G. A. Robin *Erithacus rubecula*, Migracii ptic Severo-Zapada Rossii. Vorob'inye, Pod red. G. A. Noskova, T. A. Rymkevich, A. R. Gaginskoy. SPb., 2020. P. 271–278.
- Zimin V. B. Body mass variability in juvenile Robins *Erithacus rubecula* in the Ladoga area, *Avian Ecol. Behav.* 2003. Vol. 10. P. 1–31.
- Zimin V. B. Robin in the north of the range. Petrozavodsk, 2012. 408 p.



УДК УДК 591.525

О ВЫМИРАНИИ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ ГРУППИРОВКИ УШАСТОЙ КРУГЛОГОЛОВКИ *PHRYNOCEPHALUS MYSTACEUS MYSTACEUS* (PALLAS, 1776) В ЗАРАСТАЮЩИХ ПОЛУПУСТЫНЯХ АСТРАХАНСКОЙ ОБЛАСТИ

ПОЛЫНОВА
Галина Вячеславовна

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

ПОЛЫНОВА
Ольга Евгеньевна

кандидат географических наук, Российский университет дружбы народов, olgapolynova@yandex.ru

Ключевые слова:

ушастая круглоголовка
Phrynocephalus mystaceus mystaceus
сокращение численности
половозрастная структура
популяции
зарастание песков

Аннотация: Пятилетние наблюдения за внутрипопуляционной группировкой ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus mystaceus* Pallas, 1776) в полупустынях Астраханской области показали сокращение ее численности вплоть до полного исчезновения на данной территории. Основной причиной деградации группировки явилось зарастание слабо закрепленных и полужакрепленных песчаных участков – характерного для вида биотопа. Процесс зарастания показан на материалах описания геоботанических площадок, проективное покрытие которых достоверно возросло за период наблюдений. Ядро внутрипопуляционной группировки составляли оседлые половозрелые особи, ее стабильность определялась привязанностью к участку самок, повторно встречавшихся на исследуемой территории в следующие друг за другом сезоны. Оседлые самцы и самки исчезли с территории популяции одновременно. Переживание группировкой вида значительных изменений характерного биотопа базировалось на притоке мигрантов, проходивших через исследованную территорию. Такой механизм хорошо известен у млекопитающих и недостаточно изучен у пресмыкающихся. Поток мигрантов в основном состоял из неполовозрелых особей, возрастной группы, обладающей повышенной подвижностью и обычно служащей целям расселения. Снижение притока кочующих особей, связанное, очевидно, с общим сокращением численности вида на окружающей территории, привело, в конце концов, к исчезновению группировки.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Б. С. Туниев

Получена: 06 марта 2020 года

Подписана к печати: 14 февраля 2021 года

Введение

Обладая высокой численностью и значительным видовым разнообразием, рептилии играют серьезную роль в аридных экосистемах и могут служить показателем происходящих в них сукцессионных процессов. Сукцессионные изменения сказываются прежде всего на узкоспециализированных видах, к которым здесь относятся псаммофилы. Среди рептилий астраханских полупустынь на первом месте в этом плане стоит ушастая круглоголовка (*Phrynocephalus mystaceus mystaceus*, Pallas, 1776), обитающая исключительно на открытых барханных и слабо закрепленных песках во всех частях своего ареала. В случае зарастания барханных песков ее численность значительно снижается, и популяция распадается на отдельные изолированные группировки. Экологические особенности этих группировок представляют особый интерес, поскольку дают возможность понять механизмы переживания видом значительных изменений характерного биотопа.

Судьба одной из таких группировок стала предметом нашего исследования в рамках изучения структуры полупустынных герпетокомплексов. Целью работы было изучение процесса и причин сокращения численности ушастой круглоголовки, которое шло вплоть до ее полного исчезновения на данной территории.

Материалы

Исследование проходило в нескольких километрах от поселка Досанг Красноярского района Астраханской области (N 46° 54' 08.7264» E 47° 54' 52.5312»). Время исследований – первая декада мая пяти последовательных полевых сезонов с 2010 по 2014 г. Далее исследования возобновили в начале мая 2017 г. На изученной территории поселения за время работы отловили, измерили и поместили всех встреченных ушастых круглоголовок, всего 57 особей.

Поселение ушастой круглоголовки, соответствующее уровню внутривидовой группировки (Шилов, 1977), выделили для работы в результате картирования территории популяции, равной по площади примерно 7 км². Рекогносцировочный этап исследования показал, что пригодных для псаммофилов участков немного. Ближайшее поселение вида обитало на расстоянии около 1 км. Кроме того, на расстоянии 2 км тянулась барханная гряда, также пригодная для ушастых круглоголовок. На всех отмеченных

территориях вид имел низкую численность.

Исследованная группировка обитала на изолированном участке полукрепленных песков площадью 0.4 га. Закрепленные пески, окружавшие площадь группировки, постепенно наступали на ее территорию.

Для оценки изменений, происходивших в биотопе, использовали геоботанические методы, главным образом показатель общего проективного покрытия растительности. За время исследований геоботанические описания провели три раза: в 2011, 2014 и 2017 гг. Всего заложили 90 геоботанических площадок, по 30 в каждый отмеченный сезон.

Методы

В процессе исследования использовали набор стандартных методов, подробно описанный нами в предыдущих публикациях (Полынова, Бажинова, 2012; Полынова и др., 2012).

У пойманных животных измеряли длину тела и хвоста с точностью до 1 мм и метили. Временную метку наносили с помощью спиртового маркера на спину ящерицы, а постоянную ставили с помощью отрезания кончиков фаланг пальцев по классической схеме (Mayhew, 1963; Tinkle, Woodward, 1967).

Для оценки привязанности животных к территории использовали метод картирования встреч, перемещений и жилых нор. Данные картирования переносили на электронную карту в программе MapInfo Professional 11.5. Уточнение и дополнение полученных материалов проводили с помощью двух дополнительных методов, тропления и осторожного преследования, а также визуальных наблюдений.

Метод осторожного преследования основан на выявлении знакомства и привязанности особи к индивидуальному участку. Известно, что оседлое животное уверенно передвигается по своему участку и пользуется имеющимися на нем укрытиями и норами. Когда наблюдатель осторожно, без резких движений на расстоянии 3–5 или 5–10 м (в зависимости от вида) следует за оседлыми особями, они бегают в пределах индивидуального участка, занимаясь рутинной деятельностью, прячутся в знакомые кусты и норы, а доходя до границы участка, сворачивают назад. У мигрирующих особей в случае осторожного преследования поведение резко отличается. Они сразу пугаются и убегают на большое расстояние от места встречи с наблюдателем. Описанный метод осторож-

ного преследования мы не раз проверяли на ящерицах многих видов. Он позволяет не только выявить привязанность животного к определенному участку, но также получить сведения о размерах и форме участка и этологический материал.

Животных, встреченных несколько раз в пределах небольшой территории, знакомых с ней и имеющих здесь постоянные норы, мы считали оседлыми. Остальных особей относили к мигрантам, которые приходили на участок группировки с уже упомянутых выше песчаных массивов. Основным путем перемещения мигрантов служили песчаные дороги.

Для оценки изменений, происходивших в биотопе, использовали описание геоботанических площадок по упрощенной схеме. Площадь поселения изначально разделили по степени зарастания на три типа: слабо закрепленные (площадь 0.12 га), полужакрепленные (площадь 0.22 га) и закрепленные песчаные участки (площадь 0.06 га). Такое описание биотопа широко встречается в зоологических исследованиях. Слабо закрепленные пески в основном располагались по гребням песчаных гряд и вокруг самого высокого песчаного бугра с кустом тамарикса (*Tamarix* sp.) на вершине. Полужакрепленные участки шли по склонам песчаных гряд, а закрепленные – по межгрядовым пониже-

ниям. Ушастые круглоголовки использовали слабо закрепленные и полужакрепленные территории. В первый сезон границы этих биотопов нанесли на карту и в пределах каждого из них заложили по 10 расположенных равномерно геоботанических площадок площадью $1 \times 1 = 1 \text{ м}^2$. При описании площадок главным показателем служила степень проективного покрытия с точностью до 5 % (Воронов, 1973). Оценка достоверности различий полученных данных провели на основе непараметрического критерия Манна – Уитни.

Результаты

Особенностью исследования было то, что на наших глазах в течение пяти полевых сезонов происходило зарастание открытых песков и постепенное сокращение численности ушастой круглоголовки. Для измерения скорости зарастания исследуемой территории мы использовали показатель проективного покрытия. Процесс зарастания шел во всех трех типах биотопов: слабо закрепленных, полужакрепленных и закрепленных песках (табл. 1). В результате в 2017 г. слабо закрепленная территория превратилась в полужакрепленную, полужакрепленная – в закрепленную, а проективное покрытие закрепленного участка увеличилось в 1.6 раза, что в целом можно назвать процессом остепнения.

Таблица 1. Изменение проективного покрытия растительности исследуемой территории

Название биотопа	Проективное покрытие (%) 2011 г.	Проективное покрытие (%) 2014 г.	Проективное покрытие (%) 2017 г.
Слабо закрепленные пески	2.2 ± 1.83	5.5 ± 1.5	9.0 ± 2.0
Полужакрепленные пески	9.0 ± 2.0	23.0 ± 8.1	48.5 ± 10.3
Закрепленные пески	29.5 ± 6.5	43.0 ± 9.0	67.0 ± 20.0

Расчет достоверности различий по непараметрическому критерию Манна – Уитни показал, что отмеченные изменения проективного покрытия в целом достоверны (табл. 2).

Изменение характерного биотопа негативно повлияло на численность группировки. Материалы, представленные на диаграмме (рис. 1), показывают, что за первые три года наблюдений общая численность группировки снизилась практически в два раза, в течение следующих двух лет она оставалась на нижнем уровне, а после двухлетнего перерыва наблюдений ушастую круглоголовку на данной территории мы больше не встретили.

Во всех приводимых диаграммах исполь-

зовался показатель абсолютной численности, а не плотности населения, поскольку материал касался только малочисленной группировки.

Снижение общей численности группировки шло, прежде всего, за счет уменьшения числа мигрантов (см. рис. 1). Численность оседлых ящериц оставалась первые три года примерно на одном уровне. На четвертый год оседлых ящериц стало в два раза меньше, а на пятый они полностью исчезли. Такой ход изменения численности говорит о том, что существование малочисленной группировки напрямую зависело от притока мигрирующих особей. Подобный вариант поддержания мозаичной пространственной структуры популяции хорошо известен

Таблица 2. Достоверность различий проективного покрытия растительности исследуемой территории

Вариант сравнения	Критерий Манна – Уитни U эмп.	Уровень значимости
Слабо закрепленные пески, 2011–2014 гг.	9	$p \leq 0.01$
Слабо закрепленные пески, 2014–2017 гг.	15	$p \leq 0.01$
Полузакрепленные пески, 2011– 2014 гг.	14.5	$p \leq 0.01$
Полузакрепленные пески, 2014– 2017 гг.	6	$p \leq 0.01$
Закрепленные пески, 2011–2014 гг.	14.5	$p \leq 0.01$
Закрепленные пески, 2014–2017 гг.	19.5	$0.01 \leq p \leq 0.05$

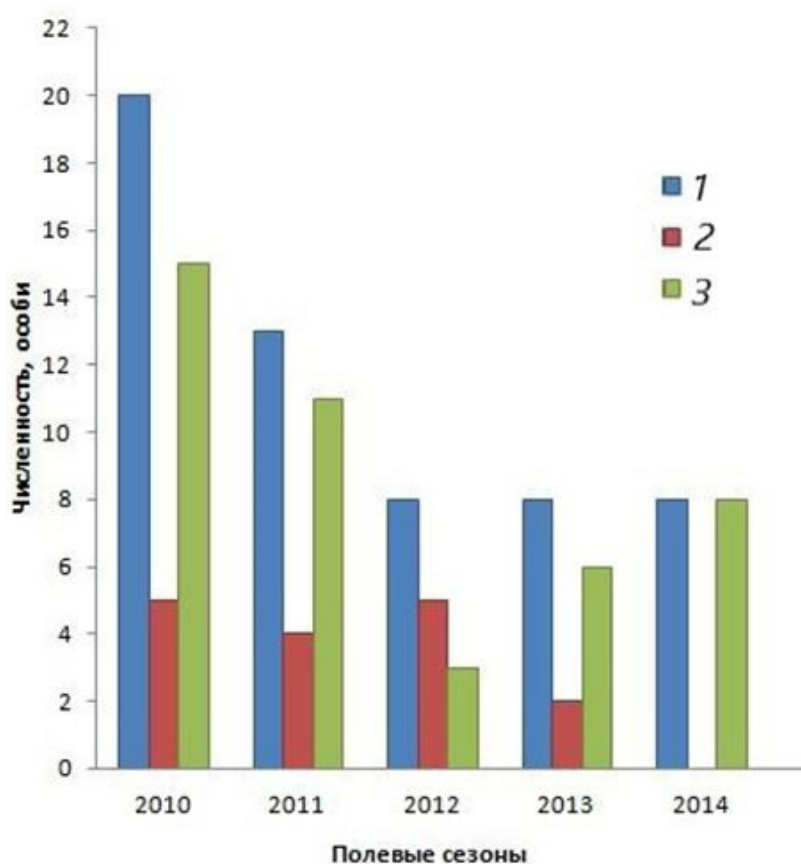


Рис. 1. Динамика численности группировки ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus mystaceus*, май 2010–2014 и 2017 гг. 1 – общее число; 2 – оседлые особи; 3 – мигранты

Fig. 1. Population dynamics of the grouping of the lizard *Phrynocephalus mystaceus mystaceus*, May 2010–2014 and 2017. 1 – total number; 2 – sedentary individuals; 3 – migrating individuals

у позвоночных животных, как в случае расселения, так и в случае падения численности (Шилов, 1977).

Анализ динамики половозрастной структуры мигрирующей части популяции позволил понять, за счет какой популяционной группы поддерживалось существование ис-

следованной группировки (рис. 2).

Основу потока мигрантов составляли неполовозрелые особи, и их численность резко снижалась год от года. Половозрелые самцы и самки составляли незначительную долю неоседлых особей и, по нашим наблюдениям, на участке группировки никогда

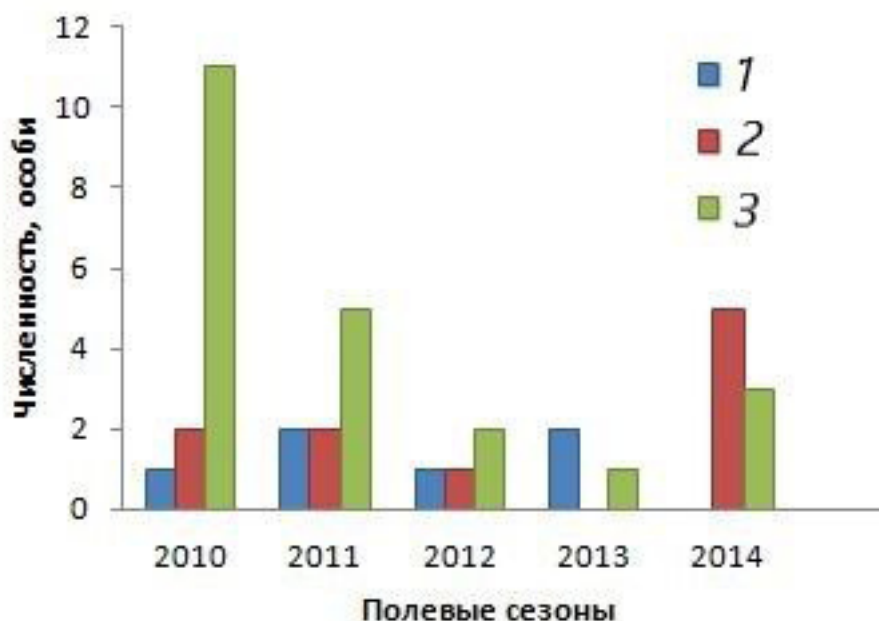


Рис. 2. Динамика половозрастной структуры мигрирующих особей группировки ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus mystaceus*, май 2010–2014 и 2017 гг. 1 – самцы; 2 – самки; 3 – неполовозрелые особи

Fig. 2. Dynamics of sex and age structure of migrating individuals of the lizard *Phrynocephalus mystaceus mystaceus* grouping, May 2010–2014 and 2017. 1 – males; 2 – females; 3 – immature individuals

повторно не встречались. Снижение потока мигрантов в целом и мигрирующего молодняка в частности зависело от отмеченного нами общего падения численности популяции на прилегающей территории.

Анализ половозрастной структуры осед-

лой части группировки позволил понять основу ее стабильности в изученный период, а также проследить процесс сокращения численности группировки и ее исчезновения (рис. 3).

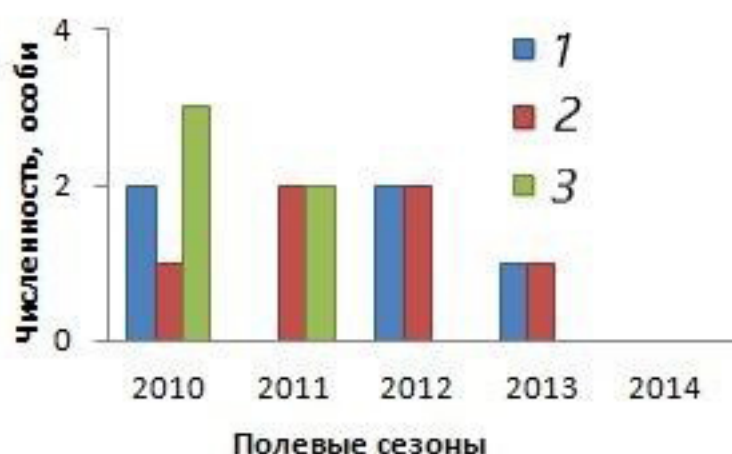


Рис. 3. Динамика половозрастной структуры оседлых особей группировки ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus mystaceus*, май 2010–2014 и 2017 гг. 1 – самцы; 2 – самки; 3 – неполовозрелые особи

Fig. 3. Dynamics of sex and age structure of sedentary individuals of the lizard *Phrynocephalus mystaceus mystaceus* grouping, May 2010–2014 and 2017. 1 – males; 2 – females; 3 – immature individuals

В основе группировки стояли половозрелые животные обоих полов. Неполовозрелые ящерицы пропали на территории на третий год наблюдений. Мечение позволило обнаружить тот факт, что все оседлые самки держались на участке группировки минимум два года подряд, а одна особь встречалась даже три года. Напротив, состав оседлых самцов каждый год обновлялся. Из этого можно сделать вывод, что в основе стабильности изученной группировки стояли половозрелые самки.

Снижение общей численности поселения, таким образом, шло в основном за счет сокращения молодняка. Такое положение, несомненно, свидетельствовало о постепенном сокращении размножения на всей территории популяции. Несмотря на то что на пятый сезон в пределах площади группировки существовал еще значительный поток мигрантов, сама группировка практически исчезла. Основной причиной ее исчезновения послужило изменение характерного для вида биотопа – процесс зарастания всех типов песчаных участков и остепнение биоценоза, показанное нашими геоботаническими наблюдениями.

Обсуждение

Зарастание песчаных пустынь и полупустынь – масштабное явление на территории нашей страны (Лотиев, Батхиев, 2019; Сараев, Пестов, 2010; Табачишин и др., 2006 и др.). Оно представляет собой сукцессионный процесс. Обработка данных основных климатических факторов исследуемой территории показала, что зарастание песков имело положительную коррелятивную зависимость от увеличения общей суммы осадков за последнее десятилетие (Полынова, Мишустин, 2020). Ему также способствовало повсеместное сокращение поголовья скота и исчезновение диких копытных. Зарастание песков отрицательно повлияло не только на численность типичных псаммофилов, но, как показывают наши материалы (Полынова и др., 2019) и работы ряда авторов, и на численность других видов рептилий (Лотиев, Батхиев, 2019; Сараев, Пестов, 2010; Табачишин и др., 2006 и др.). Негативными последствиями зарастания для ящериц, очевидно, являются ухудшения условий передвижения и коммуникации.

Анализ полученных материалов позволил не только ответить на вопрос о причинах сокращения численности исследованной

группировки ушастой круглоголовки, но и понять механизмы переживания видом значительных изменений характерного биотопа. В фундаменте этого механизма лежит поддержание группировки за счет притока мигрантов с близлежащей территории. Основу кочующих животных составляли неполовозрелые особи. Известно, что именно молодые и неполовозрелые особи большинства видов животных обладают повышенной подвижностью и склонностью к расселению (Наумов, 1956, 1963 и др.). Выполняя функцию расселения, молодые особи подпитывают изолированные группировки, что особенно важно в условиях низкой численности популяции. В группу мигрантов могут входить и взрослые животные. Наиболее очевидная причина этого – обострение социальных отношений во внутривидовых группировках. В нашем случае доля половозрелых особей была невелика и причиной их миграций, скорее всего, был поиск пригодных местообитаний.

Поток мигрантов реализует еще одну очень важную функцию, являясь источником внутривидовой информации, главным образом о размерах популяции. Исскающий поток мигрантов служит показателем общего снижения численности. В этом случае для поиска внутривидовых контактов подвижность животных может значительно увеличиться. В нашем материале такой процесс наблюдался в 2014 г., когда все отмеченные ящерицы оказались мигрантами. В ситуации высокой численности значительный поток расселяющихся особей включает механизмы ее авторегуляции (Шилов, 1977).

Основу внутривидовых группировок составляли половозрелые особи. Это закономерно, поскольку основная функция пространственной структуры с интенсивным типом использования территории – поддержание процесса размножения (Шилов, 1977). Именно поэтому в изученной нами группировке исчезновение оседлых половозрелых ящериц обоих полов прошло одновременно и стало концом обитания вида на данной территории. Особый интерес в наших материалах представляет тот факт, что стабильность группы в течение всего периода наблюдений обеспечивала привязанность к участку самок, а не самцов. Можно предположить, что подобная оседлость самок обусловлена

тем, что в пределах территории группировки находились наиболее пригодные места для откладки яиц.

Полученные результаты являются примером общих закономерностей, известных для наземных позвоночных, но недостаточно изученных у пресмыкающихся и ранее не описанных для ушастой круглоголовки. Возможность их экстраполяции требует дальнейших исследований.

Заключение

1. Пятилетние наблюдения за внутривидовой группировкой ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus mystaceus* Pallas, 1776) показали сокращение ее численности вплоть до полного исчезновения на данной территории.
2. Основной причиной деградации груп-

пировки явилось зарастание слабо закрепленных и полужакрепленных песчаных участков характерного для вида биотопа.

3. Поддержание существования внутривидовой группировки в течение ряда лет шло за счет потока мигрантов, проходивших через исследованную территорию.
4. Поток мигрантов в основном состоял из неполовозрелых особей, возрастной группы, обладающей повышенной подвижностью и обычно служащей целям расселения.
5. Ядро внутривидовой группировки составляли оседлые половозрелые особи, причем стабильность группировки определялась привязанностью к территории самок.

Библиография

- Воронов А. Г. Геоботаника. М.: Высшая школа, 1973. 384 с.
- Лотиев К. Ю., Батхиев 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
- Наумов Н. П. Межвидовые и внутривидовые отношения у животных (преимущественно позвоночных) // Зоологический журнал. 1956. Т. 41. Вып. 1. С. 74–89.
- 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-вертливостки (*Phrynocephalus guttatus guttatus*) // Зоологический журнал. 2012. Т. 91. № 11. С. 1411–1414.
- Полынова Г. В., Бажинова А. В., Гриб Е. В. Материалы по пространственной структуре популяции круглоголовки-вертливостки (*Phrynocephalus guttatus guttatus*) в полупустынях Астраханской области // Наземные позвоночные аридных экосистем: Материалы международной конференции, посвященной памяти Н. А. Зарудного. Ташкент: CHINOR ENK, 2012. С. 260–264.
- Полынова Г. В., Мишустин С. С. Изменение пространственной структуры популяции разноцветной ящурки *Eremias arguta deserti* (Gmelin, 1789) в полупустынях Астраханской области // Принципы экологии. 2020. № 2. С. 87–96. DOI: 10.15393/j1.art.2020.10303
- 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
- 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.
- Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во Московского университета, 1977. 263 с.
- Mayhew W. W. Biology of the granite spring lizard, *Sceloporus orcutti* // Amer. Midl. Nat. 1963. Vol. 69, № 2. P. 310–327. DOI: 10.2307/2422913
- Tinkle D. W., Woodward D. W. Relative movements of lizards in natural populations as determined from receptive radii // Ecology. 1967. Vol. 48, № 1. P. 166–168. DOI: 10.2307/1933431

Благодарности

Публикация выполнена при поддержке Программы стратегического академического лидерства РУДН. Авторы благодарят студентов экологического факультета, принимавших участие в сборе полевого материала.

ON THE EXTINCTION OF THE INTRA-POPULATION GROUP OF THE LIZARD *PHRYNOCEPHALUS MYSTACEUS MYSTACEUS* (PALLAS, 1776) IN THE OVERGROWN SEMI-DESERTS OF THE ASTRAKHAN REGION

POLYNOVA
Galina Vyacheslavovna

*PhD, Peoples' Friendship University of Russia (RUDN University),
galinapolynova@mail.ru*

POLYNOVA
Olga Evgenievna

*PhD, Peoples' Friendship University of Russia (RUDN University),
olgapolynova@yandex.ru*

Keywords:

Phrynocephalus
mystaceus mystaceus
population reduction
sex-age structure of the
population
sand overgrowth

Summary: Five-year observations of the intra-population grouping of the toad-headed agama *Phrynocephalus mystaceus mystaceus* (Pallas, 1776) were carried out in semi-deserts of the Astrakhan region. It showed a reduction in its number up to complete extinction in this territory. The main reason for the degradation of the grouping was the overgrowth of weakly fixed and semi-fixed sandy areas - a typical biotope for the species. The process of overgrowth is shown on the materials of the description of geobotanical sites, the projective cover of which significantly increased during the observation period. The nucleus of the intra-population group was composed of sedentary sexually mature individuals, and its stability was determined by attachment to the site of females that repeatedly met in the study area in successive seasons. Sedentary males and females disappeared from the territory at the same time. The experience of significant changes by the species grouping in the characteristic biotope for a lot of years was due to the influx of migrants passing through the studied territory. This mechanism is well known in mammals and insufficiently studied in reptiles. The flow of migrants mainly consisted of immature individuals, an age group with increased mobility, which usually serves the purpose of resettlement. The decrease in the influx of nomadic individuals, apparently related to the general decline in the number of species in the surrounding area, led, in the end, to the disappearance of the group.

Reviewer: B. S. Tuniev

Received on: 06 March 2020

Published on: 14 February 2021

References

- Lotiev K. Yu. Bathiev A. M. 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
- Mayhew W. W. Biology of the granite spring lizard, *Sceloporus orcutti*, *Amer. Midl. Nat.* 1963. Vol. 69, No. 2. P. 310–327. DOI: 10.2307/2422913
- Naumov N. P. *Animal ecology*. M.: Vysshaya shkola, 1963. 618 p.
- Naumov N. P. Interspecific and intraspecific relations in animals (mainly vertebrates), *Zoologicheskii zhurnal*. 1956. T. 41. Vyp. 1. P. 74–89.
- Polynova G. V. Bazhinova A. V. Grib E. V. Materials on the spatial structure of the population of *Phrynocephalus guttatus guttatus* in the semi-deserts of the Astrakhan region, *Nazemnye pozvonochnye aridnyh ekosistem: Materialy mezhdunarodnoy konferencii, posvyaschennoy pamyati N. A. Zarudnogo*. Tashkent: CHINOR ENK, 2012. P. 260–264.
- Polynova G. V. Bazhinova A. V. Taking into account the characteristics of activity in the evaluation of the *Phrynocephalus guttatus guttatus* population number, *Zoologicheskii zhurnal*. 2012. T. 91. No. 11. P. 1411–1414.
- Polynova G. V. Mishustin S. S. Polynova O. E. Reptiles' community dynamics 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
- Polynova G. V. Mishustin S. S. Changes in the spatial structure of the population of the stepperunner

- Eremias *arguta deserti* (Gmelin, 1789) in the semi-deserts of the Astrakhan region, *Principy ekologii*. 2020. No. 2. P. 87–96. DOI: 10.15393/j1.art.2020.10303
- Saraev F. A. Pestov M. V. On the cadastre of the reptiles in the region of the northern and north-eastern Caspian Sea, *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 bases of population relations in animals. M.: Izd-vo Moskovskogo universiteta, 1977. 263 p.
- Tabachishin V. G. Zav'yalov E. V. Tabachishina E. I. Spatial distribution of *Eremias arguta* (Pallas, 1773) in north of its habitat in the Volga region, *Sovremennaya gerpetologiya*. 2006. T. 5/6. P. 117–124.
- Tinkle D. W., Woodward D. W. Relative movements of lizards in natural populations as determined from receptive radii, *Ecology*. 1967. Vol. 48, No. 1. P. 166–168. DOI: 10.2307/1933431
- Voronov A. G. *Geobotanics*. M.: Vysshaya shkola, 1973. 384 p.



УДК УДК 574.3.591

ПОКАЗАТЕЛИ ЛЕЙКОЦИТАРНОЙ СИСТЕМЫ КРОВИ УЖА ВОДЯНОГО *NATRIX TESSELLATA* СЕВЕРНОГО И ВОСТОЧНОГО ПРИКАСПИЯ

РОМАНОВА
Елена Борисовна

доктор биологических наук, Национальный исследовательский
Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского,
romanova@ibbm.unn.ru

СОЛОМАЙКИН
Евгений Игоревич

Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского,
e7v4gen5iy@yandex.ru

БАКИЕВ
Андрей Геннадьевич

кандидат биологических наук, Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, *herpetology@list.ru*

ГОРЕЛОВ
Роман Андреевич

кандидат биологических наук, Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, *gorelov.roman@mail.ru*

КЛЕНИНА
Анастасия Александровна

кандидат биологических наук, Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, *colubrida@yandex.ru*

Ключевые слова:
уж водяной
Natrix tessellata
формула крови
лейкоцитарные
индексы
периферическая кровь

Аннотация: Змеи имеют вполне развитую кроветворную и иммунную системы, демонстрируют реакции на весь спектр экологических факторов среды обитания и являются уникальным объектом для экологических исследований. Вопросы оценки иммунного статуса змей под воздействием антропогенного пресса в разных биотопических условиях среды остаются малоизученными, и особенно актуален поиск популяционных маркеров, позволяющих оценить работу эффекторных механизмов иммунной системы, определяющих процесс формирования адаптивных реакций организма. Целью работы являлась сравнительная оценка показателей лейкоцитарной системы крови ужа водяного *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) из популяций Северного и Восточного Прикаспия. Лимфоцитарно-гранулоцитарный состав лейкограмм периферической крови ужа водяного Северного и Восточного Прикаспия характеризовался преобладанием агранулоцитов (70–75 %), доля гранулоцитов составляла 25–30 %. Установлено перераспределение соотношения гранулоцитов к агранулоцитам в крови особей из популяций разных биотопов. В крови особей Восточного Прикаспия выявлено повышенное содержание гетерофилов, моноцитов и пониженное содержание лимфоцитов по сравнению с выборкой из попу-

ляции Северного Прикаспия. Межполовые различия наблюдались в отношении содержания азурофилов, доля которых в крови самок ужа водяного Северного Прикаспия была выше по сравнению с самцами. Интегральные индексы (ИСГЭ, ИЛГ, ИСГЛ) выявили однотипный характер изменчивости параметров лейкоцитарной системы крови самок и самцов, обитающих в районах Прикаспийской низменности. Выявленные различия в параметрах лейкоцитарной системы крови ужа водяного, возможно, связаны с сезонной онтогенетической активностью змей. Неспецифическая защитная система крови змей быстрее и эффективнее реагирует на широкий спектр патогенных антигенов среды обитания по сравнению с адаптивными ответами, поэтому в период спаривания именно врожденная система защиты, характеризующаяся более высоким развитием у эктотермных животных, обеспечивала максимальную защиту и устойчивое функционирование организма.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: В. Н. Куранова

Получена: 15 июля 2020 года

Подписана к печати: 28 марта 2021 года

Введение

Ареалы ужеобразных змей рода *Natrix* Laurenti, 1768 охватывают все расположенные на территории Волжского бассейна 39 субъектов Российской Федерации и две области Казахстана (Табачишин, Табачишина, 2002; Чугуевская, 2005; Бакиев и др., 2009). Имеются обширные сведения по морфологии, распространению, численности, плотности, размерно-половой структуре популяций, размножению, сезонной и суточной активности, термобиологии, питанию, паразитам и потребителям ужей рода *Natrix* в Волжском бассейне (Bakiev et al., 2011; Litvinov et al., 2011; Кленина, Бакиев, 2015; Кленина и др., 2015). Установлено, что змеи имеют вполне развитую кроветворную и иммунную системы и демонстрируют реакции на весь спектр экологических факторов, характерных для среды их обитания (Davis et al., 2008; Kobolkuti et al., 2012; Lisicic et al., 2013). Кровь змей имеет много общего, с одной стороны, с кровью рыб и амфибий, с другой – птиц и млекопитающих (Cooper et al., 1985), что делает их уникальным объектом для экологических исследований. Известно, что клеточные механизмы неспецифической резистентности у рептилий представлены набором лейкоцитов: моноцитами, базофилами, эозинофилами и гетерофилами, реакции адаптивного иммунного ответа обеспечиваются лимфоцитами (Davis et al., 2008; Arican, Cisek, 2010; Павлов, Юсупов, 2015; Васильев, 2016 и др.). Получены популяционные лейкоцитарные формулы крови ужа обыкновенного и ужа водяного Самарской области. Выявлены межвидовые различия, происходящие в крови этих змей до и после откладывания яиц, связанные с актива-

цией естественного иммунитета животных (Романова и др., 2015). Выявлены различия в лейкоцитарном составе крови ядовитых и неядовитых змей (Романова и др., 2017). В настоящее время антропогенная трансформация местообитаний имеет глобальный характер, при этом индивидуальная аккомодация на изменяющиеся экологические условия среды во многом определяется способностью организма нормализовать иммуногематологическую систему гомеостаза. В этой связи актуальность и дальнейшие перспективы изучения адаптивных реакций системы крови и механизмов регуляции защитных функций организма змей не вызывают сомнений и необходимы как для теории, так и для решения практических природоохранных вопросов в области экологии отдельных видов.

Целью работы являлась сравнительная оценка показателей лейкоцитарной системы крови ужа водяного (*Natrix tessellata* Laurenti, 1768) популяций Северного и Восточного Прикаспия в разные периоды сезонной активности.

Материалы

Отлов ужа водяного и лабораторные исследования велись на территории Северного (РФ, Астраханская область) и Восточного (Казахстан, Мангистауская область) Прикаспия (рис. 1). Все работы со змеями проводили в соответствии с «Международными рекомендациями по проведению медико-биологических исследований с использованием животных» (International Recommendations..., 2012). В исследованиях использовали только половозрелых змей. Объем материала и краткая характеристика мест отлова представлены в табл. 1.



Рис. 1. Карта-схема мест отлова ужа водяного. Северный Прикаспий: 1 – Астраханская область, Красноярский район, пос. Комсомольский, с. Лапас; 2 – Астраханская область, Красноярский район, р. Ахтуба, пос. Белячий, с. Ясын-Сокан; 3 – Астраханская область, Харабалинский район, пос. Бугор, с. Михайловка; 4 – Астраханская область, Харабалинский район, г. Харабали. Восточный Прикаспий: 5 – Казахстан, Мангистауская область, окрестности с. Кызылозен

Fig. 1. Schematic map of *Natrix tessellata* trapping stations. Northern Pre-Caspian: 1 – village Lapas, settlement Komsomol'sky, Krasnoyarsky region, Astrahanskaya oblast'; 2 – v. Jasyn-Sokan, s. Belyachy, Krasnoyarsky region, Astrahanskaya oblast'; 3 – v. Mihaylovka, s. Bugor, Harabalinsky region, Astrahanskaya oblast'; 4 – Harabali city, Harabalinsky region, Astrahanskaya oblast'. Eastern Pre-Caspian: 5 – v. Kyzylozen, Mangistauskaya oblast', Kazahstan

В местах отлова ужей на территории Астраханской области антропогенное влияние было более выражено по сравнению с территорией Казахстана.

Методы

Для получения образцов крови животных обездвигивали путем захвата и делали пункцию верхнечелюстной вены иглой, смоченной в растворе гепарина, для взятия крови и приготовления мазков. Все работы проводились в соответствии с «Международными рекомендациями по проведению медико-биологических исследований с использованием животных» (International Recommendations..., 2012). Для каждой особи готовили по два мазка крови. После фикс-

сации в смеси спирт : эфир (1 : 1) мазки окрашивали по Романовскому – Гимзе в течение 20 мин. (Ромейс, 1954). Дифференцированный подсчет лейкоцитов проводили на бинокулярном микроскопе Meiji Techno серии MT 4000 с иммерсией (×1500). Всего проанализировано 206 препаратов и просмотрено 2060 лейкоцитов. С учетом морфологических особенностей определяли шесть типов лейкоцитарных клеток (в %): гранулоциты (гетерофилы, базофилы, эозинофилы) и агранулоциты (азурофилы, моноциты, лимфоциты) (Campbell, 2006; Хайрутдинов, Соколина, 2010; Павлов, 2019). На основании лейкоцитарной формулы крови рассчитаны интегральные лейкоцитарные индексы (отн. ед.):

Таблица 1. Краткая эколого-географическая характеристика мест отлова ужа водяного *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768)

Время отлова	Место отлова	Самки (экз.)	Самцы (экз.)
<i>Районы Северного Прикаспия</i>			
23.08.17– 24.08.17	Астраханская область, Красноярский район, между пос. Комсомольский и с. Лапас (координаты: 46°55'42.2"N, 47°51'45.6"E) (место водопоя скота и рыбалки местных жителей)	17	8
25.08.17	Астраханская область, Красноярский район, р. Ахтуба, между пос. Беячий и с. Ясын-Сокал (координаты: 46°40'48.4"N, 48°04'12.9"E) (частое место рыбной ловли и проезда автотранспорта)	10	6
26.08.17	Астраханская область, Харабалинский район, между пос. Бугор и с. Михайловка (координаты: 47°36'18.5"N, 46°53'15.2"E) (запруженный участок, частое место отдыха местных жителей)	3	1
26.08.17	Астраханская область, Харабалинский район, южные окрестности г. Харабали (координаты: 47°22'50.2"N, 47°17'08.4"E) (близкое расположение населенного пункта, частый проезд автотранспорта)	2	2
Всего		33	17
<i>Район Восточного Прикаспия</i>			
01.05.19– 2.05.19	Казахстан, Мангистауская область, окрестности с. Кызылозен (координаты 44.17.55 с. ш., 50.30.16 в. д.) (каменистый берег Каспийского моря, редко посещаемый местным населением)	27	27
Всего		27	27
Итого		104 экз.	

1. Индекс сдвига лейкоцитов (ИСЛ), отн. ед.: $= \sum \text{гранулоцитов} / \sum \text{агранулоцитов}$;
 2. Индекс соотношения лимфоцитов и эозинофилов (ИСЛЭ), отн. ед.: $= \text{Л} / \text{Э}$;
 3. Индекс соотношения гетерофилов и эозинофилов (ИСГЭ), отн. ед.: $= \text{Г} / \text{Э}$;
 4. Лимфоцитарно-гранулоцитарный индекс (ИЛГ), отн. ед.: $= \text{Л} \cdot 10 / (\text{Э} + \text{Г} + \text{Б})$;
 5. Индекс соотношения гетерофилов и лимфоцитов (ИСГЛ), отн. ед.: $= \text{Г} / \text{Л}$,
- где Л – лимфоциты; Э – эозинофилы; Г – гетерофилы; Б – базофилы.

Статистическая обработка. Анализ полученных данных проводили методами непараметрической статистики с расчетом критериев: Краскела – Уоллиса (H) (при множественном сравнении независимых групп по одному признаку), Манна – Уитни (U) и Данна (D) (при попарном сравнении групп) в пакете прикладных программ Statistica. За величину статистической значимости принимали $\alpha = 0.05$. При проведении множественных сравнений производилась коррекция критического уровня значимости. С учетом

вида распределения центральные тенденции и рассеяние изученных показателей описывали медианой (Me) и интерквартильным размахом (IQR) (значения 25-го и 75-го перцентилей) (Реброва, 2006).

Результаты

Исследование качественного и количественного состава лейкоцитов крови рептилий связано с рядом трудностей, обусловленных как особенностями морфологии клеток, диффузностью кроветворения, так и внешними факторами (Павлов, 2019). Для поддержания гомеостаза организма в специфических условиях среды обитания животные используют набор универсальных эффекторных клеток. У змей это зернистые лейкоциты (гранулоциты), характеризующиеся наличием крупного сегментированного ядра и присутствием в цитоплазме специфических гранул, представлены базофилами, эозинофилами и гетерофилами (Campbell, 2006). Мононуклеарные клетки (азурофилы, моноциты и лимфоциты), в отличие от агранулоцитов млекопитающих, имеют многочисленные мелкие гранулы в

цитоплазме. Моноциты – крупные клетки с бобовидным ядром, смещенным от центра клетки, являются фагоцитами, обрабатывают антигены, высвобождают цитокины – гуморальные регуляторы межклеточных взаимодействий (Arican, Cicek, 2010). Азурофилы имеют меньшие размеры по сравнению с моноцитами, крупное округлое ядро, также характеризуются высокой фагоцитарной активностью (Salakij et al., 2002). Лимфоциты – клетки округлой или овальной формы с округлым ядром, обеспечивают реализацию

специфических реакций иммунной системы организма (Davis et al., 2008).

Лимфоцитарно-гранулоцитарный состав лейкограмм периферической крови ужа водяного Северного и Восточного Прикаспия характеризовался преобладанием агранулоцитов (70–75 %), доля гранулоцитов составляла 25–30 % (табл. 2). Значимые различия в лейкограммах исследованных выборок ужа водяного выявлены по содержанию как гранулоцитов (гетерофилов), так и агранулоцитов (моноцитов и лимфоцитов).

Таблица 2. Лейкоцитарный состав периферической крови ужа водяного *Natrix tessellata* Северного и Восточного Прикаспия

Статистические показатели	Гетерофилы, %	Базофилы, %	Эозинофилы, %	Азурофилы, %	Моноциты, %	Лимфоциты, %
Северный Прикаспий ($n = 50$)						
Me	5.00	9.50	9.00	8.00	6.50	62.25
IQR	2.00	4.00	4.00	2.00	2.00	7.00
Восточный Прикаспий ($n = 54$)						
Me	12.00	9.50	8.25	8.00	11.25	51.75
IQR	4.25	5.25	5.25	4.25	5.50	8.50
U	6.68	1.43	0.93	1.28	6.23	5.65
p – уровень значимости	< 0.01	0.15	0.35	0.20	< 0.01	< 0.01

Примечание. Жирным шрифтом выделены статистически значимые различия ($\alpha = 0.05$).

Сравнительный анализ лейкограмм не выявил межполовых различий в морфологическом составе периферической крови ужа водяного Восточного Прикаспия. В лейкоцитарном профиле крови *N. tessellata* Северного Прикаспия межполовые различия наблюдались только в отношении азурофилов, доля которых в крови самок была выше по сравнению с самцами ($D = 2.64$, $p = 0.05$). Механизм таких различий между полами не ясен, но можно предположить, что в зависимости от сезонных изменений у полов наблюдаются разные колебания в количестве азурофилов.

Определение лейкоцитарной формулы является необходимой составной частью общего анализа крови. Однако отдельные ее показатели не дают целостного представления о реакциях системы крови и организма на воздействие различных факторов. Поэтому для интегральной оценки состояния системы крови используют лейкоцитарные интегральные индексы, отражающие взаимосвязи клеток крови и позволяющие оценить работу эффекторных механизмов им-

мунной системы.

Сравнительный анализ интегральных показателей выявил в популяции *N. tessellata* Восточного Прикаспия повышенное значение индексов ИСЛ, ИСГЭ, ИСГЛ и более низкое значение ИЛГ по сравнению с популяцией вида Северного Прикаспия (табл. 3).

Полученные результаты свидетельствовали о перераспределении соотношения гранулоцитов ($U = 2.95$, $p = 0.003$) к агранулоцитам ($U = 1.96$, $p = 0.04$) в крови исследованных популяций. В иммунологических показателях крови особей Восточного Прикаспия преобладала неспецифическая защитная составляющая. Напротив, усредненная лейкограмма особей популяции ужей Северного Прикаспия имела ярко выраженный лимфоцитарный профиль, что свидетельствовало о возрастании специфической реактивности организма (рис. 2). Отметим, что активация специфических реакций иммунной системы (содержание лимфоцитов) прослеживалась в лейкоцитарном составе крови у самцов и самок популяции Северного Прикаспия.

Таблица 3. Значение интегральных индексов периферической крови ужа водяного *Natrix tessellata* Северного и Восточного Прикаспия

Статистические показатели	ИСЛ	ИСЛЭ	ИСГЭ	ИЛГ	ИСГЛ
Северный Прикаспий ($n = 50$)					
Me	0.34	7.09	0.61	23.63	0.09
IQR	0.07	3.25	0.38	8.89	0.03
Восточный Прикаспий ($n = 54$)					
Me	0.40	6.57	1.43	18.08	0.25
IQR	0.16	4.38	1.04	8.12	0.11
U	3.25	0.58	6.11	4.37	6.78
p – уровень значимости	< 0.01	0.56	< 0.01	< 0.01	< 0.01

Примечание. Жирным шрифтом выделены статистически значимые различия ($\alpha = 0.05$).

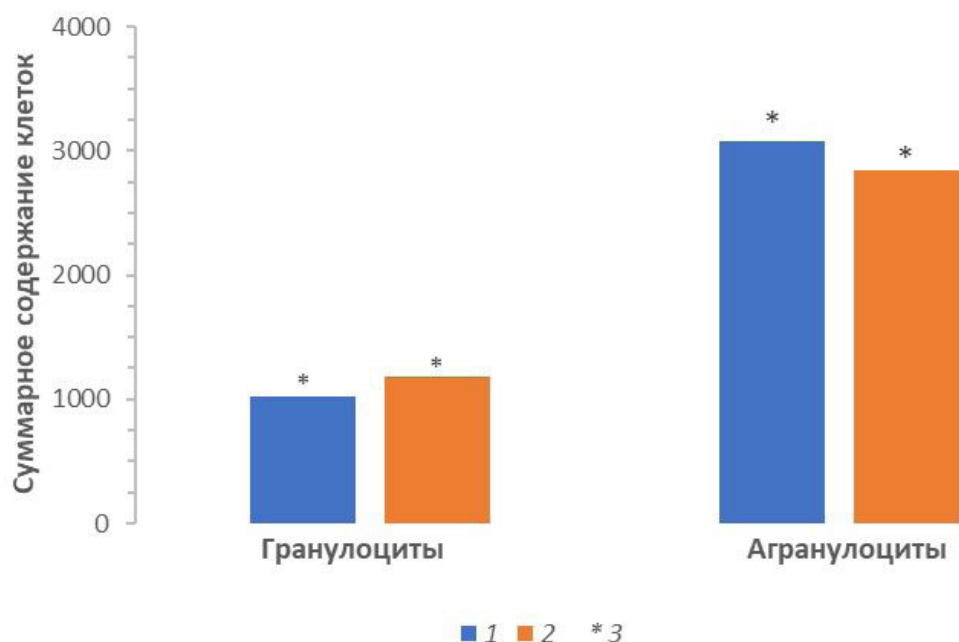


Рис. 2. Перераспределение соотношения гранулоцитов к агранулоцитам в составе периферической крови особей ужа водяного Прикаспийской низменности. 1 – Северный Прикаспий; 2 – Восточный Прикаспий; 3 – статистически значимые различия

Fig. 2. Redistribution of the ratio of granulocytes to agranulocytes in the peripheral blood of *N. tessellata* of the Caspian Lowland. 1 – Northern Pre-Caspian; 2 – Eastern Pre-Caspian; 3 – statistically significant differences between groups

Особенностью морфологической картины и самок, и самцов ужа водяного Восточного Прикаспия являлось повышенное содержание в крови гетерофилов и моноцитов, которое статистически значимо превышало аналогичные показатели самок и самцов ужа водяного в популяции Северного Прикаспия (табл. 4).

Количество гетерофилов в крови рептилий может зависеть от наличия заболеваний или повреждения тканей (Campbell, 2006). В мазках крови ужа водяного Восточного Прикаспия токсических гетерофилов (появление

которых связано с бактериальными инфекциями) не наблюдалось. Повышенные доли гетерофилов и моноцитов в крови особей этой выборки ужа могли быть связаны со строго индивидуальными факторами, такими как восприимчивость отдельной змеи к стрессу, наличие микроорганизмов в окружающей среде или некоторые другие внутренние и внешние факторы.

Интегральные индексы (ИСГЭ, ИЛГ, ИСГЛ) выявили однотипный характер изменчивости параметров лейкоцитарной системы крови самок и самцов, обитающих в районах

Таблица 4. Лейкограммы крови самок и самцов ужа водяного *Natrix tessellata* Прикаспийской низменности

Статистические показатели	Гетерофилы, %	Базофилы, %	Эозинофилы, %	Азурофилы, %	Моноциты, %	Лимфоциты, %
Северный Прикаспий, самки ($n = 33$)						
Me	5.00	9.00	10.00	9.00	7.00	59.00
IQR	1.50	3.50	4.00	3.00	1.50	6.50
Восточный Прикаспий, самки ($n = 27$)						
Me	12.50	10.00	8.00	8.00	11.00	51.50
IQR	3.50	8.50	4.00	4.50	5.00	10.00
U	5.16	0.13	2.15	0.49	3.99	3.44
p – уровень значимости	<0.001	1.00	0.19	1.00	0.0004	0.003
Северный Прикаспий, самцы ($n = 17$)						
Me	5.00	10.00	8.00	7.00	6.00	65.50
IQR	1.75	1.75	3.50	1.00	1.75	5.50
Восточный Прикаспий, самцы ($n = 27$)						
Me	11.50	9.00	8.50	8.00	11.50	52.00
IQR	5.25	4.50	5.50	5.00	5.25	8.50
U	4.41	2.33	1.18	2.84	4.88	4.88
p – уровень значимости	< 0.001	0.12	1.00	0.03	< 0.001	< 0.001

Примечание. Жирным шрифтом выделены статистически значимые различия ($\alpha = 0.05$)

Прикаспийской низменности. Так, например, индексы соотношения гетерофилов к лимфоцитам (ИСГЛ) и гетерофилов к эозинофилам (ИСГЭ) были статистически значимо выше у самцов и у самок ужа водяного Восточного Прикаспия по сравнению с особями Северного Прикаспия (рис. 3).

Обсуждение

Подводя итог проведенному исследованию, отметим, что лимфомиелоидный комплекс рептилий достаточно гетерогенен и фактически соответствует лимфоидной системе высокоорганизованных позвоночных животных. Рептилии подвергаются атаке самых разнообразных инфекционных и неинфекционных агентов, действию которых препятствуют две формы иммунного реагирования: неспецифический (врожденный) иммунитет и специфический (адаптивный, приобретенный) иммунитет. Врожденная система характеризуется более высоким развитием, быстро и эффективно реагирует на широкий спектр патогенных антигенов среды обитания по сравнению с адаптивными ответами. Иммунная система рептилий (наземных эктотермных животных) способна реагировать в широком диапазоне темпера-

тур, но наиболее высокие ответы наблюдаются при определенной, оптимальной для конкретного вида температуре, поэтому исследование иммунных реакций требует учета временных и климатических факторов. Стратегия иммунной защиты определяется не только онтогенетическими особенностями рептилий, но и путем поступления, величиной и длительностью воздействия антигенов (Coico, 2003). Хорошо известно, что на проявление лейкоцитарного профиля крови и иммунный статус организма змей оказывают влияние возраст, пол, физиологическое состояние животных, а также сезоны года и изменение абиотических факторов среды (Павлов, Юсупов, 2015). Перечисленные факторы накладываются друг на друга и оказывают комбинированное действие на организм. Выявленные различия в параметрах лейкоцитарной системы крови между выборками из популяций ужа водяного в первую очередь связаны с сезонной динамикой физиологической активности животных. Уж водяной Северного Прикаспия был отловлен ближе к концу сезона физиологической активности, особи Восточного Прикаспия, напротив, в брачный период, связанный со спариванием и максимальной сезонной ак-

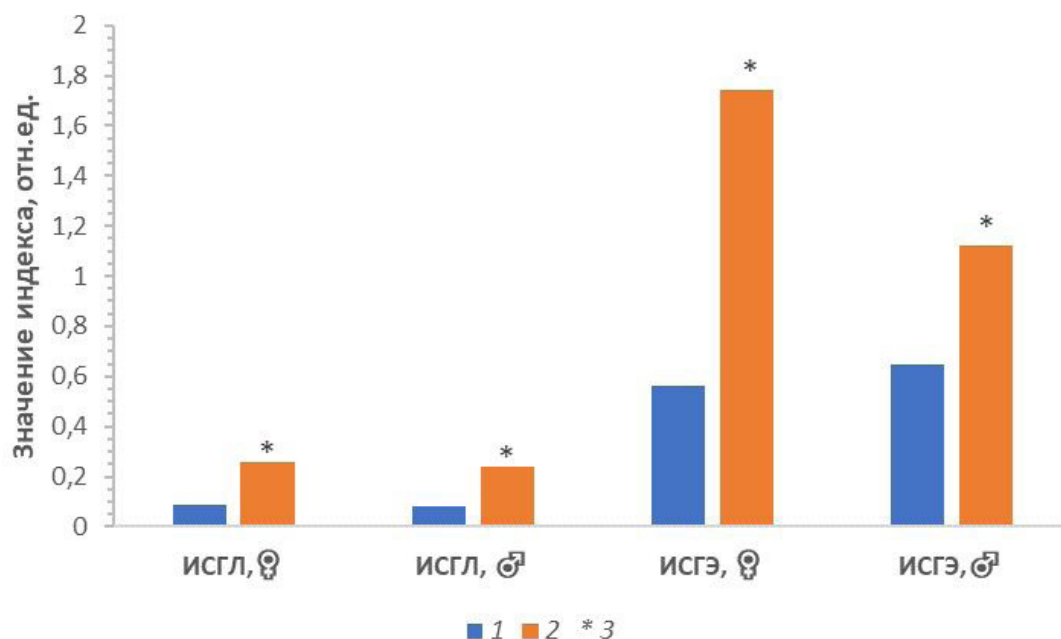


Рис. 3. Значение индекса отношения гетерофилов к лимфоцитам (ИСГЛ) и эозинофилам (ИСГЭ) для самок и самцов ужа водяного Северного и Восточного Прикаспия. 1 – Северный Прикаспий; 2 – Восточный Прикаспий; 3 – статистически значимые различия

Fig. 3. Values of the index of the ratio of heterophiles to lymphocytes in males and females of *N. tessellata* from the Northern and Eastern Pre-Caspian. 1 – Northern Pre-Caspian; 2 – Eastern Pre-Caspian; 3 – statistically significant differences

тивностью. Большинство изменений в организме являются иммуноопосредованными или же напрямую детерминированы влиянием иммунологических факторов. Взаимоотношения организма со средой обитания являются результатом воздействия, с одной стороны, антигенов (ксенобиотиков), а с другой – распознавания и реагирования на эти антигены иммунной системы организма. Любые экологические факторы, изменяющие иммунологическую реактивность организма животных, могут нарушать формирование сложных механизмов обеспечения гомеостатического равновесия в системе «организм – среда обитания».

Заключение

В процессе адаптации к среде обитания и разных сроков онтогенетической активности у змей изменяются показатели клеточной и гуморальной защиты, что отражается на морфологическом составе крови. Вследствие

этого особенно актуален поиск популяционных маркеров, позволяющих оценить работу эффекторных механизмов иммунной системы, а также уровень иммунологической реактивности, определяющие процесс формирования адаптивных реакций. Используемые в работе интегральные лейкоцитарные индексы обладали информативностью, иллюстрировали активацию специфической составляющей иммунитета особей ужа водяного Северного Прикаспия при подготовке к зимовке. Неспецифическая защитная система крови змей быстрее и эффективнее реагирует на широкий спектр патогенных антигенов среды обитания по сравнению с адаптивными ответами, поэтому в период спаривания именно врожденная система защиты, характеризующаяся более высоким развитием у эктотермных животных, обеспечивала максимальную защиту и устойчивое функционирование организма.

Библиография

- Бакиев А. Г., Маленев А. Л., Зайцева О. В., Шуршина И. В. Змеи Самарской области. Тольятти: ООО «Кассандра», 2009. 170 с.
- Васильев Д. Б. Ветеринарная герпетология. М.: Аквариум, 2016. 392 с.
- Кленина А. А., Бакиев А. Г. Объем яиц в кладках обыкновенного ужа *Natrix natrix* и водяного ужа *N. tessellata*: работа над ошибками // Принципы экологии. 2015. Т. 4, № 4. С. 11–21.
- Кленина А. А., Гордеев Д. А., Прилипко С. К. Питание ужей рода *Natrix* в Волгоградской области //

- Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2015. Т. 17, № 4 (4). С. 718–720.
- Павлов А. В. Ключевые моменты гематологии рептилий: особенности оценки лейкоцитарной части крови // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2019. № 1 (25). С. 138–152. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-1-14.
- Павлов А. В., Юсупов Р. Х. Система крови // Гадюки (Reptilia: Serpentes: Viperidae: *Vipera*) Волжского бассейна. Ч. 1. Тольятти: Кассандра, 2015. С. 137–155.
- Реброва О. Ю. Статистический анализ медицинских данных. М.: МедиаСфера, 2006. 312 с.
- Романова Е. Б., Соломайкин Е. И., Бакиев А. Г., Горелов Р. А., Кленина А. А. Иммуногематологические показатели ядовитых и неядовитых змей на территориях Волжского бассейна с разной антропогенной трансформацией // Известия Самарского НЦ РАН. 2017. Т. 19, № 2. С. 54–61.
- Романова Е. Б., Николаев В. Ю., Бакиев А. Г., Кленина А. А. Особенности лейкоцитарного состава крови самок обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) и водяного ужа (*N. tessellata*) (Reptilia: Colubridae) Самарской области // Современная герпетология. 2015. Т. 15. Вып. 1/2. С. 69–76.
- Ромейс Б. Микроскопическая техника / Пер. с нем. проф. В. Я. Александрова и З. И. Крюкова; Под ред. И. И. Соколова. М.: Изд-во иностр. лит., 1954. 719 с.
- Табачишин В. Г., Табачишина И. Е. Распространение и особенности экологии обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) на севере Нижнего Поволжья // Поволжский экологический журнал. 2002. № 2. С. 179–183.
- Хайрутдинов И. З., Соколова Ф. М. Характеристика крови рептилий и ее связь с условиями среды обитания. Казань: Казанский университет, 2010. 44 с.
- Чугуевская Н. М. Ужи (Serpentes, Colubridae, *Natrix*) Волжского бассейна: Экология и охрана : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2005. 20 с.
- Arican H., Cicek K. Morphology of peripheral blood cells from various species of Turkish herpetofauna // Acta Herpetologica. 2010. Vol. 5, No 2. P. 179–198.
- Bakiev A., Kirillov A., Mebert K. Diet and Parasitic Helminths of Dice Snakes from the Volga Basin, Russia // The Dice Snake, *Natrix tessellata*: Biology, Distribution and Conservation of a Palaearctic Species / Mertensiella. 2011. № 18. P. 325–329.
- Campbell T. W. Clinical pathology of reptiles // Reptile medicine and surgery. 2nd edition. St. Louis (MO): Saunders Publishing, 2006. P. 453–470.
- Cooper E. L., Klempau A. E., Zapata A. G. Reptilian Immunity // Biol. Reptilia. New York, 1985. Vol. 14. P. 601–636.
- Coico R. Immunology. A Short Course. Hoboken; NJ: Wiley-Liss Publications, 2003. 237 p.
- Davis A. K., Maney D. L., Maerz J. C. The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologists // Functional Ecology. 2008. Vol. 22. P. 760–767.
- International Recommendations for Biomedical Research Using Animals. 2012. URL: https://grants.nih.gov/grants/olaw/guiding_principles_2012.pdf
- Kobolkuti L., Cadar D., Czirjak G., Niculae M. et al. The Effects of Environment and Physiological Cyclicity on the Immune System of Viperinae // The Scientific World Journal. 2012. Vol. 4. DOI: 10.1100/2012/574867
- Lisicic D., Dikic D., Benkovic V., Knezevic A. H. et al. Biochemical and hematological profiles of a wild population of the nose-horned viper *Vipera ammodytes* (serpentes: Viperidae) during autumn, with a morphological assessment of blood cells // Zoological studies. 2013. Vol. 52, № 1. P. 11–20.
- Litvinov N., Bakiev A., Mebert K. Thermobiology and Microclimate of the Dice Snake at its Northern Range Limit in Russia // The Dice Snake, *Natrix tessellata*: Biology, Distribution and Conservation of a Palaearctic Species / Mertensiella. 2011. № 18. P. 330–335.
- Salakij C., Salakij J., Chanhom L. Comparative hematology, morphology and ultrastructure of blood cells in Monocellate cobra (*Naja kaouthia*), Siamese spitting cobra (*Naja siamensis*) and Golden spitting cobra (*Naja sumatrana*) // Kasetsart J. (Nat. Sci.). 2002. Vol. 36. P. 291–300.

Благодарности

Авторы признательны к. б. н., доценту, старшему научному сотруднику Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника Алексею Владиленовичу Павлову за ценные советы при проведении дифференцированного анализа лейкоцитарного состава крови.

INDICATORS OF THE LEUKOCYTE SYSTEM OF THE BLOOD OF THE TESSELATED WATER SNAKE *NATRIX TESSELLATA* OF THE NORTHERN AND EASTERN PRE-CASPIA

ROMANOVA
Elena Borisovna

D.Sc., N.I.Lobachevsky National Research University of Nizhny Novgorod, romanova@ibbm.unn.ru

SOLOMAYKIN
Evgeny Igorevich

N.I.Lobachevsky National Research University of Nizhny Novgorod, e7v4gen5iy@yandex.ru

BAKIEV
Andrey Gennadyevich

Ph.D., Samara Federal Research Center RAS, Institute of Ecology of the Volga River Basin of RAS, Russia, herpetology@list.ru

GORELOV
Roman Andreevich

Ph.D., Samara Federal Research Center RAS, Institute of Ecology of the Volga River Basin of RAS, Russia, gorelov.roman@mail.ru

KLENINA
Anastasia Aleksandrovna

Ph.D., Samara Federal Research Center RAS, Institute of Ecology of the Volga River Basin of RAS, Russia, colubrida@yandex.ru

Keywords:
tessellated water snake
Natrix tessellata
WBC (white blood cells)
leukocyte indexes
peripheral blood

Summary: Snakes have a well-developed hematopoietic and immune system, demonstrate responses to the full range of environmental factors and are a unique object for environmental research. The issues of assessing the immune status of snakes under the influence of anthropogenic press in different biotopic environmental conditions remains poorly understood. Therefore, it is particularly relevant to search for population markers that allow us to assess the work of the effector mechanisms of the immune system determining the process of forming adaptive responses of the body. The aim of the work was a comparative assessment of the leukocyte blood system of the tessellated water snake *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) of the Northern and Eastern Pre-Caspian. The lymphocyte-granulocyte composition of peripheral blood of the water snake *Natrix tessellata* was characterized by a predominance of agranulocytes (70–75 %), the proportion of granulocytes was 25–30 %. The redistribution of the ratio of granulocytes to agranulocytes was established in the blood of individuals of the studied populations from different biotopes. The content of heterophils, monocytes was increased and content of lymphocytes was reduced in individuals of the Eastern Pre-Caspian compared with individuals of the Northern Pre-Caspian. Intersex differences were observed in the content of azurophils, the proportion of which in the blood of females of the water snake from the Northern Pre-Caspian was higher compared to males. Integral indices (ISGE, ILG, ISGL) revealed the same type of variability in the parameters of the blood leukocyte system of females and males living in the areas of the Caspian lowland. The revealed differences in the parameters of the white blood cell system of water snakes may be related to their seasonal ontogenetic activity. The non-specific protective system of the blood of snakes responds faster and more effectively to a wide range of pathogenic antigens of the environment, compared with adaptive responses. Consequently, during the mating period, it is the innate defense system, characterized by higher development in ectothermic animals that provided maximum protection and stable functioning of the body.

Reviewer: V. N. Kuranova

Received on: 18 July 2020

Published on: 28 March 2021

References

- Arıcan H., Cicek K. Morphology of peripheral blood cells from various species of Turkish herpetofauna, *Acta Herpetologica*. 2010. Vol. 5, No 2. P. 179–198.
- Bakiev A. G. Malenev A. L. Zayceva O. V. Shurshina I. V. Snakes of Samara region. Tol'yatti: OOO «Kassandra», 2009. 170 p.
- Bakiev A., Kirillov A., Mebert K. Diet and Parasitic Helminths of Dice Snakes from the Volga Basin, Russia, The Dice Snake, *Natrix tessellata*: Biology, Distribution and Conservation of a Palaearctic Species, *Mertensiella*. 2011. No. 18. P. 325–329.
- Campbell T. W. Clinical pathology of reptiles, *Reptile medicine and surgery*. 2nd edition. St. Louis (MO): Saunders Publishing, 2006. P. 453–470.
- Chuguevskaya N. M. Snakes of the genus *Natrix* (Serpentes, Colubridae, *Natrix*) of the Volga Basin: Ecology and Conservation: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. Tol'yatti, 2005. 20 p.
- Coico R. Immunology. A Short Course. Hoboken; NJ: Wiley-Liss Publications, 2003. 237 p.
- Cooper E. L., Klempau A. E., Zapata A. G. Reptilian Immunity, *Biol. Reptilia*. New York, 1985. Vol. 14. P. 601–636.
- Davis A. K., Maney D. L., Maerz J. C. The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologists, *Functional Ecology*. 2008. Vol. 22. P. 760–767.
- Hayrutdinov I. Z. Sokolina F. M. Characterization of reptile blood and its relationship with environmental conditions. Kazan': Kazanskiy universitet, 2010. 44 p.
- International Recommendations for Biomedical Research Using Animals. 2012. URL: https://grants.nih.gov/grants/olaw/guiding_principles_2012.pdf
- Klenina A. A. Bakiev A. G. Volume of eggs in the clutches of grass snake *Natrix natrix* and dice snake *N. tessellata*: error correction, *Principy ekologii*. 2015. T. 4, No. 4. C. 11–21.
- Klenina A. A. Gordeev D. A. Prilipko S. K. Diet of snakes of the genus *Natrix* in Volgograd region, *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossiyskoy akademii nauk*. 2015. T. 17, No. 4 (4). P. 718–720.
- Kobolkuti L., Cadar D., Czirjak G., Niculae M. et al. The Effects of Environment and Physiological Cyclicity on the Immune System of Viperinae, *The Scientific World Journal*. 2012. Vol. 4. DOI: 10.1100/2012/574867
- Lisicic D., Dikic D., Benkovic V., Knezevic A. H. et al. Biochemical and hematological profiles of a wild population of the nose-horned viper *Vipera ammodytes* (serpentes: Viperidae) during autumn, with a morphological assessment of blood cells, *Zoological studies*. 2013. Vol. 52, No. 1. P. 11–20.
- Litvinov N., Bakiev A., Mebert K. Thermobiology and Microclimate of the Dice Snake at its Northern Range Limit in Russia, The Dice Snake, *Natrix tessellata*: Biology, Distribution and Conservation of a Palaearctic Species, *Mertensiella*. 2011. No. 18. P. 330–335.
- Pavlov A. V. Yusupov R. H. Blood system, *Gadyuki* (Reptilia: Serpentes: Viperidae: *Vipera*) Volzhskogo basseyna. Ch. 1. Tol'yatti: Kassandra, 2015. P. 137–155.
- Pavlov A. V. Key points of reptiles hematology: peculiarities of estimation of the leukocyte part of the blood, *Izvestiya vysshih uchebnyh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki*. 2019. No. 1 (25). P. 138–152. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-1-14.
- Rebrova O. Yu. Statistical analysis of medical data. M.: MediaSfera, 2006. 312 p.
- Romanova E. B. Nikolaev V. Yu. Bakiev A. G. Klenina A. A. Features of leukocyte blood composition of females of grass snake (*Natrix natrix*) and dice snake (*N. tessellata*) in the Samara region, *Sovremennaya gerpetologiya*. 2015. T. 15. Vyp. 1/2. P. 69–76.
- Romanova E. B. Solomaykin E. I. Bakiev A. G. Gorelov R. A. Klenina A. A. Immunohematological indicators of non-poisonous and poisonous snakes on the territories of the Volga river basin with different antropogenic transformation, *Izvestiya Samarskogo NC RAN*. 2017. T. 19, No. 2. P. 54–61.
- Romeys B. Microscopic technique, *Per. s nem. prof. V. Ya. Aleksandrova i Z. I. Kryukova; Pod red. I. I. Sokolova*. M.: Izd-vo inostr. lit., 1954. 719 p.
- Salakij C., Salakij J., Chanhom L. Comparative hematology, morphology and ultrastructure of blood cells in Monocellate cobra (*Naja kaouthia*), Siamese spitting cobra (*Naja siamensis*) and Golden spitting cobra (*Naja sumatrana*), *Kasetsart J. (Nat. Sci.)*. 2002. Vol. 36. P. 291–300.
- Tabachishin V. G. Tabachishina I. E. Dissemination and particularities of ecology of the grass snake (*Natrix natrix*) on the north of the lower Volga region, *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2002. No. 2. P. 179–183.
- Vasil'ev D. B. Veterinary Herpetology. M.: Akvarium, 2016. 392 p.



УДК 598.252.1; 591.54

ВЛИЯНИЕ ПОГОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА СРОКИ РАЗМНОЖЕНИЯ КРЯКВЫ (*ANAS PLATYRHYNCHOS*) НА ЮГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

СЕЛИВАНОВА
Марина Анатольевна

к. б. н., Институт систематики и экологии животных,
mykhantsev@ngs.ru

МИХАНТЬЕВ
Анатолий Иванович

к. б. н., Институт систематики и экологии животных,
mykhantsev@ngs.ru

Ключевые слова:
сроки гнездования
изменение климата
кряква
Западная Сибирь

Аннотация: В последние десятилетия происходит потепление климата, которое обуславливает существенное изменение времени сезонных явлений годового жизненного цикла птиц, в том числе размножения. По водоплавающим птицам сведения немногочисленны и противоречивы. По региону Западной Сибири таких данных нет. Цель настоящей работы – обобщить материалы полувековых наблюдений и дать заключение о влиянии потепления климата на репродуктивный период кряквы. Исследования проводили с 1970 по 2018 г. на оз. Кротовая Ляга на севере Кулундинской степи. Утиные гнезда учитывали с начала мая до конца июля. Дата откладки первого яйца определена стандартными расчетами в 1879 гнездах кряквы. Используются данные ближайшей метеостанции (г. Карасук) и индексы Североатлантической осцилляции (NAO), имеющиеся в открытом доступе. Статистическая оценка результатов проведена с использованием программ PAST_3.17 и Excel 2010. За период 1970–2018 гг. смещения даты перехода среднесуточной температуры воздуха через 0 °C в раннюю сторону не обнаружено. Однако за менее продолжительный период (1979–2018 гг.) этот показатель имел достоверный тренд со смещением на 2.5 ± 0.8 дня за каждые 10 лет. На этом фоне у даты начала первой кладки, средней даты периода откладки яиц и даты начала последней кладки такой тенденции нет. Перечисленные даты в разные годы варьировали в широких пределах (до 30 дней). Установлена высоко достоверная положительная связь сроков размножения с датой перехода среднесуточных температур воздуха через 0 °C и отрицательная с февральским индексом NAO. Суммарный эффект этих факторов обуславливал 25 % изменчивости даты начала гнездования и среднегодовой даты периода откладки яиц. Временной интервал между датой установления положительных температур воздуха и началом размножения увеличивался в годы с ранней, теплой весной и уменьшался в холодные годы.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 16 ноября 2020 года

Подписана к печати: 18 февраля 2021 года

Введение

Период размножения занимает ведущее место в годовом жизненном цикле птиц. Сроки размножения любого вида животных устанавливались естественным отбором в процессе эволюции таким образом, чтобы потомство появлялось на свет, росло и развивалось в сезон года с оптимальными для этого физическими, защитными и кормовыми условиями. В средних широтах это весенне-летние месяцы, когда размножаются, за редким исключением, все птицы.

Механизмы, регулирующие сроки и продолжительность сезонных явлений годового жизненного цикла птиц, в том числе время начала размножения в текущем году и в конкретном географическом районе, представляют собой уникальную многоступенчатую систему воздействия на организм цирканых эндогенных гормональных ритмов, длины светового дня и других внешних факторов среды (Дольник, 1964; Murton, Kear, 1978; Dawson, 2008; Иовченко, 2015). Мигрирующие виды птиц, прибыв после зимовки к местам гнездования, сталкиваются с местными условиями среды. Метеорологические факторы могут влиять на птиц как напрямую, повышая затраты энергии на терморегуляцию при низких температурах, так и опосредованно, обуславливая развитие растительности и время появления беспозвоночных, служащих кормом для птиц. Раннее начало гнездования водоплавающих птиц в годы с теплой весной отмечают многие исследователи (Онно, 1975; Langford, Driver, 1979; Hammond, Johnson, 1984; Krapu, Reinecke, 1992; Greenwood et al., 1995; Avilova, 2016 и др.).

Продолжительность сезона откладки яиц определяется временем наступления фотопериодической стадии. У большинства уток, размножающихся в средних широтах северного полушария, откладка яиц прекращается в районе даты летнего солнцестояния (Murton, Kear, 1978).

В последние годы в связи с потеплением климата пристальное внимание исследователей привлекает проблема влияния глобальных изменений климата на экологию животных, в том числе птиц (McCarty, 2001; Crick, 2004; Соколов, 2010; Møller et al., 2010; Charmantier, Gienapp, 2014). Большинство публикаций посвящены воробьиным птицам и значительно меньше гусеобразным. В них сообщается, что изменение климата в некоторой степени обуславливает сдвиги

в датах миграции и сроках начала размножения (Žalakevičius et al., 2009; Guillemain et al., 2013; Arzel et al., 2014; Clark et al., 2014; Pavón-Jordán et al., 2017).

При отклонении сроков размножения от оптимального у уток может изменяться средняя величина кладки (Krapu et al., 2004; Михантьев, Селиванова, 2008), успех гнездования (Юрлов и др., 1994; Drever, Clark, 2007; Grant, Shaffer, 2012) и выживаемость потомства (Dzus, Clark, 1998; Blums et al., 2002; Gurney et al., 2012). Это отражается на продуктивности популяции и, следовательно, на ее численности.

Цель настоящего исследования – на большом эмпирическом материале показать закономерности межгодовой вариабельности сроков гнездования кряквы на юге Западной Сибири, а именно выявить предельные параметры и возможные долговременные тренды сроков начала и длительности периода гнездования кряквы и оценить влияние локальных погодных условий (даты перехода среднесуточной температуры через 0 °C) и глобальных климатических процессов (Североатлантической осцилляции, NAO) на межгодовые вариации времени начала гнездования.

Материалы

Исследования проводили с 1970 по 2018 г. за исключением 6 лет (1976, 1977, 2008, 2012, 2013, 2014) в Северной Кулунде. Экологию водоплавающих птиц изучали на оз. Кротовая Ляга (53°43' с. ш., 77°53' в. д.) площадью 345–485 га в зависимости от обводненности, входящем в озерно-займищную систему в низовьях бассейна р. Карасук. Подробно место работы описано ранее (Михантьев, Селиванова, 2008).

В своих анализах мы использовали метеорологические данные Карасукской метеостанции, расположенной в 10 км от места работы. Значения индексов Североатлантической осцилляции (NAO) взяты с сайта американского Центра атмосферных исследований Джеймса У. Херрелла (Hurrell, 2020).

Методы

Учеты утиных гнезд проводили ежегодно с начала мая до конца июля на участках общей площадью примерно 28 га. Места учетов включали в себя массивы сплавины и ее многочисленные островки размером от одного до нескольких десятков квадратных метров на плесах в зарослях тростника (*Phragmites australis*) и рогоза узколистного

(*Typha angustifolia*). Периодичность повторных учетов и проверок гнезд 7–10 дней. Обнаружено 2310 гнезд кряквы. Учтены как основные, так и, вероятно, повторные кладки. Уровень гибели кладок ежегодно оценивали процентом неуспешных от общего количества кладок с известной судьбой. Также рассчитывали долю гнезд, погибших на стадии откладки яиц. На гибель гнезд на этой стадии указывало отсутствие пуха, наличие ненасиженных яиц, скорлупы с остатками белка, желтка, подскорлуповой оболочкой свежих яиц.

Дату откладки утками первого яйца определяли стандартными расчетами (Меднис, 1968). Для гнезд, обнаруженных во время формирования кладки, эту дату вычисляли, отнимая от даты обнаружения гнезда число яиц на этот день. Обычно утки несутся ежедневно и начинают насиживать в день откладки последнего яйца. Для гнезд, в которых были известны сроки выклева утят, дату откладки первого яйца определяли по величине кладки и средней продолжительности насиживания, которая равна для кряквы 26 дням (Исаков, 1952; Михантьев, Селиванова, 2005). В тех случаях, когда гнезда обнаруживали во время насиживания, дату откладки первого яйца вычисляли при помощи неоднократного использования методики определения степени насиженности яиц по их плавучести в воде (Westerskov, 1950; Меднис, Блум, 1976). Гнезда, разоренные или брошенные наседками задолго до их обнаружения, для характеристики сроков размножения не использовали. В общей сложности сроки начала откладки яиц были определены в 1879 гнездах кряквы, найденных на стадии откладки яиц (28.1 %), насиживания (66.2 %) и во время выклева утят (5.7 %).

Для характеристики сроков размножения в каждом конкретном году использовали дату начала формирования первой кладки, среднюю дату периода откладки яиц и дату начала формирования последней кладки. Период откладки яиц, или период появления кладок, это отрезок времени, в течение которого появлялись новые гнезда. Его продолжительность равна количеству дней между датами начала самой ранней и самой поздней кладки. Среднюю дату и длительность периода откладки яиц рассчитывали только в те годы, когда дата снесения первого яйца была установлена не менее чем в 10 гнездах. Таких было 42 года.

Календарные даты для расчетов представляли в числовом формате (1 января = 1). Статистическая оценка результатов проведена с использованием пакета программ PAST_3.17 (Hammer et al., 2001): проверка на нормальное распределение (тест Шапиро – Вилка), проверка на наличие тренда (тест Манна – Кендалла), параметрические и непараметрические анализы. Для проверки различий средних значений применяли *U*-критерий Манна – Уитни. Для измерения степени сопряженности различных показателей использовали метод корреляции Пирсона (*r*), ранговой корреляции Спирмена (*r_s*) и метод множественной регрессии. Также для статистических анализов и построения графиков использовали Excel 2010 (Microsoft). Все средние величины приведены с ошибкой ($\pm SE$).

Результаты

Наши многолетние наблюдения показали, что период откладки яиц в разные годы может начинаться при разном фотопериоде (длина светового дня + гражданские сумерки). Самая ранняя кладка была начата в 1995 г. при фотопериоде 15 ч. 15 мин. Самое позднее начало гнездования зарегистрировано в 1979 г. при фотопериоде 17 ч. 17 мин. Средней многолетней дате начала гнездования соответствует фотопериод 15 ч. 49 мин. Таким образом, диапазон продолжительности фотопериода достигает двух часов. Такой широкий разброс свидетельствует, что время начала размножения и другие характеристики репродуктивного периода контролируются не только эндогенным ритмом с фотопериодом, но и другими факторами среды. Начало, окончание и общая продолжительность периода откладки яиц варьировали в широких пределах. Разница крайних значений достигала 30 дней (табл. 1).

Если рассматривать данные за весь период работы (1970–2018 гг.), то смещение сроков установления положительных весенних температур и сроков гнездования кряквы на более ранние даты не проявляется (рис. 1). Их тренды не достоверны ($Z < 1.3$; $p > 0.2$). Однако, по наблюдениям за менее продолжительный период времени, начиная с 1979 г. переход среднесуточной весенней температуры воздуха через 0 °С постепенно смещался на более раннее время ($Z = 2.7$; $p = 0.007$) в среднем на 2.5 ± 0.8 дня за каждые 10 лет. Но у сроков гнездования на этом промежутке времени такая тенденция отсутствует.

Таблица 1. Сроки гнездования кряквы в Северной Кулунде (оз. Кротовая Ляга, 1970–2018 гг.)

Дата откладки первого яйца в первом гнезде	минимум / min	14 апр. (1995 г.)
	максимум / max	13 мая (1979 г.)
The date of the first clutch initiation	средняя / mean	23 апр. ± 1.0
Дата откладки первого яйца в последнем гнезде	минимум / min	17 мая (2011 г.)
	максимум / max	27 июня (2001 г.)
The date of the latest clutch initiation	средняя / mean	11 июня ± 1.6
Средняя дата периода откладки яиц	минимум / min	3 мая ± 2.0 (1973 г.)
The mean nest initiation date	максимум / max	2 июня ± 1.8 (1979 г.)
	средняя / mean	14 мая ± 1.1
Продолжительность периода откладки яиц в днях	минимум / min	27 (2011 г.)
	максимум / max	67 (1989, 2015 г.)
Span of nesting (number of days)	средняя / mean	48.9 ± 1.6

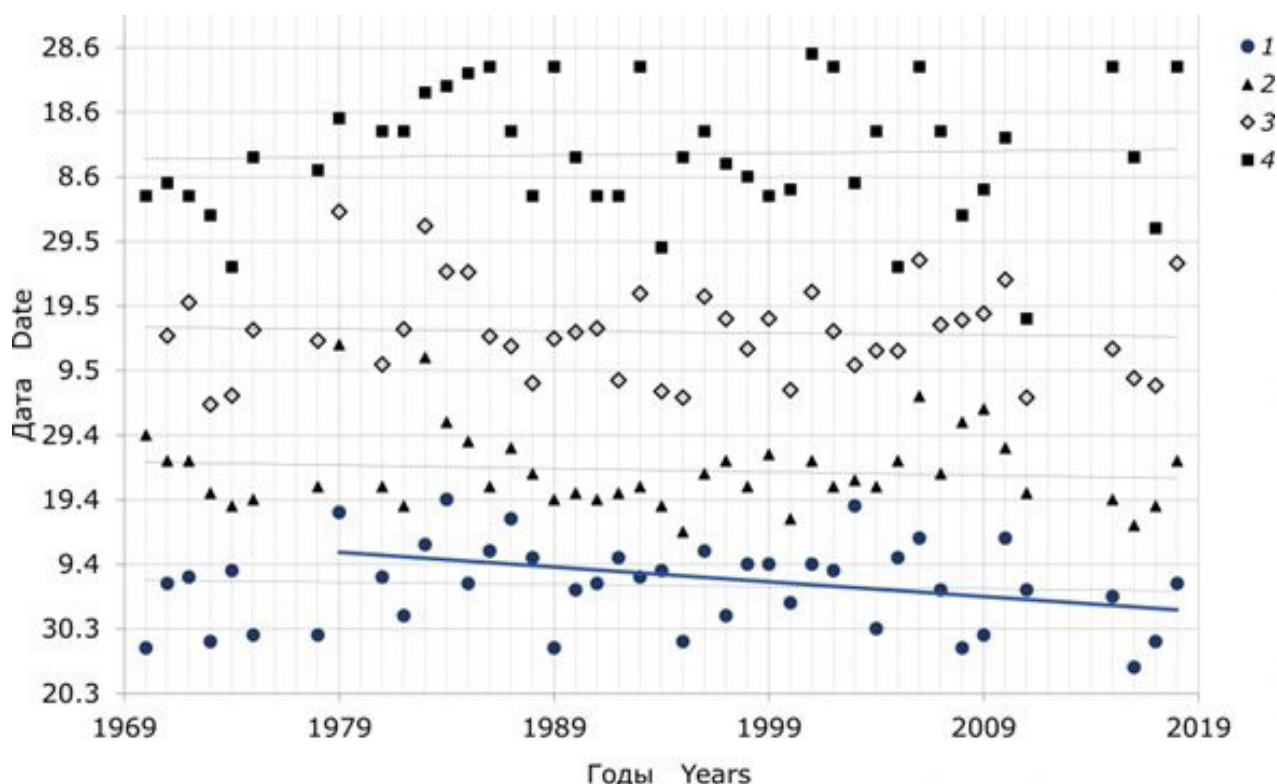


Рис. 1. Вариабельность дат периода откладки яиц кряквы и сроков установления положительных среднесуточных температур воздуха весной (оз. Кротовая Ляга, 1970–2018 гг.). Сплошная линия – достоверный тренд, пунктирные линии – недостоверные тренды. 1 – дата перехода среднесуточной весенней температуры воздуха через 0 °С, 2 – дата начала первой кладки, 3 – средняя дата периода откладки яиц, 4 – дата начала последней кладки

Fig. 1. Variation in the timing of egg-laying period of mallards, and terms of establishing positive average daily air temperatures in spring (Lake Krotovaya Lyaga, 1970–2018). Solid line – the significant trend, dashed lines – not significant trends. 1 – date of transition of the average daily air temperature at 0 °C , 2 – the first egg-laying date, 3 – average date of the egg-laying period, 4 – date of the latest clutch initiation

Колебания средней даты периода откладки яиц по годам зависели сильнее от даты появления первых кладок ($R^2 = 0.62$; $F[1,40] = 67.5$; $p < 10^{-3}$), чем последних ($R^2 = 0.29$; $F[1,40] = 16.3$; $p < 10^{-3}$). Анализ выявил высоко достоверную положительную связь сроков размножения с наступлением устойчивой теплой местной погоды – с датой перехода среднесуточных температур воздуха через 0°C , и достоверно отрицательную с февральским индексом NAO. При этом местный погодный показатель и индекс NAO коррелировали между собой ($r = -0.30$, $p = 0.04$,

1970–2018 гг.). Поскольку распределения многолетних рядов данных (индексов Североатлантической осцилляции, дат перехода среднесуточной температуры через 0°C и средних дат периода откладки яиц) соответствуют нормальному ($W > 0.95$; $p > 0.12$), а данные по датам начала первой кладки ему не соответствуют ($W = 0.89$; $p < 10^{-3}$), корреляционный анализ провели двумя методами: Пирсона (r) и Спирмена (r_s) (табл. 2, рис. 2). Ежегодные колебания числа гнезд кряквы на озере не отражались на сроках начала ее гнездования.

Таблица 2. Коэффициенты корреляции (r Пирсона и r_s Спирмена) сроков гнездования кряквы с: 1 – датой перехода среднесуточной температуры через 0°C и 2 – февральским индексом Североатлантической осцилляции (оз. Кротовая Ляга, 1970–2018 гг.)

	Фактор Factor	r	p	r_s	p	n
Дата начала первой кладки First egg laying date	1	0.42	0.005	0.52	$<10^{-3}$	42
	2	-0.38	0.01	-0.50	$<10^{-3}$	42
Среднегодовая дата периода откладки яиц Annual mean egg-laying date	1	0.41	0.007	0.34	0.034	42
	2	-0.39	0.01	-0.41	0.007	42

Мы оценили с помощью метода множественной регрессии зависимость даты появления первой кладки и средней даты периода откладки яиц от совокупного влияния двух факторов: даты перехода среднесуточной температуры через 0°C и февральского индекса NAO. Суммарный эффект этих факторов на сроки гнездования кряквы достаточно существенный и почти одинаковый: на дату начала гнездования $R^2 = 0.253$, $F_{[2,39]} = 6.59$, $p = 0.003$ и на среднюю дату периода откладки яиц $R^2 = 0.251$, $F_{[2,39]} = 6.54$, $p = 0.003$. То есть суммарное влияние этих двух факторов обуславливает 25 % изменчивости сроков размножения кряквы.

При сдвиге перехода среднесуточной температуры через 0°C в раннюю или позднюю сторону дата появления первых гнезд и средняя дата периода откладки яиц сдвигаются на меньшее число дней. Коэффициент, отражающий угол наклона линии регрессии, меньше единицы (0.42 ± 0.11 , $p = 0.0008$ и 0.46 ± 0.13 , $p = 0.006$ соответственно) (см. рис. 2а). Следовательно, разница между сроками начала размножения и сроками наступления положительных среднесуточных температур уменьшается по мере запаздывания весны, и наоборот, увеличивается при раннем ее наступлении. Это правило четко

проявляется при сравнении 10 лет с наиболее ранней весной, когда положительные среднесуточные температуры устанавливались в среднем 28 марта ($SE = 0.7$ дня) и 10 лет с наиболее поздней весной, когда положительные среднесуточные температуры устанавливались в среднем 13 апреля ($SE = 1.1$ дня). Временной отрезок между датой перехода среднесуточной температуры воздуха через 0°C и датой появления первого гнезда в годы с ранней весной был достоверно продолжительнее, чем в годы с поздней весной. Такая же закономерность установлена и для временного интервала между датой перехода температуры воздуха через 0°C и средней датой периода появления кладок (табл. 3).

Продолжительность видового сезона откладки яиц соответствует промежутку времени между началом самой ранней и самой поздней кладки кряквы за все время наблюдений и равна 75 дням (14 апреля – 27 июня, см. табл. 1). В каждом конкретном году длительность периода откладки яиц определялась датой начала первой кладки ($r_s = -0.32$, $p = 0.03$) и, в большей степени, но с противоположным знаком, последней ($r_s = 0.79$, $p < 10^{-3}$). Суммарное влияние других факторов на растянутость периода откладки яиц: численности гнезд

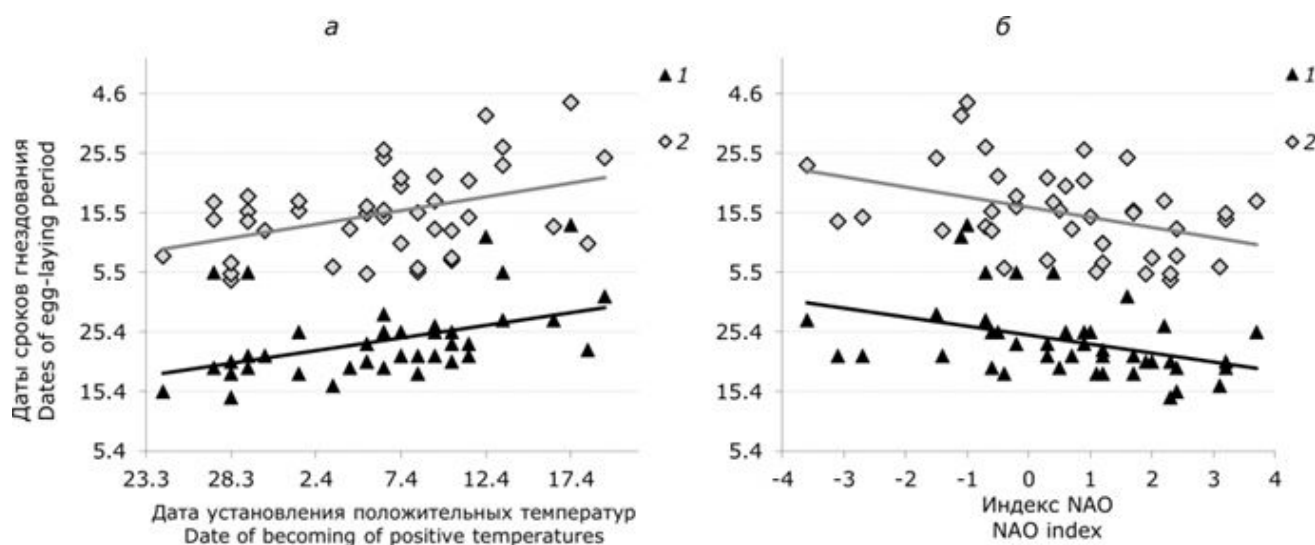


Рис. 2. Зависимость сроков гнездования кряквы от даты перехода среднесуточной весенней температуры воздуха через 0 °C (а) и февральского индекса Североатлантической осцилляции (б), оз. Кротовая Ляга, 1970–2018 гг. Прямые соответствуют линиям простой линейной регрессии. 1 – дата начала первой кладки, 2 – средняя дата периода откладки яиц

Fig. 2. The timing of egg-laying period of mallards in dependence to the date of transition of average daily spring air temperature at 0 °C (a) and February North Atlantic Oscillation index (б), Lake Krotovaya Lyaga, 1970–2018. The lines indicate the simple linear regression. 1 – the first egg-laying date, 2 – average date of egg-laying period

Таблица 3. Сравнение временных интервалов между датой перехода среднесуточных температур воздуха через 0 °C и началом гнездования кряквы в годы с ранней (1) и поздней (2) весной (оз. Кротовая Ляга, 1970–2018 гг.)

Интервал времени до Time interval before	Число дней / Number of days		U – критерий Mann-Whitney U- test	
	1	2	z	p
начала первой кладки the date of the first clutch initiation	24.8±2.2	14.8±2.2	-2.4	0.01
середины периода откладки яиц the mean nest initiation date	44.3±1.6	35.4±2.7	-2.2	0.02

на озере, температурных условий весны, гибели гнезд на стадии откладки яиц ($R^2 = 0.22$, $F_{[3,38]} = 3.65$, $p = 0.02$) достоверно, но из них только число гнезд имело основное влияние ($r_s = 0.48$, $p = 0.001$).

Обсуждение

Мигрирующие виды птиц в течение своего годового жизненного цикла обитают в разных регионах, где подвергаются влиянию климатических и других условий среды, характерных для определенной местности. Ус-

ловия существования на одном этапе цикла и их последствия для организмов мигрантов могут тем или иным образом сказываться на последующих этапах (Sedinger, Alisauskas, 2014). В частности, физическое состояние перелетных птиц в зимний период, обусловленное доступностью кормов, может повлиять на даты прилета на места размножения (Vähätalo et al., 2004; Balbontin et al., 2009; Rockwell et al., 2012) и даты откладки яиц (McKellar et al., 2013). Получение и накопление энергетических запасов для размноже-

ния обычно происходит в конце зимы или в начале весны перед размножением (Whyte et al., 1986; Dubovsky, Kaminski, 1994). Влияние состояния тела на сроки и успешность размножения отмечено у уток, гнездящихся не только в арктическом (Fox, 1996), но и в умеренном поясе (Pattenden, Boag, 1989; Alisauskas, Ankney, 1992; Dubovsky, Kaminski, 1994; Alisauskas, Devink, 2015). Самки кряквы, прилетевшие с зимовки более упитанными, начинали гнездиться примерно на 15 дней раньше, чем менее упитанные (Devries et al., 2008).

Кряквы, размножающиеся на юге Западной Сибири, мигрируют в юго-западном направлении и зимуют на юго-западе Азии и юго-востоке Европы (Veen et al., 2005). Погодно-гидрологические факторы в этих регионах, а с ними и другие условия среды, необходимые для существования и успешной подготовки крякв к миграции и последующему размножению, находятся под влиянием Североатлантической осцилляции (Нестеров, 2001; Hurrell et al., 2003). Состояние организмов уток, прибывающих в район размножения, зависит как от кормовых условий на зимовке, так и от возможности пополнять энергетические ресурсы на путях пролета. Кряква относится к видам, делающим кладку не только за счет накопленных внутренних резервов, но в значительной степени за счет ресурсов, получаемых на местах гнездования. Поэтому и доступность, и качество кормов здесь определяют скорость восполнения внутренних запасов в промежутки времени между прилетом и началом гнездования. Чем раньше и теплее весна, тем благоприятнее условия питания. Следовательно, начало откладки яиц определяется условиями существования уток и на зимовках, и в местах размножения (начало гнездования сопряжено и с индексом NAO, и с локальными погодными условиями).

Климат, как следствие глобальных геофизических процессов, изменялся во времени то в сторону похолодания, то в сторону потепления. За последние 40–50 лет происходит его потепление, оказывающее влияние планетарного масштаба на биосферу в целом и на популяции диких животных в частности. В течение следующих двух десятилетий предсказывают увеличение глобальной средней температуры приземного воздуха на 0.3–0.7 °C и увеличение осадков в средних и высоких широтах (Kirtman et al., 2014). Для многих организмов, включая птиц (Parmesan, Yohe, 2003; Соколов, 2010), в ответ на поте-

пление климата зарегистрированы сдвиги в фенологии. У некоторых видов уток отмечают более ранний отлет с зимовок и прилет на места гнездования весной (Vähätalo et al., 2004; Murphy-Klassen et al., 2005; Rainio et al., 2006; Žalakevičius et al., 2009; Guillemain et al., 2013). Примерно в 60 % исследований долгосрочное смещение сроков размножения в раннюю сторону объясняют глобальным потеплением (Dunn, 2004). Многие виды птиц стали откладывать яйца раньше в годы с более теплой весной.

Однако по другим видам данные противоречивы. Межгодовые различия сроков наступления сезонных процессов у уток настолько велики, что приспособительный характер незначительных долгосрочных изменений во времени на фоне глобального потепления некоторые авторы считают сомнительным. Так, на севере Финляндии за 1989–2006 гг. долговременные тренды в хронологии периода гнездования кряквы и обыкновенного гоголя не обнаружены (Oja, Rösä, 2007). Но, по данным К. В. Авиловой, в Москве за 18-летний период наблюдений (1998–2015 гг.) кряква стала приступать к гнездованию значимо раньше. Причиной этому, кроме потепления, могла стать и постоянно растущая освещенность города в темное время суток (Avilova, 2016). Есть мнение, что реакция видов на изменение климата имеет географические различия и может изменяться со временем (Dunn, 2004). В Северной Кулунде за период 1970–2018 гг. значимого смещения сроков гнездования кряквы на более раннее время не обнаружено.

Многие исследователи отмечают, что разница между временем начала размножения уток и наступлением тепла увеличивается с более ранним приходом весны, о котором судят либо по дате таяния льда, либо по дате установления положительных среднесуточных температур (Oja, Rösä, 2007; Arzel et al., 2014; Avilova, 2016). Результаты наших наблюдений согласуются с выводами этих авторов. Чем раньше весной наступали устойчивые положительные среднесуточные температуры воздуха, тем длиннее был временной интервал от этой даты до начала размножения кряквы. До появления первых гнезд он увеличивался в среднем на 5.0 ± 1.2 дня, а до среднегодовой даты периода откладки яиц на 4.8 ± 1.4 дня на каждые 10 дней смещения даты перехода среднесуточной весенней температуры через 0 °C на ранние сроки.

Фактический ход размножения в конкретном году определяется многими причинами: возрастным составом популяции, различиями физиологического состояния отдельных особей, территориальным поведением, условиями зимовки, погодой в период, предшествующий гнездованию, и в ходе гнездования. Продолжительность периода начала кладок кряквой в годы с ранней весной и ранним началом гнездования была больше, чем в годы с поздней весной. Возможно, это связано с усилением в таких условиях разобщенности во времени гнездования взрослых и впервые размножающихся молодых самок, часто откладывающих яйца позже взрослых особей. Удлинение периода гнездования при высокой численности пар происходило, вероятно, вследствие обострения конкуренции за территорию, т. к. крякве присуще территориальное поведение, препятствующее одновременному гнездованию всей популяции, расчленяющее период гнездования на отдельные волны. Кроме

этого, мы предполагали, что высокая гибель кладок может быть причиной повышения частоты повторного гнездования и, как следствие, приводить к удлинению сезона откладки яиц. Однако анализ наших данных не подтвердил эту гипотезу.

Заключение

Итак, в ходе многолетних исследований (с 1970 по 2018 г.) определены пороговые даты начала и окончания периода откладки яиц кряквы на юге Западной Сибири. Долговременного смещения сроков размножения кряквы в связи с потеплением климата мы не обнаружили. Локальные погодные условия весны и глобальные атмосферные осцилляции оказывают существенное влияние на гнездование кряквы. В годы с повышенной весенней температурой и высоким зимним индексом НАО оно начиналось достоверно раньше. В связи с прогнозом дальнейшего потепления климата исследования по фенологии птиц следует продолжить.

Библиография

- Дольник В. Р. О механизме фотопериодического контроля эндогенного ритма половой цикличности птиц // Зоологический журнал. 1964. Т. 43. Вып. 5. С. 720–733.
- Иовченко Н. П. Фотопериодический контроль годовых циклов у птиц: современные представления и перспективы изучения // Энергетика и годовые циклы птиц (памяти В. Р. Дольника): Материалы междунар. конф. М.: Т-во научных изданий КМК, 2015. С. 153–159.
- Исаков Ю. А. Подсемейство утки // Птицы Советского Союза Т. 4 / Под ред. Г. П. Дементьев, Н. А. Гладков. М.: Советская наука, 1952. С. 344–635.
- Меднис А. А. Биология гнездования уток на озере Энгурес // Экология водоплавающих птиц Латвии / Под ред. Х. А. Михельсона. Рига: Зинатне, 1968. С. 85–108.
- Меднис А. А., Блум П. Н. Отлов насиживающих уток и их птенцов // Кольцевание в изучении миграций птиц фауны СССР / Под ред. В. Д. Ильичева. М.: Наука, 1976. С. 157–167.
- Михантьев А. И., Селиванова М. А. Вариативность длительности периода инкубации у уток // Актуальные вопросы изучения птиц Сибири: Материалы Сибирской орнитологической конф. Барнаул, 2005. С. 94–98.
- Михантьев А. И., Селиванова М. А. Вариации величины кладки у уток // Сибирский экологический журнал. 2008. Т. 15, № 1. С. 187–194.
- Нестеров Е. С. Низкочастотная изменчивость циркуляции атмосферы и уровень Каспийского моря во второй половине XX века // Метеорология и гидрология. 2001. № 11. С. 27–36.
- Онно С. Время гнездования у водоплавающих и прибрежных птиц в Матсалуском заповеднике (Эстонская ССР) // Сообщение Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц. № 8. Тарту, 1975. С. 107–155.
- Соколов Л. В. Климат в жизни растений и животных. СПб.: Тесса, 2010. 344 с.
- Юрлов А. К., Михантьев А. И., Селиванова М. А. Влияние факторов среды на продуктивность популяций ооловодных птиц на юге Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 1994. Т. 1, № 4. С. 347–353.
- Alisauskas R. T., Ankney C. D. The cost of egg laying and its relationship to nutrient reserves in waterfowl // Ecology and Management of Breeding Waterfowl / B. D. J. Batt, A. D. Afton, M. G. Anderson, C. D. Ankney, D. H. Johnson, J. A. Kadlec, G. L. Krapu (eds.). Minneapolis: University of Minnesota Press., 1992. P. 30–61.
- Alisauskas R. T., Devink J.-M. Breeding costs, nutrient reserves, and cross-seasonal effects: dealing with deficits in sea ducks // Ecology and Conservation of North American Sea Ducks. Studies in Avian Biology N. 46. CRC Press, Boca Raton, FL, 2015. P. 125–168.
- Arzel C., Dessborn L., Pöysä H., Elmberg J., Nummi P., Sjöberg K. Early springs and breeding performance in two sympatric duck species with different migration strategies // Ibis. 2014. Vol. 156, № 2. P. 288–298. DOI: 10.1111/ibi.12134

- Avilova K. V. The life cycle and number dynamics of urban mallard population (*Anas platyrhynchos*, Anseriformes, Aves) in Moscow // *Biology Bulletin*. 2016. Vol. 43, № 9. P. 1212–1224. DOI: 10.1134/S1062359016110029
- Balbontin J., Møller A. P., Hermosell I. G., Marzal A., Reviriego M., de Lope F. Individual responses in spring arrival date to ecological conditions during winter and migration in a migratory bird // *Journal of Animal Ecology*. 2009. Vol. 78, № 5. P. 981–989. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2009.01573.x
- Blums P., Clark R. G., Mednis A. Patterns of reproductive effort and success in birds: path analyses of long-term data from European ducks // *Journal of Animal Ecology*. 2002. Vol. 71, № 2. P. 280–295. DOI: 10.1046/j.1365-2656.2002.00598.x
- Charmantier A., Gienapp P. Climate change and timing of avian breeding and migration: evolutionary versus plastic changes // *Evolutionary Applications*. 2014. Vol. 7, № 1. P. 15–28. DOI: 10.1111/eva.12126
- Clark R. G., Pöysä H., Runko P., Paasivaara A. Spring phenology and timing of breeding in short-distance migrant birds: phenotypic responses and offspring recruitment patterns in common goldeneyes // *Journal of Avian Biology*. 2014. Vol. 45, № 5. P. 457–465. DOI: 10.1111/jav.00290
- Crick H. Q. P. The impact of climate change on birds // *Ibis*. 2004. Vol. 146, Suppl 1. P. 48–56.
- Dawson A. Control of the annual cycle in birds: endocrine constraints and plasticity in response to ecological variability // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences*. 2008. № 1497. P. 1621–1633. DOI: 10.1098/rstb.2007.0004
- Devries J. H., Brook R. W., Howerter D. W., Anderson M. G. Effects of spring body condition and age on reproduction in Mallards (*Anas platyrhynchos*) // *Auk*. 2008. Vol. 125, № 3. P. 618–628. DOI: 10.1525/auk.2008.07055
- Drever M. C., Clark R. G. Spring temperature, clutch initiation date and duck nest success: a test of the mismatch hypothesis // *Journal of Animal Ecology*. 2007. Vol. 76, № 1. P. 139–148. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2006.01183.x
- Dubovsky J. A., Kaminski R. M. Potential reproductive consequences of winter-diet restriction in Mallards // *Journal of Wildlife Management*. 1994. Vol. 58, № 4. P. 780–786. DOI: 10.2307/3809693
- Dunn P. Breeding dates and reproductive performance // *Birds and Climate Change. Advances in Ecological Research*. Vol. 35 / A. P. Møller, W. Fiedler, P. Berthold (eds.). San Diego: Elsevier Ltd, 2004. P. 69–87.
- Dzus E. H., Clark R. G. Brood survival and recruitment of mallards in relation to wetland density and hatching date // *Auk*. 1998. Vol. 115, № 2. P. 311–318. DOI: 10.2307/4089189
- Fox A. D. Factors affecting the reproductive output northern hemisphere migratory Anatidae: The role of female conditions (a review) // *Anatidae 2000: An International Conference on the Conservation, Habitat Management and Wise Use of Ducks, Geese and Swans*. Gibier Faune Sauvage. 1996. Vol. 13, № 2. P. 635–651.
- Grant T. A., Shaffer T. L. Time-specific patterns of nest survival for ducks and passerines breeding in North Dakota // *Auk*. 2012. Vol. 129, № 2. P. 319–328. DOI: 10.1525/auk.2012.11064
- Greenwood R. J., Sargeant A. B., Johnson D. H., Cowardin L. M., Shaffer T. L. Factors associated with duck nest success in the Prairie Pothole Region of Canada // *Wildlife Monographs*. 1995. № 128. 57 p.
- Guillemain M., Pöysä H., Fox A. D., Arzel C., Dessborn L., Ekroos J., Gunnarsson G., Holm T. E., Christensen T. K., Lehtikoinen A., Mitchell C., Rintala J., Møller A. P. Effects of climate change on European ducks: what do we know and what do we need to know? // *Wildlife Biology*. 2013. Vol. 19, № 4. P. 404–419. DOI: 10.2981/12-118
- Gurney K. E. B., Clark R. G., Slattery S. M. Seasonal variation in pre-fledging survival of lesser scaup *Aythya affinis*: hatch date effects depend on maternal body mass // *Journal of Avian Biology*. 2012. Vol. 43, № 1. P. 68–78. DOI: 10.1111/j.1600-048X.2011.05490.x
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4, № 1, art. 4. 9 p. URL: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm. <http://folk.uio.no/ohammer/past>.
- Hammond M. C., Johnson D. H. Effects of Weather on Breeding Ducks in North Dakota // *Fish and Wildlife Technical Report N 1*. US Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington, DC, 1984. 19 p.
- Hurrell J. W., Kushnir Y., Ottersen G., Visbeck M. An overview of the North Atlantic Oscillation // *The North Atlantic oscillation: climate significance and environmental impact*. Geophysical Monograph Series. 2003. Vol. 134. P. 1–35. DOI: 10.1029/134GM01
- Hurrell J., National Center for Atmospheric Research Staff (eds). The Climate Data Guide: Hurrell North Atlantic Oscillation (NAO) Index (station-based). Retrieved from <https://climatedataguide.ucar.edu/climate-data/hurrell-north-atlantic-oscillation-nao-index-station-based>. Last modified 24 Apr 2020.
- Kirtman S. B., Power S. B., Adedoyin A. J., Boer G. J., Bojariu R., Camilloni I., Doblas-Reyes F. J., Fiore A. M., Kimoto M., Meehl G. A. Near-term climate change: Projections and predictability // *Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, 2014. P. 953–1028. DOI: 10.1017/

CBO9781107415324.023

- Krapu G. L., Reinecke K. J. Foraging ecology and nutrition // Ecology and Management of Breeding Waterfowl / B. D. J. Batt, A. D. Afton, M. G. Anderson, C. D. Ankney, D. H. Johnson, J. A. Kadlec, G. L. Krapu (eds.). Minneapolis: University of Minnesota Press., 1992. P. 1–29.
- Krapu G. L., Reynolds R. E., Sargeant G. A., Renner R. W. Patterns of variation in clutch sizes in a guild of temperate-nesting dabbling ducks // Auk. 2004. Vol. 121, № 3. P. 695–706. DOI: 10.1642/0004-8038(2004)1212.0.CO;2
- Langford W. A., Driver E. A. Quantification of the relationship between Mallard nest initiation and temperature // Wildfowl. 1979. № 30. P. 31–34.
- McCarty J. P. Ecological consequences of recent climate change // Conservation Biology. 2001. Vol. 15, № 2. P. 320–331. DOI: 10.1046/j.1523-1739.2001.015002320.x
- McKellar A. E., Marra P. P., Hannon S. J., Studds C. E., Ratcliffe L. M. Winter rainfall predicts phenology in widely separated populations of a songbird // Oecologia. 2013. Vol. 172, № 2. P. 595–605. DOI: 10.1007/s00442-012-2520-8
- Møller A. P., Fiedler W., Berthold P. (eds.). Effects of climate change on birds. Oxford University Press, 2010. 321 p.
- Murphy-Klassen H. M., Underwood T. J., Sealy S. G., Czyrnyj A. A. Long-term trends in spring arrival dates of migrant birds at Delta Marsh, Manitoba, in relation to climate change // Auk. 2005. Vol. 122, № 4. P. 1130–1148. DOI: 10.1642/0004-8038(2005)1222.0.CO;2
- Murton R. K., Kear J. Photoperiodism in waterfowl: phasing of breeding cycles and zoogeography // Journal of Zoology, Lond. 1978. Vol. 186, № 2. P. 243–283. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1978.tb03368.x
- Oja H., Pöysä H. Spring phenology, latitude, and the timing of breeding in two migratory ducks: implications of climate change impacts // Annales Zoologici Fennici. 2007. № 44. P. 475–485.
- Parmesan C., Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems // Nature. 2003. Vol. 421. P. 37–42.
- Pattenden R. K., Boag D. A. Effects of body mass on courtship, pairing, and reproduction in captive Mallards // Canadian Journal of Zoology. 1989. Vol. 67, № 2. P. 495–501. DOI: 10.1139/z89-072
- Pavón-Jordán D., Santangeli A., Lehtikoinen A. Effects of flyway-wide weather conditions and breeding habitat on the breeding abundance of migratory boreal waterbirds // Journal of Avian Biology. 2017. Vol. 48, № 7. P. 988–996. DOI: 10.1111/jav.01125
- Rainio K., Laaksonen T., Ahola M., Vähätalo A. V., Lehtikoinen E. Climatic response in spring migration of boreal and arctic birds in relation to wintering area and taxonomy // Journal of Avian Biology. 2006. Vol. 37, № 5. P. 507–515. DOI: 10.1111/j.0908-8857.2006.03740.x
- Rockwell S. M., Bocetti C. I., Marra P. P. Carry-over effects of winter climate on spring arrival date and reproductive success in an endangered migratory bird, Kirtland's Warbler (*Setophaga kirtlandii*) // Auk. 2012. Vol. 129, № 4. P. 744–752. DOI: 10.1525/auk.2012.12003
- Sedinger J. S., Alisauskas R. T. Cross-seasonal effects and the dynamics of waterfowl populations // Wildfowl. 2014. Special Issue 4. P. 277–304.
- Vähätalo A., Rainio K., Lehtikoinen A., Lehtikoinen E. Spring arrival of birds depends on the North Atlantic Oscillation // Journal of Avian Biology. 2004. Vol. 35, № 3. P. 210–216. DOI: 10.1111/j.0908-8857.2004.03199.x
- Veen J., Yurlov A. K., Delany S. N., Mihantiev A. I., Selivanova M. A., Boere G. C. An atlas of movements of Southwest Siberian waterbirds. Wetlands International, Wageningen, The Netherlands, 2005. 60 p.
- Westerskov K. Methods for Determining the age of game bird eggs // The Journal of Wildlife Management. 1950. Vol. 14, № 1. P. 56–67. DOI: 10.2307/3795978
- Whyte R. J., Baldassarre G. A., Bolen E. G. Winter condition of mallards on the southern High Plains of Texas // The Journal of Wildlife Management. 1986. Vol. 52, № 1. P. 52–57. DOI: 10.2307/3801487
- Žalakevičius M., Bartkevičienė G., Ivanauskas F., Nedzinskas V. The response of spring arrival dates of non-passerine migrants to climate change: A case study from Eastern Baltic // Acta Zoologica Lituanica. 2009. Vol. 19, № 3. P. 155–171. DOI: 10.2478/v10043-009-0029-0

Благодарности

Настоящее многолетнее исследование было бы невозможно без Карасукского озерного стационара ИСиЭЖ СО РАН, созданного профессором С. С. Фолитаревым. Заведующие стационаром Д. В. Столяров и В. А. Шило и весь коллектив оказывали нам всяческую техническую помощь в работе и организации быта. Большую помощь в сборе полевого материала в разные годы оказывали студенты-дипломники и аспиранты. Всем им мы приносим свою искреннюю благодарность.

Исследование поддержано Программой фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект № VI.51.1.8 (AAAA-A16-116121410118-7).

INFLUENCE OF CLIMATIC AND WEATHER FACTORS ON THE BREEDING SEASON OF MALLARDS (*ANAS PLATYRHYNCHOS*) IN THE SOUTH OF WESTERN SIBERIA

SELIVANOVA
Marina Anatolevna

PhD, Institute of Systematics and Ecology of Animals,
mykhantsev@ngs.ru

MIKHANTSEV
Anatoly Ivanovich

PhD, Institute of Systematics and Ecology of Animals,
mykhantsev@ngs.ru

Keywords:

nesting timing
climate change
mallard
Western Siberia

Summary: In recent decades, the climate is warming, which causes a significant change in the time of seasonal phenomena of the annual life cycle of birds, including reproduction. Information on waterfowl is sparse and contradictory. There is no such data for the Western Siberia region. The purpose of this research is to summarize the materials of half a century of observations and to give a conclusion about the influence of climatic warming on the reproductive period of mallards in Western Siberia. The research was carried out on Lake Krotovaya Lyaga (53°43' N, 77°53' E) in the North Kulunda steppe from 1970 to 2018 (with the exception of 1976, 1977, 2008, and 2012–2014). Mallard nests were counted from the beginning of May to the end of July. The total length of the nest-initiation period was 75 days (April 14 – June 27). The date of laying the first egg in 1879 mallard nests is determined by standard calculations (Mednis, 1968). To assess the weather conditions, the data of the nearest weather station (Karasuk) and the North Atlantic Oscillation Indices (NAO), which are available in the public domain, were used. Statistical parametric and non-parametric analyses of the results were carried out using the programs PAST_3.17 and Excel 2010. For the period 1970–2018, the shift of the date of transition of the average daily air temperature through 0 °C to earlier dates was not detected. However, over a shorter period (1979–2018) this indicator had a significant trend with a shift of 2.5 ± 0.8 days for every 10 years ($Z = 2.7$; $p = 0.007$). Against this background, the start date of the first clutch, the average date of the egg-laying period (up 30 days), and the start date of the last clutch do not have this trend. The listed dates varied widely in different years. A highly reliable positive relationship of breeding dates with the date of transition of average daily air temperatures through 0 °C and a negative one with the February NAO index was established. The combined effect of these factors (local weather and a large-scale climate index) accounted for 25 % of the variability of the nesting start date and the average annual date of the egg-laying period. The time interval between the date of establishment of positive air temperatures and the beginning of breeding increased in the years with an early, warm spring and decreased in the cold years.

Received on: 16 November 2020

Published on: 18 March 2021

References

- Alisauskas R. T., Ankney C. D. The cost of egg laying and its relationship to nutrient reserves in waterfowl, Ecology and Management of Breeding Waterfowl, B. D. J. Batt, A. D. Afton, M. G. Anderson, C. D. Ankney, D. H. Johnson, J. A. Kadlec, G. L. Krapu (eds.). Minneapolis: University of Minnesota Press, 1992. P. 30–61.
- Alisauskas R. T., Devink J. M. Breeding costs, nutrient reserves, and cross-seasonal effects: dealing with deficits in sea ducks, Ecology and Conservation of North American Sea Ducks. Studies in Avian Biology N. 46. CRC Press, Boca Raton, FL, 2015. P. 125–168.
- Arzel C., Dessborn L., Pöysä H., Elmberg J., Nummi P., Sjöberg K. Early springs and breeding performance in two sympatric duck species with different migration strategies, Ibis. 2014. Vol. 156, No. 2. P. 288–298. DOI: 10.1111/ibi.12134
- Avilova K. V. The life cycle and number dynamics of urban mallard population (*Anas platyrhynchos*,

- Anseriformes, Aves) in Moscow, *Biology Bulletin*. 2016. Vol. 43, No. 9. P. 1212–1224. DOI: 10.1134/S1062359016110029
- Balbotin J., Møller A. P., Hermosell I. G., Marzal A., Reviriego M., de Lope F. Individual responses in spring arrival date to ecological conditions during winter and migration in a migratory bird, *Journal of Animal Ecology*. 2009. Vol. 78, No. 5. P. 981–989. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2009.01573.x
- Blums P., Clark R. G., Mednis A. Patterns of reproductive effort and success in birds: path analyses of long-term data from European ducks, *Journal of Animal Ecology*. 2002. Vol. 71, No. 2. P. 280–295. DOI: 10.1046/j.1365-2656.2002.00598.x
- Charmantier A., Gienapp P. Climate change and timing of avian breeding and migration: evolutionary versus plastic changes, *Evolutionary Applications*. 2014. Vol. 7, No. 1. P. 15–28. DOI: 10.1111/eva.12126
- Clark R. G., Pöysä H., Runko P., Paasivaara A. Spring phenology and timing of breeding in short-distance migrant birds: phenotypic responses and offspring recruitment patterns in common goldeneyes, *Journal of Avian Biology*. 2014. Vol. 45, No. 5. P. 457–465. DOI: 10.1111/jav.00290
- Crick H. Q. P. The impact of climate change on birds, *Ibis*. 2004. Vol. 146, Suppl 1. P. 48–56.
- Dawson A. Control of the annual cycle in birds: endocrine constraints and plasticity in response to ecological variability, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences*. 2008. No. 1497. P. 1621–1633. DOI: 10.1098/rstb.2007.0004
- Devries J. H., Brook R. W., Howerter D. W., Anderson M. G. Effects of spring body condition and age on reproduction in Mallards (*Anas platyrhynchos*), *Auk*. 2008. Vol. 125, No. 3. P. 618–628. DOI: 10.1525/auk.2008.07055
- Dol'nik V. R. On the mechanism of photoperiodic control of the endogenous rhythm of sexual cyclicity in birds, *Zoologicheskii zhurnal*. 1964. T. 43. Vyp. 5. P. 720–733.
- Drever M. C., Clark R. G. Spring temperature, clutch initiation date and duck nest success: a test of the mismatch hypothesis, *Journal of Animal Ecology*. 2007. Vol. 76, No. 1. P. 139–148. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2006.01183.x
- Dubovsky J. A., Kaminski R. M. Potential reproductive consequences of winter-diet restriction in Mallards, *Journal of Wildlife Management*. 1994. Vol. 58, No. 4. P. 780–786. DOI: 10.2307/3809693
- Dunn P. Breeding dates and reproductive performance, *Birds and Climate Change. Advances in Ecological Research*. Vol. 35, A. P. Møller, W. Fiedler, P. Berthold (eds.). San Diego: Elsevier Ltd, 2004. P. 69–87.
- Dzus E. H., Clark R. G. Brood survival and recruitment of mallards in relation to wetland density and hatching date, *Auk*. 1998. Vol. 115, No. 2. P. 311–318. DOI: 10.2307/4089189
- Fox A. D. Factors affecting the reproductive output northern hemisphere migratory Anatidae: The role of female conditions (a review), *Anatidae 2000: An International Conference on the Conservation, Habitat Management and Wise Use of Ducks, Geese and Swans. Gibier Faune Sauvage*. 1996. Vol. 13, No. 2. P. 635–651.
- Grant T. A., Shaffer T. L. Time-specific patterns of nest survival for ducks and passerines breeding in North Dakota, *Auk*. 2012. Vol. 129, No. 2. P. 319–328. DOI: 10.1525/auk.2012.11064
- Greenwood R. J., Sargeant A. B., Johnson D. H., Cowardin L. M., Shaffer T. L. Factors associated with duck nest success in the Prairie Pothole Region of Canada, *Wildlife Monographs*. 1995. No. 128. 57 p.
- Guillemain M., Pöysä H., Fox A. D., Arzel C., Dessborn L., Ekroos J., Gunnarsson G., Holm T. E., Christensen T. K., Lehtikoinen A., Mitchell C., Rintala J., Møller A. P. Effects of climate change on European ducks: what do we know and what do we need to know?, *Wildlife Biology*. 2013. Vol. 19, No. 4. P. 404–419. DOI: 10.2981/12-118
- Gurney K. E. B., Clark R. G., Slattery S. M. Seasonal variation in pre-fledging survival of lesser scaup *Aythya affinis*: hatch date effects depend on maternal body mass, *Journal of Avian Biology*. 2012. Vol. 43, No. 1. P. 68–78. DOI: 10.1111/j.1600-048X.2011.05490.x
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis, *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4, No. 1, art. 4. 9 p. URL: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm. <http://folk.uio.no/ohammer/past>.
- Hammond M. C., Johnson D. H. Effects of Weather on Breeding Ducks in North Dakota, *Fish and Wildlife Technical Report N 1*. US Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington, DC, 1984. 19 p.
- Hurrell J., National Center for Atmospheric Research Staff (eds). The Climate Data Guide: Hurrell North Atlantic Oscillation (NAO) Index (station-based). Retrieved from <https://climatedataguide.ucar.edu/climate-data/hurrell-north-atlantic-oscillation-nao-index-station-based>. Last modified 24 Apr 2020.
- Hurrell J. W., Kushnir Y., Ottersen G., Visbeck M. An overview of the North Atlantic Oscillation, *The North Atlantic Oscillation: climate significance and environmental impact. Geophysical Monograph Series*. 2003. Vol. 134. P. 1–35. DOI: 10.1029/134GM01
- Iovchenko N. P. Photoperiodic control of annual cycles in birds: modern knowledge and perspectives for the study, *Energetika i godovye cikly ptic (pamyati V. R. Dol'nika): Materialy mezhdunar. konf. M.*:

- T-vo nauchnykh izdaniy KMK, 2015. P. 153–159.
- Isakov Yu. A. Subfamily Anatinae, Pticy Sovetskogo Soyuza T. 4, Pod red. G. P. Dement'ev, N. A. Gladkov. M.: Sovetskaya nauka, 1952. P. 344–635.
- Kirtman S. B., Power S. B., Adedoyin A. J., Boer G. J., Bojariu R., Camilloni I., Doblas-Reyes F. J., Fiore A. M., Kimoto M., Meehl G. A. Near-term climate change: Projections and predictability, Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, 2014. P. 953–1028. DOI: 10.1017/CBO9781107415324.023
- Klassen H. M. Underwood T. J. Sealy S. G. Czyrnyj A. A. 1130:LTISAD2.0.CO;2
- Krapu G. L. Reynolds R. E. Sargeant G. A. Renner R. W. 0695:POVICS2.0.CO;2
- Krapu G. L., Reinecke K. J. Foraging ecology and nutrition, Ecology and Management of Breeding Waterfowl, B. D. J. Batt, A. D. Afton, M. G. Anderson, C. D. Ankney, D. H. Johnson, J. A. Kadlec, G. L. Krapu (eds.). Minneapolis: University of Minnesota Press., 1992. P. 1–29.
- Langford W. A., Driver E. A. Quantification of the relationship between Mallard nest initiation and temperature, Wildfowl. 1979. No. 30. P. 31–34.
- Møller A. P., Fiedler W., Berthold P. (eds.). Effects of climate change on birds. Oxford University Press, 2010. 321 p.
- McCarty J. P. Ecological consequences of recent climate change, Conservation Biology. 2001. Vol. 15, No. 2. P. 320–331. DOI: 10.1046/j.1523-1739.2001.015002320.x
- McKellar A. E., Marra P. P., Hannon S. J., Studds C. E., Ratcliffe L. M. Winter rainfall predicts phenology in widely separated populations of a songbird, Oecologia. 2013. Vol. 172, No. 2. P. 595–605. DOI: 10.1007/s00442-012-2520-8
- Mednis A. A. Blum P. N. Trapping of incubating duck females and their offspring, Kol'cevanie v izuchenii migratsiy ptic fauny SSSR, Pod red. V. D. Il'icheva. M.: Nauka, 1976. P. 157–167.
- Mednis A. A. The nesting biology of ducks on Lake Engure, Ekologiya vodoplavayuschih ptic Latvii, Pod red. H. A. Mihel'sona. Riga: Zinatne, 1968. P. 85–108.
- Mihant'ev A. I. Selivanova M. A. Variability of incubation period in ducks, Aktual'nye voprosy izucheniya ptic Sibiri: Materialy Sibirskoy ornitologicheskoy konf. Barnaul, 2005. P. 94–98.
- Mihant'ev A. I. Selivanova M. A. Variation in duck clutch size, Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. 2008. T. 15, No. 1. P. 187–194.
- Murton R. K., Kear J. Photoperiodism in waterfowl: phasing of breeding cycles and zoogeography, Journal of Zoology, Lond. 1978. Vol. 186, No. 2. P. 243–283. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1978.tb03368.x
- Nesterov E. S. Low-frequency variability of atmospheric circulation and the level of the Caspian Sea in the second half of the 20th century, Meteorologiya i gidrologiya. 2001. No. 11. P. 27–36.
- Oja H., Pöysä H. Spring phenology, latitude, and the timing of breeding in two migratory ducks: implications of climate change impacts, Annales Zoologici Fennici. 2007. No. 44. P. 475–485.
- Onno S. Nesting time of waterfowl and shorebirds in the Matsalu Nature Reserve (Estonian SSSR), Soobschenie Pribaltiyskoy komissii po izucheniyu migratsiy ptic. No. 8. Tartu, 1975. P. 107–155.
- Parmesan C., Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems, Nature. 2003. Vol. 421. P. 37–42.
- Pattenden R. K., Boag D. A. Effects of body mass on courtship, pairing, and reproduction in captive Mallards, Canadian Journal of Zoology. 1989. Vol. 67, No. 2. P. 495–501. DOI: 10.1139/z89-072
- Pavón-Jordán D., Santangeli A., Lehikoinen A. Effects of flyway-wide weather conditions and breeding habitat on the breeding abundance of migratory boreal waterbirds, Journal of Avian Biology. 2017. Vol. 48, No. 7. P. 988–996. DOI: 10.1111/jav.01125
- Rainio K., Laaksonen T., Ahola M., Vähätalo A. V., Lehikoinen E. Climatic response in spring migration of boreal and arctic birds in relation to wintering area and taxonomy, Journal of Avian Biology. 2006. Vol. 37, No. 5. P. 507–515. DOI: 10.1111/j.0908-8857.2006.03740.x
- Rockwell S. M., Bocetti C. I., Marra P. P. Carry-over effects of winter climate on spring arrival date and reproductive success in an endangered migratory bird, Kirtland's Warbler (*Setophaga kirtlandii*), Auk. 2012. Vol. 129, No. 4. P. 744–752. DOI: 10.1525/auk.2012.12003
- Sedinger J. S., Alisauskas R. T. Cross-seasonal effects and the dynamics of waterfowl populations, Wildfowl. 2014. Special Issue 4. P. 277–304.
- Sokolov L. V. Climate in the life of plants and animals. SPb.: Tessa, 2010. 344 p.
- Vähätalo A., Rainio K., Lehikoinen A., Lehikoinen E. Spring arrival of birds depends on the North Atlantic Oscillation, Journal of Avian Biology. 2004. Vol. 35, No. 3. P. 210–216. DOI: 10.1111/j.0908-8857.2004.03199.x
- Veen J., Yurlov A. K., Delany S. N., Mihant'ev A. I., Selivanova M. A., Boere G. C. An atlas of movements of Southwest Siberian waterbirds. Wetlands International, Wageningen, The Netherlands, 2005. 60 p.
- Westerskov K. Methods for Determining the age of game bird eggs, The Journal of Wildlife Management. 1950. Vol. 14, No. 1. P. 56–67. DOI: 10.2307/3795978
- Whyte R. J., Baldassarre G. A., Bolen E. G. Winter condition of mallards on the southern High Plains of

- Texas, The Journal of Wildlife Management. 1986. Vol. 52, No. 1. P. 52–57. DOI: 10.2307/3801487
- Yurlov A. K. Mihant'ev A. I. Selivanova M. A. Influence of environmental factors on the productivity of waterbirds in the south of Western Siberia, Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. 1994. T. 1, No. 4. C. 347–353.
- Žalakevičius M., Bartkevičienė G., Ivanauskas F., Nedzinskas V. The response of spring arrival dates of non-passerine migrants to climate change: A case study from Eastern Baltic, Acta Zoologica Lituanica. 2009. Vol. 19, No. 3. P. 155–171. DOI: 10.2478/v10043-009-0029-0



УДК 574.42:551.438.5+004.9(470.325)

РЕТРОСПЕКТИВНЫЙ АНАЛИЗ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ РАССЕЛЕНИЯ КЛЕНА ЯСЕНЕЛИСТНОГО В ОХРАННОЙ ЗОНЕ УЧАСТКА ЯМСКАЯ СТЕПЬ (ЗАПОВЕДНИК «БЕЛОГОРЬЕ»)

УКРАИНСКИЙ
Павел Александрович

*кандидат географических наук, НИУ «БелГУ»,
pa.ukrainski@gmail.com*

ТЕРЕХИН
Эдгар Аркадьевич

*кандидат географических наук, НИУ «БелГУ»,
terekhin@bsu.edu.ru*

АРБУЗОВА
Марина Владимировна

*ФГБУ "Государственный заповедник "Белогорье",
mary-ar@mail.ru*

Ключевые слова:

инвазии
возрастная структура
клен ясенелистный
пространственная
статистика
пространственно-
временная динамика
ретроспективный анализ
Ямская степь

Аннотация: Осенью 2014 и 2015 гг. в охранной зоне участка Ямская степь (заповедник «Белогорье»), у границы второго квартала, была вырублена роща опасного интродуцента – клена ясенелистного. После рубки положение деревьев было закартографировано, и по числу годовых колец на спилах определен возраст деревьев. На основе этих данных изучена история расселения клена ясенелистного. Источником заноса является посадка клена ясенелистного в поселке Загорный, расположенном вблизи границы заповедника. Весь исследуемый участок находится в зоне ветрового переноса семян. Но закрепление первых деревьев в 1980 г. произошло только локально – в наиболее увлажненной части межевой канавы. Дальнейшее расселение первоначально происходило вдоль межевой канавы, а затем в стороны от нее. Процесс расселения можно разделить на три этапа, имеющих свои пространственные закономерности. Для первого этапа (1980–1990 гг.) характерно случайное пространственное распределение деревьев. Граница формирующейся заросли расширяется слабо, но растет плотность размещения деревьев внутри нее. Для второго этапа (1990–2000 гг.) характерно групповое пространственное распределение. Активно расширяется граница формирующейся рощи. На третьем этапе (2000–2015 гг.) формируется сплошная сомкнутая заросль, охватывающая весь исследуемый участок. Сохраняется групповой тип распределения, но с течением времени его выраженность ослабевает. Появление новых деревьев отмечается преимущественно в границах заросли. В 2015 г. предположительно начинался новый этап расширения, который был искусственно прерван. На этом этапе распространение клена ясенелистного могло снова пойти за пределы заросли, в том числе на территорию заповедника.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 16 июня 2020 года

Подписана к печати: 18 марта 2021 года

Введение

Клен ясенелистный (*Acer negundo* L.) является крайне агрессивным инвазионным видом. Во вторичном ареале он способен обитать в широком диапазоне условий, слабо поражается болезнями и вредителями, может быстро образовывать многоярусные заросли. Клен ясенелистный нередко вытесняет аборигенные виды деревьев, создавая тем самым угрозу биологическому разнообразию (Виноградова и др., 2010; Marozas et al., 2015; Straigyte et al., 2015). Поэтому его проникновение крайне нежелательно для особо охраняемых природных территорий (ООПТ) (Арбузова, 2005; Braun et al., 2016; Dumitraşcu, Bălţeanu, 2014).

Для ряда региональных и федеральных ООПТ в степной и лесостепной зоне отмечено внедрение клена ясенелистного (Арбузова, 2005; Емельянов, Фролова, 2011; Рыжков, Рыжкова, 2012; Агишев, 2017; Фатьянова и др., 2017; Саксонов, 2018). В их число входит участок Ямская степь заповедника «Белогорье». В его охранной зоне образовалась заросль клена ясенелистного, примыкающая к границе заповедника (Арбузова, Украинский, 2017).

В большинстве существующих исследований анализируется только текущее распространение клена ясенелистного (Саменев et al., 2016). Временная динамика процесса инвазии исследуется достаточно редко. Существующие исследования такого рода сосредоточены в основном на оценке изменения площади, занятой зарослями клена ясенелистного (Колтунова, Кузьмин, 2017). Представленная работа направлена на восстановление истории расселения клена ясенелистного в охранной зоне Ямской степи. Эта задача включает в себя определение численности и плотности размещения деревьев в разные хронологические срезы, определение типа пространственного распределения, выявление основных направлений расселения.

Материалы

Исследуемая территория находится в охранной зоне участка Ямская степь заповедника «Белогорье» (Белгородская область, Губкинский городской округ). Граница исследуемой территории проведена по периметру заросли клена ясенелистного. Эта заросль имеет форму полосы, протянувшейся вдоль межевой канавы, разделяющей второй квартал Ямской степи и охранную зону заповедника. С севера на юг эта полоса про-

тягивается на 177 м. Ширина полосы колеблется от 13 до 17 м. Площадь исследуемой территории составляет 3296 м².

С запада к исследуемой территории, в центральной ее части, примыкает поселок Загорный. К настоящему времени он является фактически нежилым, за исключением кордона заповедника (рис. 1). Большая часть строений находится в полуразрушенном состоянии. На данный момент поселок уже можно считать постселитебной территорией. В Белгородской области для таких территорий характерно формирование лесных сообществ, в которых клен ясенелистный выступает видом-средообразователем (Голеусов, Артищев, 2018).

На территории поселка Загорный сохранилась рядовая посадка, отделявшая усадьбы поселка от огородов. Эта посадка является предполагаемым и наиболее вероятным источником заноса клена ясенелистного в охранную зону Ямской степи. В результате заноса из поселка в межевой канаве и вдоль нее сформировалась полночленная популяция клена ясенелистного, размножение в которой происходило как семенным, так и вегетативным путем. На территорию прилегающего второго квартала заповедника клен ясенелистный практически не проник. Здесь было обнаружено только одно дерево (Арбузова и др., 2014). Расселению клена ясенелистного внутри заповедного участка мешал режим периодического сенокосения, поддерживаемый в Ямской степи, и наличие плотной степной дернины (Арбузова, Украинский, 2017).

Исходные данные собирались осенью 2014 и 2015 гг. В это время проводилась расчистка межевой канавы и прилегающей к ней полосы охранной зоны от клена ясенелистного. Параллельно с этим выполнялось картографирование расположения спиленных деревьев (Арбузова, Украинский, 2017). Их положение фиксировалось относительно межевой канавы. Для этого измерялось расстояние от дерева до межевой канавы и расстояние, пройденное по межевой канаве от начальной точки. По этим измерениям на миллиметровой бумаге была составлена первичная схема размещения деревьев. Географическая привязка отсканированной схемы и оцифровка положения деревьев выполнялись в программе ArcGIS.

Чтобы восстановить историю распространения клена ясенелистного, необходимо было проанализировать возраст деревьев. Для этого по спилам было посчитано число

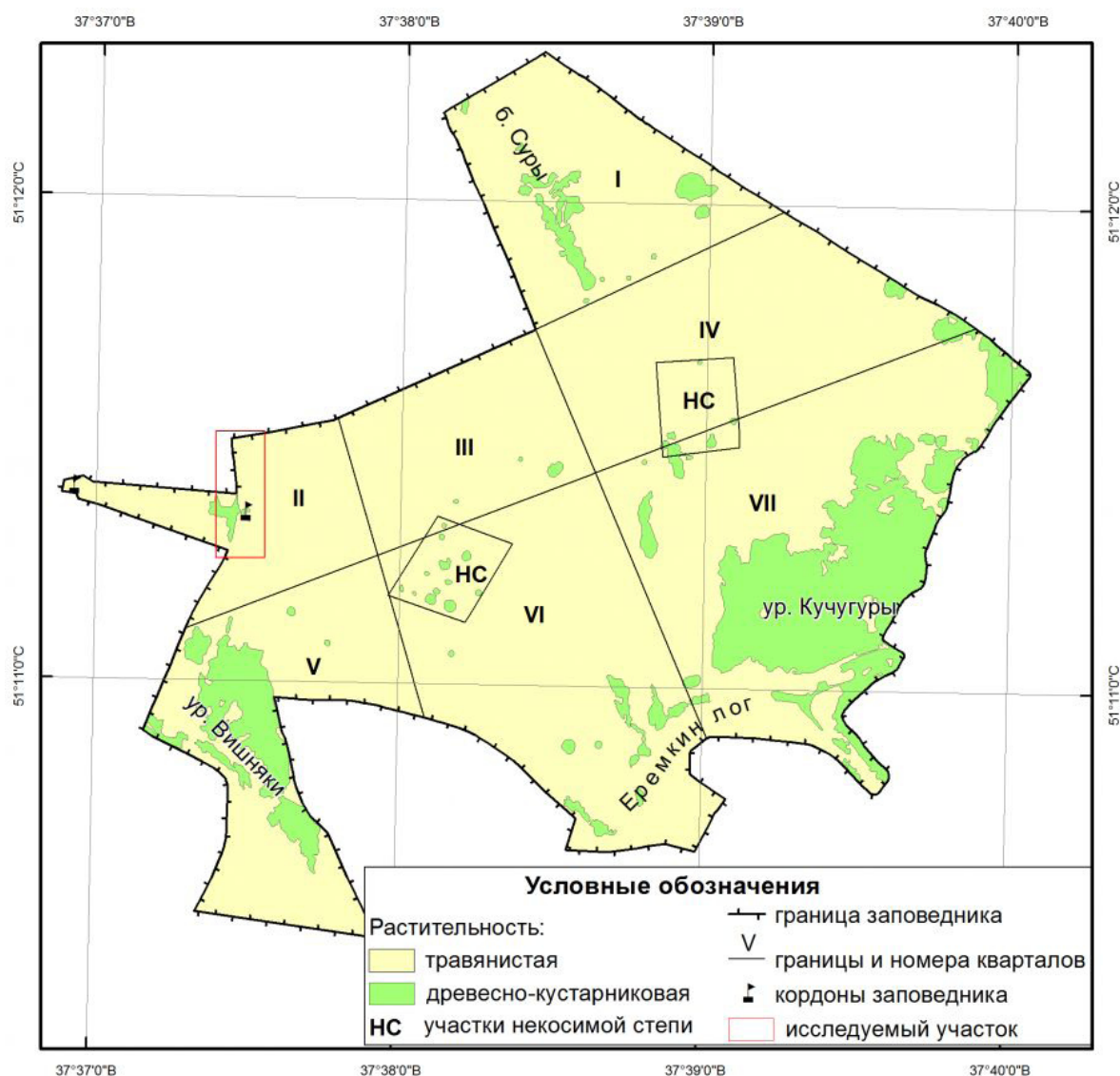


Рис. 1. Расположение исследуемой территории

Fig. 1. Location of the study area

годовых колец. Кроме этого измерялся диаметр ствола. Так как сечение ствола имело не круглую, а эллиптическую форму, то измерялось два диаметра: больший и меньший. У части деревьев от одного корня вырастали два ствола и более. В таких случаях для анализа брались измерения, выполненные по самому старому стволу.

Методы

Главной проблемой при определении возраста деревьев была частичная неполнота данных, т. к. не всегда можно было подсчитать точное число годовых колец. Среди деревьев присутствовали экземпляры с выгнувшей сердцевинной. Диаметр выгнувшей сердцевинной соответствовал приблизительно 2–3 годам возраста дерева. Также среди деревьев были мертвые экземпляры с полностью прогнившим, трухлявым ство-

лом. Для них возраст был восстановлен с помощью линейной регрессии. Была создана регрессионная модель, связывающая число годовых колец на спиле с большим и малым диаметром спила. Для построения модели использована выборка из деревьев с точным подсчитанным числом годовых колец. Все расчеты проведены в среде статистических вычислений R (R Core Team, 2020).

Ретроспективный анализ распространения клена ясенелистного выполнялся по семи временным срезам, которые были взяты с интервалом в пять лет, от 2015 до 1985 г. Изучение распределения деревьев в пространстве выполнено в среде статистических вычислений R с использованием дополнительных пакетов spatstat (Baddeley et al., 2015; Bivand et al., 2013) и dixon (Dixon, 2002).

Для визуализации положения деревьев в каждом временном срезе был построен растр локальной плотности. При его создании использован переменный радиус поиска, определяемый по методу Абрамсона (Abramson, 1982). Кроме визуального анализа, расположение деревьев оценивалось количественными методами. С помощью теста Кларка – Эванса определялся тип пространственного распределения (Clark, Evans, 1954). С помощью теста Диксона (Dixon, 2002) оценивалась степень сегрегации молодых деревьев, появившихся за последние пять лет, и старых деревьев.

Результаты

На исследуемой территории было закартографировано положение 298 деревьев клена ясенелистного. У 220 деревьев точно подсчитано число годовых колец. У 53 деревьев из-за выгнившей сердцевины число годовых колец подсчитано частично (возраст недооценен на 2–3 года). У 25 деревьев ствол прогнил полностью, и подсчитать число годовых колец оказалось невозможным. Для этих деревьев возраст был восстановлен на основе связей между числом годовых колец и диаметрами спила (малым и большим). Для выборки деревьев, у которых полностью подсчитано число годовых колец, отмечается высокая теснота этих связей. Коэффициент корреляции Спирмена для числа колец и малого диаметра составляет $r = 0.81$ при $p = 1.49 \cdot 10^{-52}$. Коэффициент корреляции Спирмена для числа колец и большого диаметра составляет $r = 0.81$ при $p = 3.07 \cdot 10^{-51}$. Число годовых колец для полностью прогнивших стволов было рассчитано по следующей регрессионной модели:

$$C = 2.31 + 0.64 \cdot D1 - 0.01 \cdot D1 \cdot D2 + 0.39 \cdot D2,$$

где C – число колец на спиле, $D1$ – малый диаметр спила, $D2$ – большой диаметр спила. Модель, использованная для восстановления возраста деревьев с трухлявыми стволами, является статистически значимой (по результатам теста Вальда $F = 128.47$, $p = 8.85 \cdot 10^{-48}$) и имеет коэффициент детерминации $R^2 = 0.64$. Среднеквадратическая ошибка модели составляет 3.87 года.

С учетом восстановленных значений возраст деревьев клена ясенелистного колеблется от 3 до 35 лет. Средний возраст составляет 13.3 года, а стандартное отклонение возраста – 6.16 года. Распределение по пятилетним возрастным группам неравномерное, что подтверждается статистически (по результатам теста хи-квадрат $\chi^2 = 230.52$,

$p = 5.92 \cdot 10^{-47}$). Наблюдается смещение числа деревьев в пятилетних возрастных группах в сторону молодых возрастов (рис. 2).

Интенсивность увеличения количества деревьев в 1985–2015 гг. была непостоянной. До 1995 г. численность клена ясенелистного увеличивалась слабо. В среднем за год появлялось 3.1 нового дерева. В 1995–2010 гг. интенсивность увеличения количества деревьев резко выросла. В этот период за год в среднем появлялось 16.4 нового дерева. После 2010 г. интенсивность прироста численности резко снизилась, составляя 1.5 нового дерева в год. Период усиливающейся интенсивности появления новых деревьев (с 1985 по 2005 г.) совпадает со временем, когда клен ясенелистный заселял полосу вдоль межевой канавы, которая имеет лучшие условия увлажнения (рис. 3). После того как в этой полосе образовалась сомкнутая заросль и клен ясенелистный стал расселяться (в период 2005–2015 гг.) уже на прилегающие территории с худшими условиями увлажнения, интенсивность появления новых деревьев начинала снижаться.

Возраст наиболее старых деревьев, составляющий 35 лет, указывает на 1980 г. как время начала расселения клена ясенелистного вдоль межевой канавы. Большая часть исследуемой территории находится в пределах радиуса 50 м от поселка Загорный. Как раз на такое расстояние разносятся ветром крылатки клена ясенелистного (Sachse et al., 1991). Однако первоначальное заселение произошло не по всей длине межевой канавы, а преимущественно в ее южной части (см. рис. 3). Вероятно, первые деревья закрепились на участке с наиболее благоприятными условиями произрастания. В условиях Ямской степи главным лимитирующим фактором является увлажнение. Межевая канава второго квартала Ямской степи идет с севера на юг по склону вниз, от водораздела до балки Вишняки. Соответственно с севера на юг нарастает увлажнение. И первые деревья закрепились в южной части межевой канавы на расстоянии максимального ветрового переноса крылаток. Примечательно, что после того как межевая канава поворачивает на восток, вдоль северной границы второго квартала, клен ясенелистный в ней перестает обнаруживаться. В 2014 г. там не обнаружено ни одного дерева клена ясенелистного, хотя другие виды деревьев встречаются (Арбузова и др., 2014). В этой части заповедника межевая канава заходит на водораздел и уходит за пределы 50-метрового радиуса от поселка Загорный.

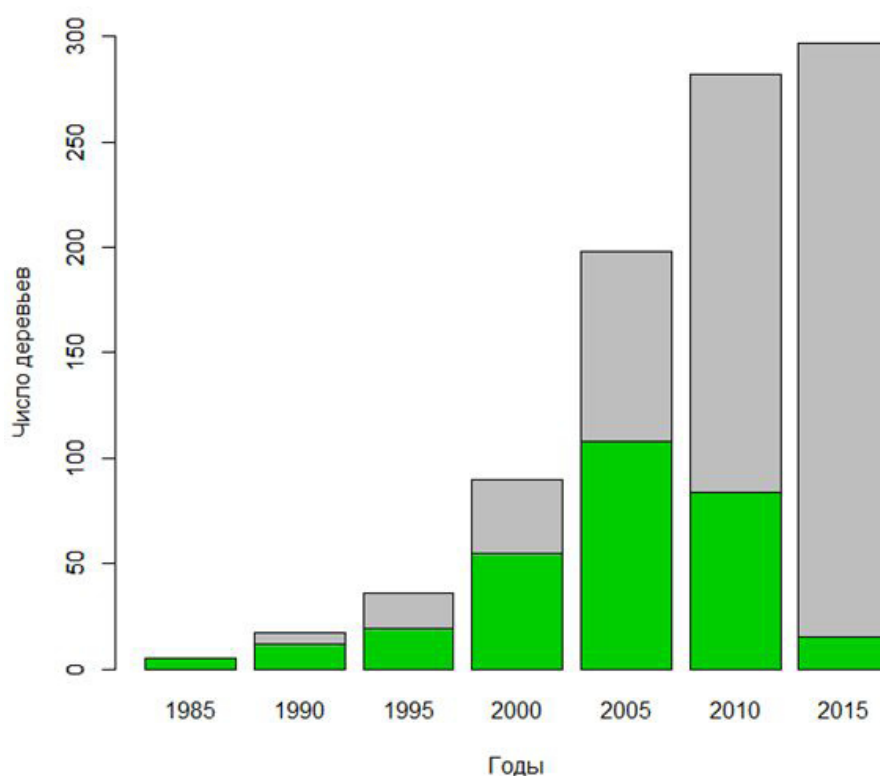


Рис. 2. Численность клена ясенелистного по пятилетним возрастным группам (зеленый цвет – численность деревьев, появившихся за прошедшие 5 лет, серый цвет – накопленная численность с начала распространения)

Fig. 2. The number of boxelder maple by five-year age groups (green color – abundance over the past 5 years, gray color – accumulated abundance from the beginning of distribution)

На открытых местах с плодородными почвами, чему в полной мере соответствует охранная зона Ямской степи, клен ясенелистный начинает плодоносить с 5 лет (Medrzycki, 2002). Поэтому к 1995 г. он мог заноситься не только из поселка Загорный, но и с деревьев, поселившихся у межевой канавы.

До 1990 г. новые деревья появлялись только в первом очаге расселения. К 1995 г. формируется второй очаг расселения – клен ясенелистный закрепляется в северной части исследуемого участка. Во всех последующих временных срезах (2000–2015 гг.) этим двум первичным очагам расселения будут соответствовать зоны максимальной плотности распространения клена ясенелистного. К 2015 г. формируется специфическая картина распределения плотности, когда при перемещении вдоль межевой канавы регулярно чередуются участки повышенной и пониженной плотности деревьев. При этом протяженность таких участков приблизительно одинакова. Подобная картина наблюдается при распространении клена ясе-

нелистного в поймах рек (Абрамова и др., 2019; Valantinaite et al., 2011) и вдоль автомобильных дорог (Леонтьев, Зверева, 2016).

Ритмичная смена участков с повышенной и пониженной плотностью деревьев вдоль линейных объектов (как естественных, так и антропогенных) обуславливается сочетанием размеров и формы территории с расстоянием ветрового переноса. В случае речных долин, автомобильных дорог и межевых канав территория расселения представляет собой узкую, но протяженную полосу с благоприятными для расселения условиями. При этом длина полосыкратно больше, чем расстояние ветрового переноса семян. Мы предполагаем, что аналогично искусственным рвам и канавам расселение клена ясенелистного может происходить вдоль промоин на эродированных склонах.

На примере Ямской степи видно, что достаточно, чтобы протяженность участка превышала не максимальное, а среднее расстояние ветрового переноса (для различных видов рода *Acer* среднее расстояние ветрового переноса в 3–4 раза меньше максимально-

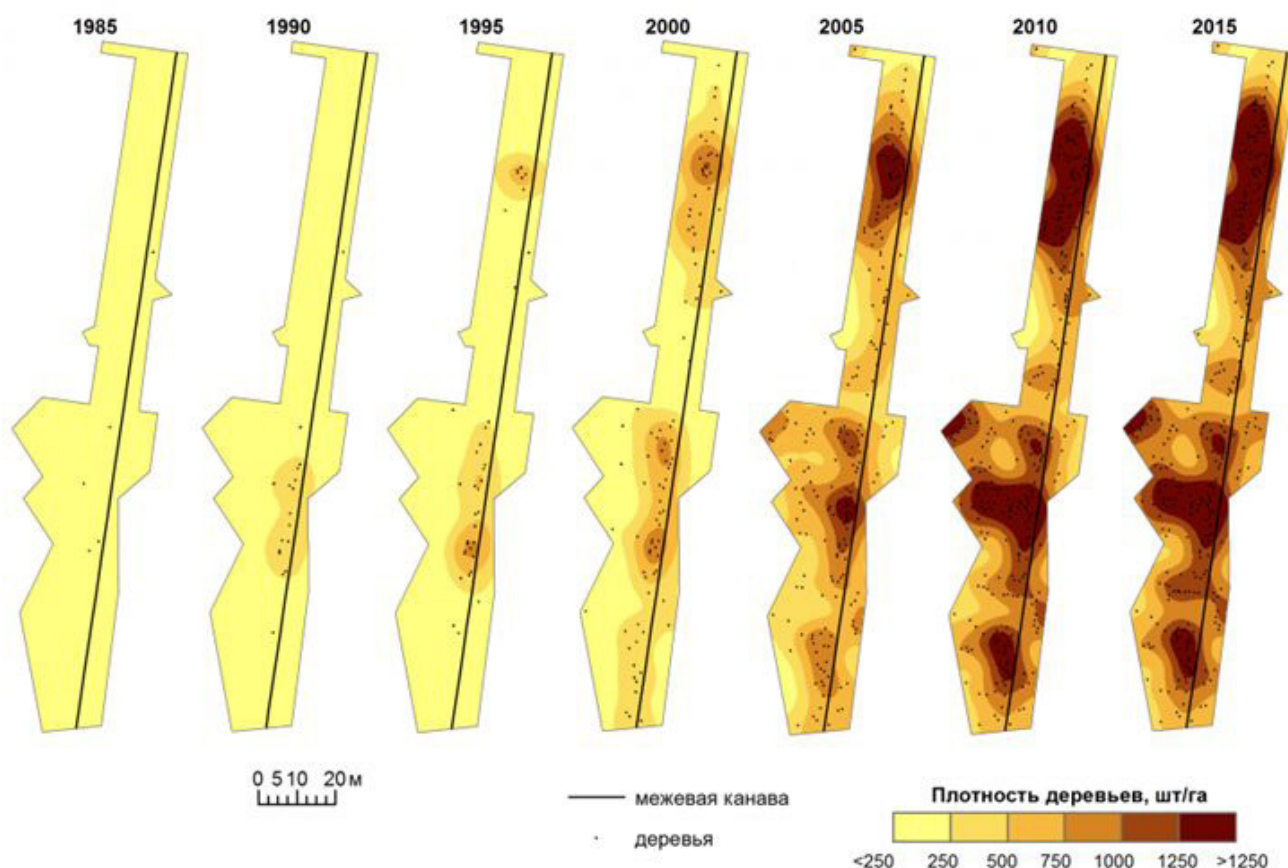


Рис. 3. Распределение деревьев клена ясенелистного на исследуемой территории в различные годы
Fig. 3. Distribution of boxelder maple in the study area in different years

го) (Евстигнеев и др., 2017). В таком случае вокруг первых заселившихся деревьев формируются участки с повышенной плотностью клена ясенелистного. Но чередование участков высокой и низкой плотности не всегда может быть таким четким, как на исследуемой нами территории. Вдоль западной границы второго квартала Ямской степи присутствовал один источник заноса клена ясенелистного. Наличие же нескольких источников заноса может существенно усложнить картину изменения плотности. Помимо ветрового переноса, для клена ясенелистного отмечается перенос водными потоками (Акатов и др., 2014). Этот дополнительный путь переноса может усложнять картину пространственного распределения плотности клена ясенелистного, расселяющегося в поймах рек.

До 2000 г. две первые заросли клена ясенелистного (северная и южная), появившиеся вокруг первичных очагов распространения, продолжают разрастаться вдоль межевой канавы. Одновременно с этим начинается распространение в стороны от межевой канавы. В 2000 г. деревья клена ясенелистного появляются в самой южной части ис-

следуемого участка, удаленной от поселка Загорный более чем на 50 м. Сюда новые деревья заселились уже явно из полосы вдоль межевой канавы.

К 2005 г. северная и южная заросль клена ясенелистного соединяются. И после 2005 г. основное расселения идет уже не вдоль межевой канавы, а вбок от нее. Формируется сплошная сомкнутая заросль.

Кроме увеличения плотности размещения и расширения границы распространения клена ясенелистного в период 1985–2015 гг. менялся тип пространственного распределения деревьев. Для временных срезов 1985 и 1990 гг. величина критерия Кларка – Эванса статистически значимо не отличается от 1.0 (табл. 1). Это указывает на случайное пространственное распределение. А с 1995 по 2015 г. отмечается групповое пространственное распределение, когда значения критерия Кларка – Эванса статистически значимо меньше, чем 1.0 (см. табл. 1).

Степень выраженности группового распределения в пространстве изменялась, что видно по динамике значения критерия Кларка – Эванса. Уменьшение этого значения говорит об усилении тенденции к груп-

пированию, а увеличение – об ослаблении этой тенденции.

В 1995 г. отмечается наибольшая выраженность группового распределения. Это совпадает со временем существования двух четко разделенных групп деревьев – первых двух очагов распространения клена ясенелистного

лиственного вдоль межевой канавы. По мере срастания зарослей, формирующихся вокруг двух очагов первичного расселения, выраженность группового распределения ослабевает, а величина критерия Кларка – Эванса растет.

Таблица 1. Результаты теста Кларка – Эванса

Год	R критерий	p значение
1985	1.32	0.17
1990	0.8	0.12
1995	0.54	$1.09 \cdot 10^{-7}$
2000	0.84	0.004
2005	0.91	0.02
2010	0.92	0.01
2015	0.93	0.03

Новые деревья клена ясенелистного появлялись как за пределами формирующейся заросли, так и внутри ее. В первом случае расширялись границы заросли, а во втором – увеличивалась плотность размещения деревьев. В разные периоды жизни заросли

соотношение этих двух процессов отличалось. О том, какой из них преобладал, можно судить по степени пространственной сегрегации молодых (младше 5 лет) и старых деревьев (табл. 2).

Таблица 2. Результаты теста Диксона

Год	Сопоставляемые возрастные группы	S критерий	p значение
1990	Младше 5 лет и 5–10 лет	1.88	0.39
1995	Младше 5 лет и 5–15 лет	4.3	0.12
2000	Младше 5 лет и 5–20 лет	16	0.0003
2005	Младше 5 лет и 5–25 лет	11.52	0.003
2010	Младше 5 лет и 5–30 лет	1.85	0.4
2015	Младше 5 лет и 5–35 лет	27.37	$1.14 \cdot 10^{-6}$

Для временных срезов 1990 и 1995 гг. молодые и старые деревья территориально не отделены друг от друга. Новые деревья появляются в основном в пределах первого очага расселения, расположенного в южной части исследуемой территории. В следующие два временных среза (2000 и 2005 гг.) новые деревья появляются в основном за пределами заросли. По мере срастания двух зарослей, сформировавшихся вокруг первых очагов расселения, величина S-критерия, показывающего степень сегрегации, уменьшается. Резко она увеличивается в 2015 г., достигая максимального значения за весь анализируемый период времени. Возможно, в это время начинался следующий этап расширения заросли клена ясенелистного, который был искусственно прерван.

Изменение степени сегрегации молодых (младше пяти лет) и старых деревьев (см. табл. 2) связано с влиянием древесного по-

лога на прорастание и развитие клена ясенелистного. С одной стороны, известно, что клен ясенелистный теневынослив и хорошо прорастает под пологом деревьев (Костина и др., 2013). Проростки и молодые особи всегда встречаются внутри зарослей клена ясенелистного (Дайнеко и др., 2017). При этом затенение все-таки оказывает влияние на развитие проростков под пологом деревьев (Ефимова, Антонова, 2012). Известно, что на освещенных участках число проростков может быть в два раза больше, чем на затененных (Дайнеко и др., 2017).

Сведения, приведенные в табл. 2, подтверждают влияние затенения. По мере развития заросли клена ясенелистного происходит смыкание крон, увеличение проективного покрытия и, как следствие, увеличение затенения. Из-за этого новые деревья начинают появляться преимущественно по периферии заросли, а не в ее глубине. Соответ-

ственно увеличивается степень сегрегации. Но рост этого показателя (С-критерия) не постоянен. В отдельные периоды может происходить уменьшение степени сегрегации старых и молодых деревьев. Это уменьшение может быть с двумя факторами – отмиранием наиболее старых деревьев внутри заросли клена ясенелистного и наличием позитивного влияния древесного полога на его прорастание. С отмиранием старых деревьев внутри заросли улучшаются условия освещения и увеличивается количество проростков. Позитивное влияние древесного полога на прорастание клена ясенелистного в плакорных условиях заключается в повышенном снегонакоплении внутри заросли, что повышает увлажнение почвы (Сапанов, 2009). До достижения определенной плотности деревьев положительное влияние повышенного снегонакопления превышает отрицательное влияние затенения на прорастание клена ясенелистного под древесным пологом. Для исследуемой территории при плотности до 750 деревьев на гектар молодые деревья появляются в основном под пологом заросли. При плотности свыше 750 деревьев на гектар они начинают появляться преимущественно за пределами заросли (см. рис. 3).

Заключение

В охранной зоне участка Ямская степь, у границы второго квартала, за 35 лет образовалась сомкнутая заросль клена ясенелистного. Процесс ее образования разделяется на три этапа. Первый этап (1980–1990 гг.) начался с появления первых деревьев и закончился образованием первого очага расселения клена ясенелистного вдоль межевой канавы. В это время деревья имели случайное пространственное распределение. Новые деревья появлялись преимущественно вну-

три первого очага расселения. Граница формирующейся заросли расширилась слабо, но росла плотность размещения деревьев внутри нее.

На втором этапе (1990–2000 гг.) заросль клена ясенелистного формируется уже вокруг двух отдельных очагов расселения, к которым в будущем будут приурочены участки максимальной плотности размещения деревьев. Деревья имеют групповое пространственное распределение, тенденция к группированию самая выраженная за весь анализируемый временной период. Новые деревья появляются преимущественно за пределами существующей границы заросли. В основном идет распространение клена ясенелистного вдоль межевой канавы, а также начинается расселение вбок от нее.

На третьем этапе (2000–2015 гг.) формируется сплошная сомкнутая заросль клена ясенелистного, охватывающая весь исследуемый участок. Деревья по-прежнему имеют групповое распределение в пространстве, но с каждым временным срезом оно все менее выраженное. Новые деревья появляются в основном в границах заросли.

Выявленные пространственные закономерности расселения клена ясенелистного вдоль линейных объектов (межевых канав) обусловлены сочетанием конфигурации территории, расположения источника заноса и расстояния массового ветрового переноса семян. Эти закономерности могут быть экстраполированы на территории, схожие с окрестностями Ямской степи по климатическим, геоморфологическим условиям и характеру землепользования. Такие условия наблюдаются на возвышенностях лесостепной зоны Восточно-Европейской равнины (Приднепровская, Среднерусская и Приволжская возвышенности).

Библиография

- Агишев В. С. Таксономический состав пойменных прирусловых черноольшаников реки Боровка национального парка «Бузулукский бор» // Actualscience. 2017. Т. 3. № 1. С. 3–4.
- Абрамова Л. М., Агишев В. С., Хазиахметов Р. М. Вселение клена ясенелистного (*Acer negundo* L., Asteraceae) в пойменные леса северо-запада Оренбургской области // Российский журнал биологических инвазий. 2019. Т. 12. № 2. С. 2–24.
- Акатов В. В., Акатов Т. В., Гребенко Е. А. Изменения верхней границы распространения акации белой и клена ясенелистного в долине реки Белая (Западный Кавказ) // Лесоведение. 2014. № 1. С. 21–33.
- Арбузова М. В. Древесные интродуценты в особо охраняемых природных территориях Белгородской области // Лесопользование, экология и охрана лесов: фундаментальные и прикладные аспекты: Материалы международной научно-практической конференции (г. Томск, 21–22 марта 2005 г.). Новосибирск: STT, 2005. С. 21–22.
- Арбузова М. В., Украинский П. А. Клен ясенелистный (*Acer negundo* L.) в условиях Ямской степи (Белгородская область) // Флора и растительность Центрального Черноземья: Материалы межрегиональной научной конференции, посвященной Году особо охраняемых природных

- территорий и экологии (г. Курск, 8 апреля 2017 г.). Курск: Мечта, 2017. С. 134–135.
- Арбузова М. В., Украинский П. А., Щербаков К. В. Древесно-кустарниковая растительность межевой канавы и прилегающей к ней территории Ямской степи // Флора и растительность Центрального Черноземья: Материалы межрегиональной научной конференции (г. Курск, 5 апреля 2014 г.). Курск: Мечта, 2014. С. 107–112.
- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Голеусов П. В., Артищев В. Е. Постселитебные геосистемы как ренатурационные элементы экологической сети Белгородской области // Современные проблемы ландшафтоведения и геоэкологии: Материалы VI Международной научной конференции (к 100-летию со дня рождения профессора В. А. Дементьева). Минск: БГУ, 2018. С. 116–119.
- Дайнеко Н. М., Тимофеев С. Ф., Булохов А. Д., Панасенко Н. Н. Инвазия клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) в условиях Добрушского района Гомельской области // Известия Гомельского государственного университета имени Ф. Скорины. 2017. № 3. С. 35–39.
- Евстигнеев О. И., Мурашев И. А., Коротков В. Н. Анемохория и дальность рассеивания семян деревьев восточноевропейских лесов // Лесоведение. 2017. № 1. С. 45–52.
- Емельянов А. В., Фролова С. В. Клен ясенелистный (*Acer negundo* L.) в прибрежных фитоценозах реки Ворона // Российский журнал биологических инвазий. 2011. Т. 4. № 2. С. 40–43.
- Ефимова И. В., Антонова И. С. Развитие однолетних проростков *Acer negundo* L. в разных климатических и экологических условиях // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биология. 2012. № 3. С. 31–37.
- Колтунова А. И., Кузьмин Н. И. Клен ясенелистный (*Acer negundo* L.) в Оренбуржье // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2017. № 5. С. 211–213.
- Костина М. В., Минькова Н. О., Ясинская О. И. Особенности клена ясенелистного в зеленых насаждениях Москвы // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 4. С. 32–43.
- Леонтьев Д. Ф., Зверева К. А. Инвазия клена ясенелистного и облепихи по Московскому тракту на участке «Иркутск-Ангарск» // Бюллетень науки и практики. 2016. № 11. С. 40–44. DOI: 10.5281/zenodo.166777.
- Рыжков О. В., Рыжкова Г. А. Использование ГИС-картографирования для изучения динамики растительного покрова пастбища Центрально-Черноземного заповедника и проектирования заповедно-режимных мероприятий // Режимы степных особо охраняемых природных территорий: Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 130-летию со дня рождения профессора В. В. Алехина (г. Курск – пос. Заповедный, 15–18 января 2012 г.). Курск, 2012. С. 168–187.
- Саксонов С. С. Инвазии *Acer negundo* L. (Aceraceae) в Ульяновской области // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2018. Т. 27. № 3. С. 215–219. DOI: 10.24411/2073-1035-2018-10072.
- Сапанов М. К. Защитное лесоразведение в аридных регионах: исторический опыт и современные решения // Структура и функции лесов Европейской России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. С. 346–368.
- Фатьянова Е. В., Лисицына О. В., Антонова И. С. Расселение клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) в европейской лесостепи на примере некоторых географических пунктов Белгородской области и Республики Татарстан // Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению: Материалы Международной научной конференции, посвященной 100-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета (г. Тверь, 8–11 ноября 2017 г.). Тверь: Тверской гос. ун-т, 2017. С. 418–420.
- Abramson I. On bandwidth variation in kernel estimates – a square root law // Annals of Statistics. 1982. Vol. 10. № 4. P. 1217–1223.
- Baddeley A., Rubak E., Turner R. Spatial point patterns: methodology and applications with R. London: Chapman and Hall/CRC Press, 2015. 810 p.
- Bivand R. S., Pebesma E., Gómez-Rubio V. Applied Spatial Data Analysis with R. NY: Springer New York, 2013. 405 p. DOI: 10.1007/978-1-4614-7618-4.
- Braun M., Schindler S., Essl F. Distribution and management of invasive alien plant species in protected areas in Central Europe // Journal for Nature Conservation. 2016. Vol. 33. P. 48–57. DOI: 10.1016/j.jnc.2016.07.002.
- Camenen E., Porté A. J., Benito Garzón M. American trees shift their niches when invading Western Europe: evaluating invasion risks in a changing climate // Ecology and evolution. 2016. Vol. 20. № 6. P. 7263–7275. DOI: 10.1002/ece3.2376.
- Clark P. J., Evans F. C. Distance to Nearest Neighbor as a Measure of Spatial Relationships in Populations // Ecology. 1954. Vol. 35. № 4. P. 445–453. DOI: 10.2307/1931034.
- Dixon P. M. Nearest-neighbor contingency table analysis of spatial segregation for several species // Ecoscience. 2002. Vol. 9. № 2. P. 142–151. DOI: 10.1080/11956860.2002.11682700.
- Dumitrașcu M., Bălțeanu D. Invasive Terrestrial Plant Species in the Romanian Protected Areas: A Geographical Approach // Revue Roumaine de Géographie / Romanian Journal of Geography. 2014. Vol. 58. № 2. P. 145–160.

- Marozas V., Cekstere G., Laivins M., Straigyte L. Comparison of neophyte communities of *Robinia pseudoacacia* L. and *Acer negundo* L. in the eastern Baltic Sea region cities of Riga and Kaunas // Urban Forestry & Urban Greening. 2015. Vol. 14. № 4. P. 826–834. DOI: 10.1016/j.ufug.2015.08.003.
- Mędrzycki P. Inwazja amerykańskiego klonu *Acer negundo* L. a użytkowanie ziemi w Puszczy Białowieskiej / Praca doktorska. Warszawa: Uniwersytet Warszawski, 2002. 96 p.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. URL: <https://www.R-project.org>.
- Sachse U., Starfinger U., Kowarik I. Synanthropic woody species in the urban area of Berlin (West) // Urban ecology. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990. P. 233–243.
- Straigyte L., Cekstere G., Laivins M., Marozas V. The spread, intensity and invasiveness of the *Acer negundo* in Riga and Kaunas // Dendrobiology. 2015. Vol. 74. P. 157–168. DOI: 10.12657/denbio.074.016.
- Valantinaite A., Straigyte L., Jurksiene G. Comparative analysis of invasion intensity of box elder (*Acer negundo* L.) and sosnowskyi hogweed (*Heracleum sosnowskyj* Manden) // Rural Development in Global Changes. 2011. Vol. 5. № 2. P. 161–166.

Благодарности

Исследование проведено при финансовой поддержке РФФИ (проект 18-35-20018 мол_а_вед).

RETROSPECTIVE ANALYSIS OF SPATIAL PATTERNS OF OF ASH-LEAVED MAPLE SETTLEMENT IN THE PROTECTIVE ZONE OF THE YAMSKAYA STEPPE (BELOGORYE NATURE RESERVE)

UKRAINSKY

Pavel Aleksandrovich

PhD, BelSU, pa.ukrainski@gmail.com

TEREKHIN

Edgar Arkadievich

PhD, BelSU, terekhin@bsu.edu.ru

ARBUZOVA

Marina Vladimirovna

FSBI "State Reserve" Belogorye ", mary-ar@mail.ru

Keywords:

ash-leaved maple
invasions
retrospective analysis
spatial statistic
spatio-temporal
dynamics
Yamskaya steppe

Summary: In the fall of 2014 and 2015, in the protective zone of the Yamskaya Steppe (Belogorye nature reserve), near the border of the second quarter, a grove of dangerous introducer – ash-leaved maple was cut down. After felling, we mapped the position of the trees and estimated their age by the number of annual rings on saw cuts. Based on these data, we studied the history of settlement of ash-leaved maple. The source of bringing is the planting of ash-leaved maple in the village of Zagorny, located near the border of the reserve. The entire study area is in the zone of wind transfer of seeds. But the first trees were fixed in 1980 only locally – in the most humid part of the boundary ditch. Further resettlement initially took place along the boundary ditch, and then to the sides of it. The resettlement process can be divided into three stages, which have their spatial patterns of settlement. The first stage (1980–1990) is characterized by a random spatial distribution of trees. The border of the forming thicket expands slightly, but the density of trees inside it increases. The second stage (1990–2000) is characterized by a group spatial distribution. The border of the emerging grove is actively expanding. At the third stage (2000–2015), a continuous closed thicket is formed, covering the entire studied area. The group type of distribution is preserved, but over time its severity weakens. The appearance of new trees is noted mainly within the boundaries of the thicket. In 2015, presumably, a new expansion stage began, which was artificially interrupted. At this stage, the spread of ash-leaved maple could again go beyond the thicket, including the territory of the reserve.

Received on: 16 June 2020

Published on: 18 March 2021

References

- Abramova L. M. Agishev V. S. Haziahmetov R. M. Immigration of *Acer negundo* L., Asteraceae into the floodplain forests of the north-west of the Orenburg region, *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy*. 2019. T. 12. No. 2. P. 2–24.
- Abramson I. On bandwidth variation in kernel estimates – a square root law, *Annals of Statistics*. 1982. Vol. 10. No. 4. P. 1217–1223.
- Agishev V. S. Taxonomical structure of bottomland riverbed black alder forest of the river Borovka of the National park «Buzuluk bor», *Actualscience*. 2017. T. 3. No. 1. P. 3–4.
- Akatov V. V. Akatov T. V. Grebenko E. A. Change of the altitudinal limit of black locust and american maple growth in Belaya river valley, Western Caucasus, *Lesovedenie*. 2014. No. 1. P. 21–33.
- Arbuzova M. V. Ukrainskiy P. A. Scherbakov K. V. Tree-shrubby vegetation of a boundary ditch and the adjacent territory of the Yamskaya steppe, *Flora i rastitel'nost' Central'nogo Chernozem'ya: Materialy mezhregional'noy nauchnoy konferencii* (g. Kursk, 5 aprelya 2014 g.). Kursk: Mechta, 2014. P. 107–112.
- Arbuzova M. V. Ukrainskiy P. A. Ash-leaved maple (*Acer negundo* L.) in the conditions of the Yamskaya steppe

- (Belgorod region), *Flora i rastitel'nost' Central'nogo Chernozem'ya: Materialy mezhregional'noy nauchnoy konferencii, posvyaschennoy Godu osobo ohranyaemykh prirodnih territoriy i ekologii* (g. Kursk, 8 aprelya 2017 g.). Kursk: Mechta, 2017. P. 134–135.
- Arbuzova M. V. Wood introducentes in natural protected areas of the Belgorod region, *Lesopol'zovanie, ekologiya i ohrana lesov: fundamental'nye i prikladnye aspekty: Materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii* (g. Tomsk, 21–22 marta 2005 g.). Novosibirsk: STT, 2005. P. 21–22.
- Baddeley A., Rubak E., Turner R. *Spatial point patterns: methodology and applications with R*. London: Chapman and Hall/CRC Press, 2015. 810 p.
- Bivand R. S., Pebesma E., Gómez-Rubio V. *Applied Spatial Data Analysis with R*. NY: Springer New York, 2013. 405 p. DOI: 10.1007/978-1-4614-7618-4.
- Braun M., Schindler S., Essl F. Distribution and management of invasive alien plant species in protected areas in Central Europe, *Journal for Nature Conservation*. 2016. Vol. 33. P. 48–57. DOI: 10.1016/j.jnc.2016.07.002.
- Camenen E., Porté A. J., Benito Garzón M. American trees shift their niches when invading Western Europe: evaluating invasion risks in a changing climate, *Ecology and evolution*. 2016. Vol. 20. No. 6. P. 7263–7275. DOI: 10.1002/ece3.2376.
- Clark P. J., Evans F. P. Distance to Nearest Neighbor as a Measure of Spatial Relationships in Populations, *Ecology*. 1954. Vol. 35. No. 4. P. 445–453. DOI: 10.2307/1931034.
- Dayneko N. M., Timofeev S. F., Bulohov A. D., Panasenکو N. N. Invasion of boxelder maple (*Acer negundo* L.) in conditions of the Dobrush district of the Gomel region, *Izvestiya Gomel'skogo gosudarstvennogo universiteta imeni F. Skoriny*. 2017. No. 3. P. 35–39.
- Dixon P. M. Nearest-neighbor contingency table analysis of spatial segregation for several species, *Ecoscience*. 2002. Vol. 9. No. 2. P. 142–151. DOI: 10.1080/11956860.2002.11682700.
- Dumitrașcu M., Bălțeanu D. Invasive Terrestrial Plant Species in the Romanian Protected Areas: A Geographical Approach, *Revue Roumaine de Géographie, Romanian Journal of Geography*. 2014. Vol. 58. No. 2. P. 145–160.
- Efimova I. V., Antonova I. S. Seedlings development of *Acer negundo* L. in different climatic and ecological conditions, *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Ser. 3. Biologiya*. 2012. No. 3. P. 31–37.
- Emel'yanov A. V., Frolova S. V. *Acer negundo* L. in coastal phytocenoses of the Vorona river, *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy*. 2011. T. 4. No. 2. P. 40–43.
- Evstigneev O. I., Murashev I. A., Korotkov V. N. Wind dispersal and the range of the dispersal of tree seeds in east-european forests, *Lesovedenie*. 2017. No. 1. P. 45–52.
- Fat'yanova E. V., Lisicyna O. V., Antonova I. S. Settlement of *Acer negundo* L. in European forest-steppe zone on the examples of some geographical points of the Belgorod region and the Republic of Tatarstan, *Bioraznoobrazie: podhody k izucheniyu i sohraneniyu: Materialy Mezhdunarodnoy nauchnoy konferencii, posvyaschennoy 100-letiyu kafedry botaniki Tverskogo gosudarstvennogo universiteta* (g. Tver', 8–11 noyabrya 2017 g.). Tver': Tverskoy gop. un-t, 2017. P. 418–420.
- Goleusov P. V., Artischev V. E. Post-residential geosystems as renaturation elements of the ecological network of the Belgorod region, *Sovremennye problemy landshaftovedeniya i geoekologii: Materialy VI Mezhdunarodnoy nauchnoy konferencii (k 100-letiyu so dnya rozhdeniya professora V. A. Dement'eva)*. Minsk: BGU, 2018. P. 116–119.
- Koltunova A. I., Kuz'min N. I. Ash-leaved maple (*Acer negundo* L.) in the Orenburg region, *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2017. No. 5. P. 211–213.
- Kostina M. V., Min'kova N. O., Yasinskaya O. I. Some biological features of *Acer negundo* L. in green plantations of Moscow, *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy*. 2013. No. 4. P. 32–43.
- Leont'ev D. F., Zvereva K. A. The invasion of ash-leaved maple and sea buckthorn on the Moscow path on the site Irkutsk-Angarsk, *Byulleten' nauki i praktiki*. 2016. No. 11. P. 40–44. DOI: 10.5281/zenodo.166777.
- Marozas V., Cekstere G., Laivins M., Straigyte L. Comparison of neophyte communities of *Robinia pseudoacacia* L. and *Acer negundo* L. in the eastern Baltic Sea region cities of Riga and Kaunas, *Urban Forestry & Urban Greening*. 2015. Vol. 14. No. 4. P. 826–834. DOI: 10.1016/j.ufug.2015.08.003.
- Mędrzycki P. Inwazja amerykańskiego klonu *Acer negundo* L. a użytkowanie ziemi w Puszczy Białowieskiej, *Praca doktorska*. Warszawa: Uniwersytet Warszawski, 2002. 96 p.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. URL: <https://www.R-project.org>.
- Ryzhkov O. V., Ryzhkova G. A. The use of GIS-mapping to study the dynamics of the vegetation cover of the pasture of the Central Chernozem Reserve and the design of reserve regime measures, *Rezhimy stepnykh osobo ohranyaemykh prirodnih territoriy: Materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii, posvyaschennoy 130-letiyu so dnya rozhdeniya professora V. V. Alehina* (g. Kursk – pop. Zapovednyy, 15–18 yanvarya 2012 g.). Kursk, 2012. P. 168–187.
- Sachse U., Starfinger U., Kowarik I. Synanthropic woody species in the urban area of Berlin (West), *Urban*

- ecology. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990. P. 233–243.
- Saksonov S. S. Invasion of *Acer negundo* L. (Aceraceae) in the Ulyanovsk region, Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii. 2018. T. 27. No. 3. P. 215–219. DOI: 10.24411/2073-1035-2018-10072.
- Sapanov M. K. Protective afforestation in arid regions: historical experience and modern solutions, Struktura i funkciy lesov Evropeyskoy Rossii. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2009. P. 346–368.
- Straigyte L., Cekstere G., Laivins M., Marozas V. The spread, intensity and invasiveness of the *Acer negundo* in Riga and Kaunas, Dendrobiology. 2015. Vol. 74. P. 157–168. DOI: 10.12657/denbio.074.016.
- Valantinaite A., Straigyte L., Jurksiene G. Comparative analysis of invasion intensity of box elder (*Acer negundo* L.) and sosnowskyi hogweed (*Heracleum sosnowskyj* Manden), Rural Development in Global Changes. 2011. Vol. 5. No. 2. P. 161–166.
- Vinogradova Yu. K. Mayorov S. R. Horun L. V. The black book of flora of Central Russia. M.: GEOS, 2010. 512 p.



УДК 502.51:574.5:556.114

ОЦЕНКА ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ХАРАНОРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ПО ФИТОПЛАНКТОНУ И ЕГО ПИГМЕНТНЫМ ХАРАКТЕРИСТИКАМ

ЦЫБЕКМИТОВА
Гажит Цыбекмитовна

кандидат биологических наук, доцент, Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, 672014, Забайкальский край, г. Чита, ул. Недорезова, 16а, gazhit@bk.ru

ТАШЛЫКОВА
Наталья Александровна

кандидат биологических наук, Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, gazhit@bk.ru

Ключевые слова:
фитопланктон
хлорофилл
феофитин
каротиноиды
пигментный индекс
водоём-охладитель
Харанорская ГРЭС

Аннотация: Харанорское водохранилище является искусственным водоемом, созданным для водоснабжения Харанорской ГРЭС. Ложе водохранилища было сформировано в пределах естественного русла р. Турга и заполнено водой в 1995 г. Уровненный режим (573–574 м БС) водохранилища поддерживается за счет подкачки воды из р. Онон. Качественный и количественный состав фитопланктона и его фотосинтетическая активность определяют экологическое состояние водоемов. По данным экспедиционных исследований за безледный период изучен качественный и количественный состав и соотношение пигментов фитопланктона Харанорского водохранилища. Выявлен доминирующий комплекс фитопланктона, представленный 16 видами из 6 отделов. В формировании общей биомассы ведущая роль принадлежала зеленым, диатомовым и золотистым водорослям. Полученные значения индексов видового разнообразия, выравниваемости и доминирования для водохранилища указывают на упрощение структуры и монодоминантность фитопланктонного комплекса. Неоднородность биотопических характеристик различных участков водохранилища проявляется в вариабельности значений зеленых пигментов. В области сбросного канала ГРЭС экосистема находится под постоянным воздействием температурного фактора. Увеличение содержания хлорофилла а в районе насосной станции связано с интенсивным перемешиванием водных масс при подкачке воды из реки Онон. Постоянное смешивание речных и озерных вод в водохранилище не способствует стабилизации экосистемы, на что указывает преобладание каротиноидов над зелеными пигментами, положительные показатели феофитина и соотношения каротиноиды/хлорофиллы. Значения пигментного индекса свидетельствуют о физиологической активности фитопланктона в продукции органического вещества. В целом экосистема сохраняет мезотрофный уровень своего развития.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Т. И. Кутявина

Получена: 23 июня 2020 года

Подписана к печати: 19 марта 2021 года

Введение

Харанорское водохранилище по физико-географическому местоположению находится в центрально-азиатской пустынно-степной области монгольской степной провинции Онон-Аргунского округа. В геоморфологическом отношении водоем расположен в Тургинском межгорном понижении Улдза-Торейской высокой равнины (500–800 м) Онон-Аргунского района Агинско-Керуленской горной и равнинной области. С севера и северо-запада район ограничен Борщовочным хребтом (максимальная высота – 1360 м), с востока и северо-востока – склонами Ононского хребта (1323 м) и хребта Кукульбей (1380 м), с юга – поймами рек Онон и Турга. Плоские и холмисто-увалистые равнины имеют сравнительно небольшое вертикальное и горизонтальное расчленение (Атлас..., 1997).

Харанорское водохранилище является искусственным водоемом, созданным для водоснабжения Харанорской ГРЭС. Ложе водохранилища было сформировано в пределах естественного русла р. Турга и заполнено водой в 1995 г. Уровенный режим (573–574 м БС) водохранилища поддерживается за счет подкачки воды из р. Онон.

Качественный и количественный состав фитопланктона и его фотосинтетическая активность определяют экологическое состояние водоемов и в целом уровень их биологической продуктивности (Сиренко, 1988; Минеева, 2004; Алимов, 2013).

Фотосинтетические пигменты определяются для оценки активности фитопланктона в образовании органических веществ, использующихся в цепях питания водных организмов. Следовательно, учет пигментных показателей фитопланктона является одним

из индикаторов состояния водной экосистемы. В процессе фотосинтеза участвуют кроме хлорофилла *a* и дополнительные пигменты, такие как хлорофилл *b* и *c*. Для оценки функциональной активности и активного состояния сообщества водорослей определяют содержание деградированных форм хлорофилла – феофитина. При старении популяции, истощении минерального питания, при недостатке и избытке света происходит накопление желтых пигментов – каротиноидов. Пигментный индекс, выраженный через отношение оптических плотностей ацетонового экстракта в соответствующих максимумах поглощения (E_{430}/E_{664}), характеризует соотношение общих каротиноидов и хлорофилла *a*. Считается, что повышение пигментного индекса свидетельствует об ухудшении физиологического состояния фитопланктона и увеличении его пигментного разнообразия (Бульон, 1983; Ермолаев, 1989; Минеева, 2004).

Основная цель представленной работы заключалась в оценке современного экологического состояния Харанорского водохранилища в безледный период по фитопланктону и его пигментным характеристикам.

Материалы

В работе использованы материалы экспедиционных исследований, проведенных за вегетационный сезон 2019 г. Точки отбора проб для изучения фитопланктона и характера распределения его фотосинтетических пигментов в Харанорском водохранилище (апрель, июль и октябрь 2019 г.) представлены на рис. 1. Локация мест отбора проб в Харанорском водохранилище проведена с помощью GPS-навигатора и представлена в табл. 1.

Таблица 1. Координаты точек отбора проб в Харанорском водохранилище

№ мест отбора проб	1	2	3	4	5	6
Координаты	50.868285°	50.864337°	50.855029°	50.860315°	50.850155°	50.859896°
	115.658760°	115.661705°	115.677683°	115.671329°	115.669138°	115.688286°
7	8	9	10	11	12	13
50.851686°	50.851753°	50.845140°	50.849307°	50.843573°	50.859962°	50.865428°
115.685810°	115.694820°	115.681193°	115.697423°	115.676977°	115.661964°	115.657088°

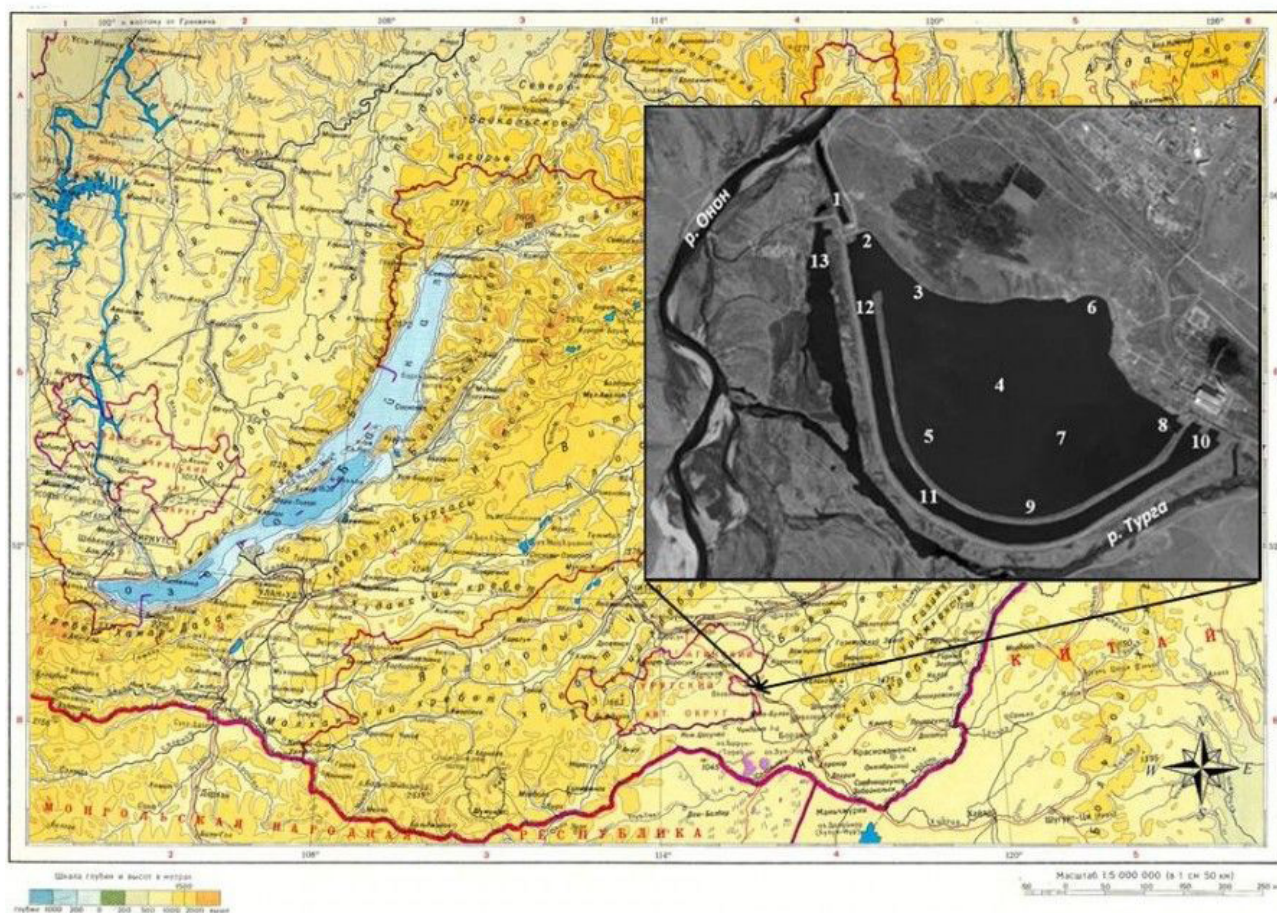


Рис. 1. Район работ и точки отбора проб в гидросооружениях Харанорской ГРЭС. 1 – водоподводящий канал, 2 – береговая насосная станция, 3 – северный высокий берег, 4 – центр, 5, 7, 9 – ложе водохранилища, 6 – пляж, 8 – водосбросной канал, 10–12 – водозаборный канал, 13 – дренажный канал

Fig. 1. The study area and sampling points in the hydraulic structures of the Kharanor hydroelectric power station. 1 – water supply channel, 2 – onshore pumping station, 3 – northern high coast, 4 – center, 5, 7, 9 – the bed of the reservoir, 6 – beach, 8 – discharge channel, 10–12 – water intake canal, 13 – drainage channel

Методы

Отбор проб фитопланктона (объем 0.5 л) для качественного и количественного учета производили в приповерхностном и придонном слоях водной толщи. В приповерхностных горизонтах пробы собирали путем зачерпывания воды в емкость. В придонных – с помощью батометра Паталаса. Материал фиксировали раствором Люголя. Пробы обрабатывали согласно стандартным гидробиологическим методам. Биомассу фитопланктона определяли по объему отдельных клеток или колоний водорослей (Садчиков, 2003). Классификацию таксонов и синонимии каждой группы водорослей проводили по альгологическому сайту AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2019). Степень флористического сходства альгоценозов рассчитывали по коэффициенту Серенсена (Sorensen, 1948). Для оценки экологического состояния водохранилища использовали метод Пантле – Букка

в модификации Сладечека (Макрушин, 1974; Баранова, 1996, 2000, 2006), основанный на индикаторной значимости отдельных систематических видов. Для определения разнообразия и структуры фитопланктона использовали индексы видового разнообразия Шеннона, Симпсона и Пиелу (Садчиков, 2003). Оценку трофического статуса экосистемы водохранилища проводили по биомассе фитопланктона (Оксиюк и др., 1993).

Отбор, фильтрация проб и дальнейшая их обработка на пигментную характеристику фитопланктона осуществлялись в соответствии с ГОСТ 17.1.4.02-90 (с изменениями от 13.07.2017 г.). Идентификацию экстракта проводили на спектрофотометре SPICOL-1300. Одновременно с определением хлорофилла *a* определяли концентрацию феофитина *a*, хлорофиллов *b* и $c_1 + c_2$. С этой целью до подкисления экстракта дополнительно взяты отсчеты на двух длинах волн

– 430 и 480 нм. Концентрацию хлорофиллов а, b, с определяли по уравнениям, представленным в (ГОСТ..., 2017).

Результаты

Фитопланктон. В составе фитопланктона гидросооружений Харанорской ГРЭС зарегистрирован 141 таксон водорослей (Cyanobacteria – 15, Chrysophyta – 10, Bacillariophyta – 41, Cryptophyta – 3, Dinophyta – 4, Chlorophyta – 56, Charophyta – 8, Euglenophyta – 4). Прослеживается диатомово-хлорофитовый характер фитопланктона со значительным участием цианобактерий.

Все гидросооружения Харанорской ГРЭС (наливное водохранилище, водоподводящий канал, дренажный канал) представляют единую систему. Коэффициент сходства альгофлоры по Серенсену между обследованными объектами в апреле изменялся от 0.34 до 0.48, в июле – от 0.29 до 0.44, в октябре – от 0.56 до 0.63.

Доминирующий комплекс фитопланктона гидросооружений Харанорской ГРЭС представлен 16 видами (11.3 % от общего количества идентифицированных в водоеме видов, разновидностей и форм) из 6 отделов, в том числе: Cyanobacteria (*Aphanizomenon flosaquae* Ralfs ex Bornet & Flahault), Chrysophyta (*Chrysococcus rufescens*

Klebs Dinobryon divergens O. E. Imhof), Bacillariophyta (*Stephanodiscus hantzschii* Grunow in Cleve & Grunow, *S. minutulus* (Kützinger) Cleve & Möller, *Nitzschia graciliformis* Lange-Bertalot & Simonsen, *Fragilaria radians* (Kützinger) D. M. Williams & Round, *Asterionella formosa* Hassall), Dinophyta (*Peridinium* sp., *Gymnodinium paradoxum* A. J. Schilling), Charophyta (*Elakatothrix genevensis* (Reverdin) Hindák), Chlorophyta (*Tetrastrum komarekii* Hindák, *Pseudopediastrium boryanum* (Turpin) E. Hegewald in Buchheim et al., *Scenedesmus ellipticus* Corda, *Oocystis lacustris* Chodat, *O. borgei* J. W. Snow).

Распределение количественных показателей фитопланктона в водохранилище характеризуется неоднородностью. Средние значения численности и биомассы за исследуемый период соответственно составили: в апреле – 173.90 ± 135.91 тыс. кл./л при биомассе 356.63 ± 251.00 мг/м³; в июле – 463.64 ± 278.29 тыс. кл./л при биомассе 398.96 ± 311.62 мг/м³; в октябре – 67.23 ± 26.56 тыс. кл./л при биомассе 77.52 ± 13.53 мг/м³.

В сезонной динамике фитопланктона было выделено три пика развития: весенний, летний и осенний. При этом ход сезонной динамики фитопланктона в водохранилище (станции № 2–9) и водоподводящем (станция № 1) и дренажном (станция № 13) каналах значительно отличался (рис. 2).

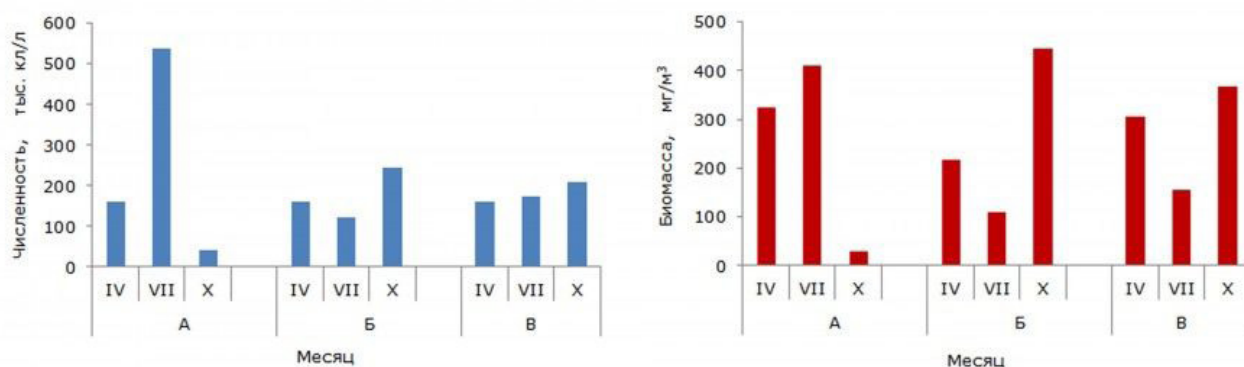


Рис. 2. Ход сезонной динамики фитопланктона в гидросооружениях Харанорской ГРЭС в 2019 г. А – ложе водохранилища, Б – водоподводящий канал, В – дренажный канал

Fig. 2. The course of seasonal dynamics of phytoplankton in hydraulic structures of the Kharanor hydroelectric power station in 2019. A – bed of the reservoir, Б – water supply channel, В – drainage channel

В ложе водохранилища весенний и осенний пики были выражены слабо. Максимум развития приходился на летний период. В водоподводящем и дренажном каналах максимум развития водорослей приходился на осенний период. Весенний фитопланктон носил преимущественно диатомовый характер с незначительным участием хризифитовых

водорослей (рис. 3). На долю диатомей приходилось 25–80 % от общей численности и 35–98 % от общей биомассы. В толще воды преобладали *S. hantzschii* (29.6–67.8 % от общей численности и 38.9–62 % от общей биомассы), *N. graciliformis* (10–15 %, 25–63.8 % соответственно), *A. formosa* (10.5–27.7 %, 15–18 % соответственно). На долю золотистой водоросли

C. rufescens приходилось 12.3–16.1 % от общего количества фитопланктона.

В июле в формировании общей численности и биомассы водорослей наибольшую роль играли представители отделов Cyanobacteria (5–80 % от общей численности и 5–50 % от общей биомассы), Bacillariophyta (20–80 % и 30–90 %), Chlorophyta (20–40 % и 2–45 %). Доля представителей отдела Dinophyta в общей биомассе составляла 3–30 %. На долю цианобактериальной водоросли *A. flosaquae* приходилось 20–30 % от общего количество водорослей планктона. У диатомовых в июльском планктоне преобладали *A. formosa* (19–55.2 % и 15–46.5 %) и *F. radians* (19–64 % и 34.9–72 %). У зеленых – *S. ellipticus*, у динофитовых – *Peridinium* sp.

Осенью по численности преобладали зеленые (до 72 %) и золотистые водоросли (2–75 %), а также представители отдела харовых водорослей (20–42 %).

Из хлорофитовых доминировали такие виды, как *O. lacustris* (14–37.5 %), *S. ellipticus* (19–36.6 %), *T. komarekii* (15–16.1 %), из золотистых – *C. rufescens* (23.9–74.1 %), *D. divergens* (12.3–26 %), из харовых – *E. genevensis* (25.2–41.6 %). В формировании общей биомассы ведущая роль принадлежала зеленым (до 80 %), диатомовым (до 75 %) и золотистым (до 60 %) водорослям.

На некоторых станциях существенный вклад в создание биомассы вносили динофитовые (до 50 %) и харовые (до 20 %) водоросли. Из представителей диатомей преобладали *N. graciliformis* (55–60 %), *S. hantzschii* (13–37 %), из зеленых – *O. lacustris* (до 50 %), *O. borgei* (18–30 %), из золотистых – *D. divergens* (17–62 %), из динофитовых – *G. paradoxum* (13–51.4 %), из харовых – *E. genevensis* (до 25 %).

Оценка биоразнообразия в фитопланктонценозах проводилась с помощью индексов Шеннона, Пиелу и Симпсона. Среднее значение индекса Шеннона в апреле составляло 2.85 ± 0.45 , индекса Пиелу – 0.58 ± 0.12 , индекса доминирования – 0.28 ± 0.13 , в июле – 2.91 ± 0.48 , 0.58 ± 0.06 и 0.28 ± 0.09 соответственно, в октябре – 2.83 ± 0.58 , 0.67 ± 0.19 , 0.27 ± 0.19 соответственно. Полученные значения индексов видового разнообразия, выравнивания и доминирования для водохранилища указывают на упрощение структуры и среднее биоразнообразие фитопланктонного сообщества, а также подтверждают монодоминантность доминирующего комплекса фитопланктона.

В 2019 г. более половины обнаруженных

водорослей (75.2 %) являлись показателями сапробности воды. Среди них преобладали индикаторы β-мезосапробы (27.35 % от общего числа видов-индикаторов). Величина индекса сапробности в апреле 2019 г. колебалась в пределах от 1.6 до 2.18, в июле – от 1.45 до 2.27, в октябре – от 1.32 до 2.13, т. е. в течение года изменялась от олиго-бета-мезосапробной до олиго-альфамезосапробной зоны. Качество воды соответствовало II–III классу «удовлетворительной чистоты», разряд качества колебался от «достаточно чистой» до «слабо загрязненной».

Одним из важнейших показателей состояния водной экосистемы, позволяющих оценить его экологическое состояние, является биомасса фитопланктона (Оксиук и др., 1993; Баженова, 2005). Этот показатель был использован при оценке качества воды и трофического статуса исследованного водного объекта. Как уже отмечалось выше, биомасса фитопланктона в среднем за год исследований изменялась от 5.57 до 1381.24 мг/м³, что соответствует олиготрофной – мезотрофной категории вод, разряду олиго-мезотрофная – мезо-эвтрофная (Оксиук и др., 1993; Шитиков и др., 2003). На отдельных участках водохранилища весной и летом уровень трофности соответствовал эвтрофной категории (табл. 2).

Пигменты фитопланктона. Полученные в ходе исследования значения пигментных показателей фитопланктона в различные периоды 2019 г. представлены в табл. 3.

Хлорофилл *a*. Концентрация хлорофилла *a* возрастает с апреля по июль и уменьшается к октябрю, но не достигает уровня весенних показателей (см. табл. 3). Весной концентрация хлорофилла *a* по акватории водохранилища изменяется от 0.14 до 0.64 мкг/л, летом – от 0.35 до 2.14 мкг/л, осенью – от 0.29 до 1.13 мкг/л. Средние значения указаны в табл. 3.

Весной наибольшие концентрации хлорофилла *a* выявлены в районе сброса подогретых вод и в водоподводящем канале и составили 0.55 и 0.64 мкг/л соответственно. Летом наибольшее содержание хлорофилла *a* также отмечается в водоподводящем канале (2.14 мкг/л) и в районе насосной станции (0.95 мкг/л). Увеличение показателей хлорофилла *a* связано с внешними факторами, оказывающими давление на данные участки экосистемы. В области сбросного канала ГРЭС экосистема находится под постоянным давлением температурного фактора. Водоподводящий канал представляет собой уз-

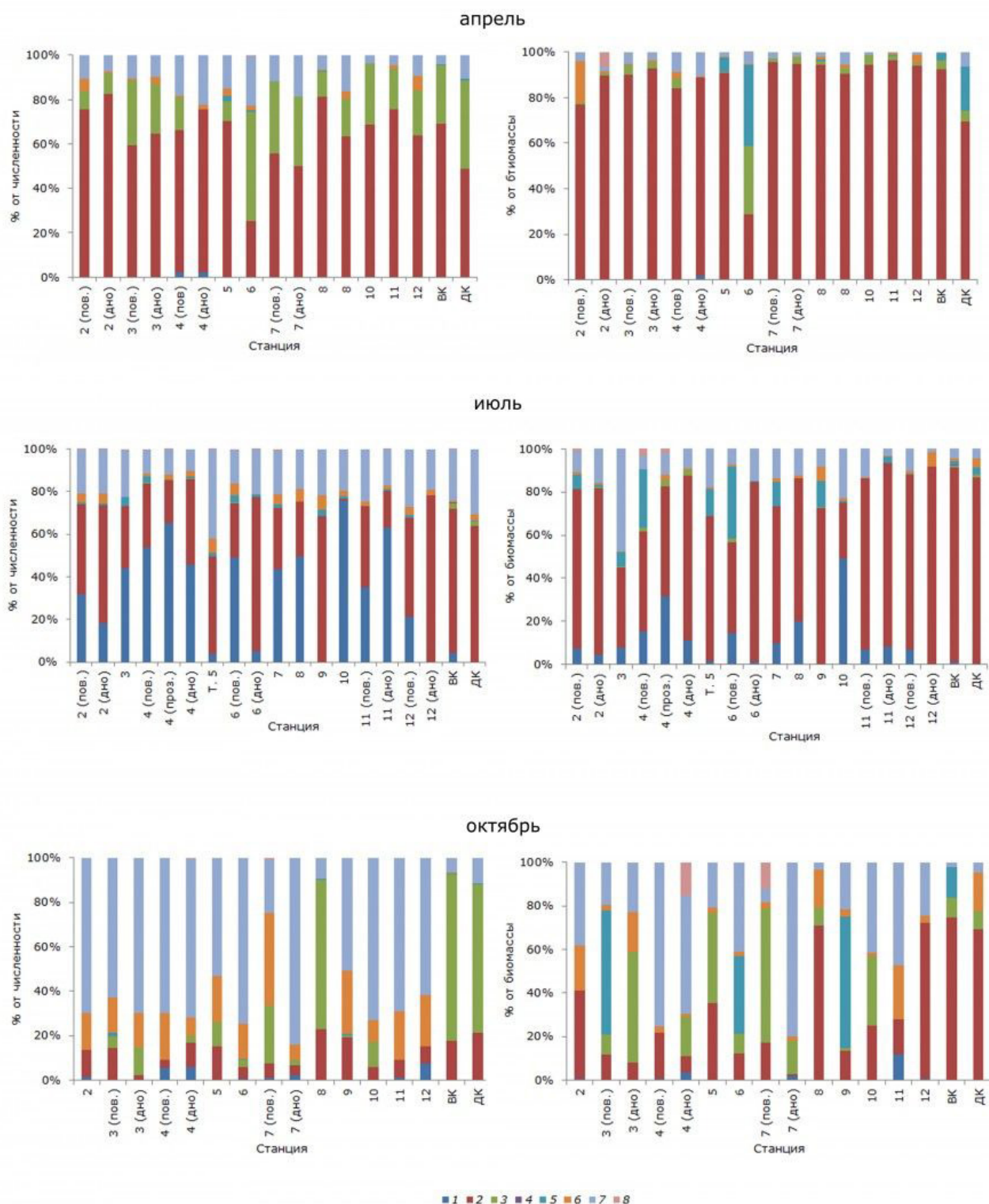


Рис. 3. Доля основных групп водорослей в общей численности и биомассе фитопланктона в гидросооружениях Харанорской ГРЭС в 2019 г. 1 – Cyanobacteria, 2 – Bacillariophyta, 3 – Chrysophyta, 4 – Cryptophyta, 5 – Dinophyta, 6 – Charophyta, 7 – Chlorophyta, 8 – Euglenophyta

Fig. 3. The share of the main groups of algae in the total number and biomass of phytoplankton in hydraulic structures of the Kharanor hydroelectric power station in 2019. 1 – Cyanobacteria, 2 – Bacillariophyta, 3 – Chrysophyta, 4 – Cryptophyta, 5 – Dinophyta, 6 – Charophyta, 7 – Chlorophyta, 8 – Euglenophyta

Таблица 3. Пигментная характеристика фитопланктона по акватории Харанорского водохранилища в 2019 г.

Месяц	Концентрации, мкг/л						Пигментный индекс, отн. ед.
	хлорофилл <i>a</i>	феофитин <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	хлорофилл <i>c</i> (<i>c</i> 1 + <i>c</i> 2)	каротиноиды		
					цианобактерии	диатомовые	
							<i>I</i> (_{430/664})
Апрель	0.27 ± 0.09	0.07 ± 0.06	0.93 ± 0.43	-0.84	1.4 ± 0.65	3.5 ± 1.68	1.2 ± 0.16
Июль	0.87 ± 0.35	-0.23	0.91 ± 0.31	-0.71	1.6 ± 0.36	2.7 ± 0.83	1.3 ± 0.13
Октябрь	0.44 ± 0.18	0.14 ± 0.08	0.28 ± 0.08	-0.05	0.6 ± 0.25	3.6 ± 0.85	1.4 ± 0.12

кую протоку, заросшую водной и береговой растительностью. Увеличение содержания хлорофилла *a* в районе насосной станции связано с интенсивным перемешиванием водных масс при подкачке воды из р. Онон, способствующих вымыванию органического вещества из донных отложений.

По трансекте ложа водохранилища «северный высокий берег (№ 3) – центр (№ 4) – наиболее приближенная точка к сбросным водам ГРЭС (№ 7)» отмечается увеличение концентрации хлорофилла *a* от 0.14 до 0.24 мкг/л по мере приближения к ГРЭС. Следовательно, по мере приближения к теплым сточным водам ГРЭС создаются условия для повышения концентрации хлорофилла *a*.

Феофитин, являясь неактивной формой хлорофилла *a*, служит индикатором его физиологического состояния. В июле, по сравнению с результатами, полученными в апреле и октябре, по всем станциям отбора проб выявлены отрицательные значения в концентрациях феофитина, указывающие на летнюю доминирующую роль активных форм фотосинтетических пигментов в продукционных процессах.

Весной положительные значения феофитина отмечаются в районе сброса сточных вод ГРЭС и в водозаборном канале. Доля феофитина в общей сумме хлорофилла *a* и феофитина весной варьировала от 6 до 51 % при среднем значении 38 ± 11 %. Положительные показатели, полученные в районе сбросного канала ГРЭС, возможно, связаны с благоприятными температурными условиями для развития фитофагов. Повышение концентрации феофитина в водозаборном канале связано с весенним прогревом вод р. Онон, способствующим развитию фитопланктона.

Осенью во всех точках отбора проб отмечают положительные значения в концентрациях феофитина, указывающие на начало

спада в развитии популяций фитопланктона. Доля феофитина в общей сумме хлорофилла *a* и феофитина в данный период варьировала от 11 до 89 % при среднем значении 48 ± 18 %.

Хлорофилл b. Концентрации хлорофилла *b* незначительно отличаются весной и летом и снижаются осенью (см. табл. 3). В апреле содержание хлорофилла *b* изменяется от 0.11 до 2.66 мкг/л, в июле – от 0.32 до 1.76 мкг/л, в октябре – от 0.14 до 0.49 мкг/л. Значительная доля хлорофилла *b* в общей сумме хлорофиллов указывает на доминирующую роль зеленых водорослей.

Хлорофиллы c. Концентрации хлорофиллов *c*₁ + *c*₂, выявленные весной и летом, указывают на отсутствие криптофитовых водорослей (см. табл. 3). Положительные значения выявлены лишь осенью непосредственно в ложе водохранилища (от 0.04 до 0.08 со средним значением 0.05 ± 0.01 мкг/л).

Каротиноиды. Содержание каротиноидов в воде водохранилища значительно превышает содержание хлорофилла и феофитина (см. табл. 3). Весной самые высокие их концентрации выявлены в водоподводящем канале (№ 1) (3.26 мкг/л – каротиноиды цианобактерий и 8.16 мкг/л – каротиноиды диатомовых), в районе сброса подогретых вод (№ 8) – 2.18 и 5.46 мкг/л и в водозаборном канале (№ 11) – 3.84 и 9.60 мкг/л соответственно. Летом данная закономерность сохраняется. Осенние показатели каротиноидов цианобактерий в ложе водохранилища варьировали от 0.27 до 0.49 мкг/л, а каротиноидов диатомовых были выше летних и варьировали от 2.88 до 6.95 мкг/л.

Пигментный индекс. Значение пигментного индекса в водохранилище изменяется от 1.2 до 1.4 за время исследования (см. табл. 3). Весной и летом значения $I_{480/664}$ варьируют от 0.7 до 1.6, осенью – от 1.0 до 1.7 отн. ед.

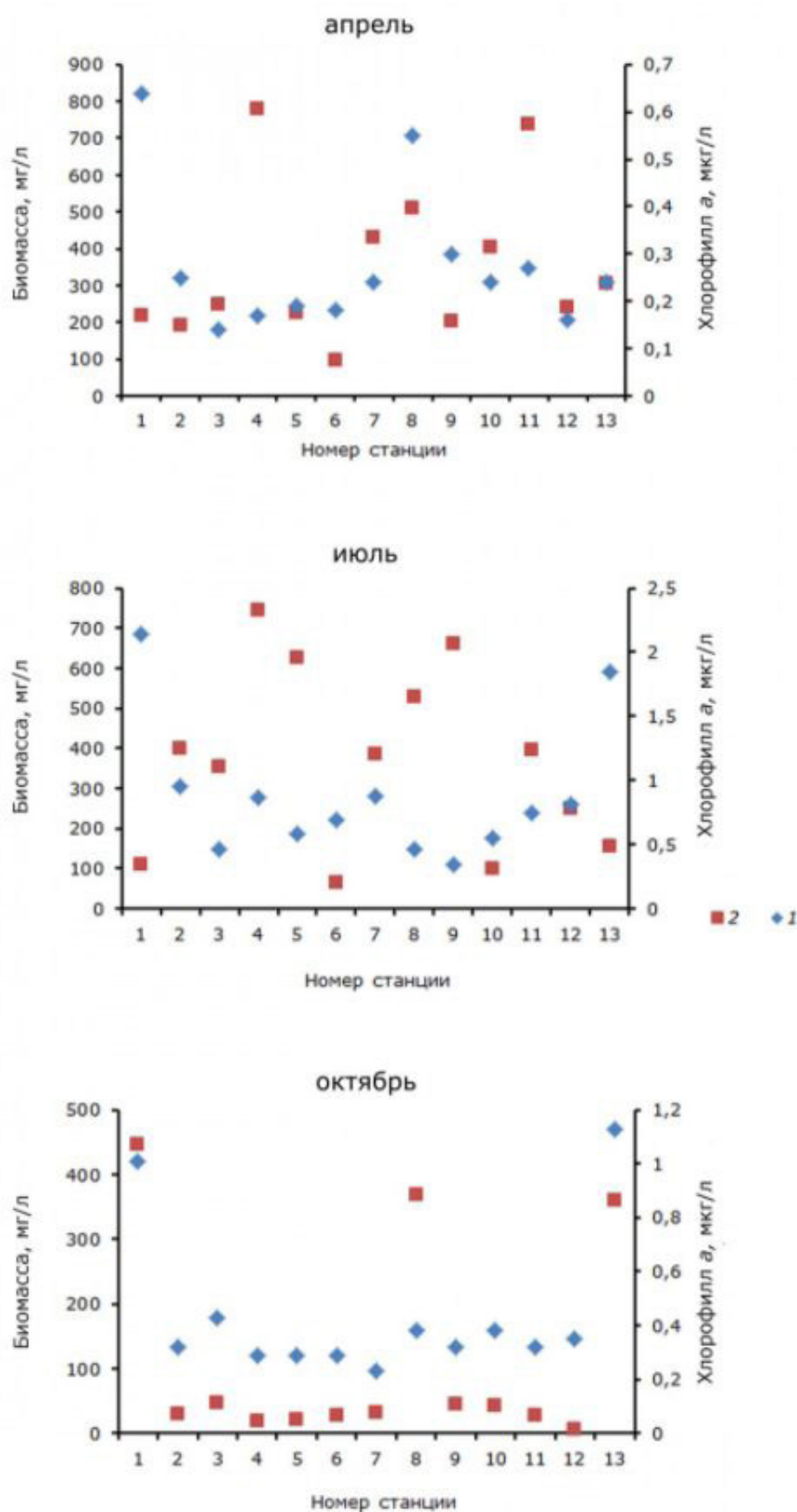


Рис. 4. Пространственное распределение концентраций хлорофилла *a* и биомассы фитопланктона в апреле, июле и октябре 2019 г. на станциях Харанорского водохранилища.

1 – хлорофилл *a*, 2 – фитопланктон

Fig. 4. Spatial distribution of chlorophyll-*a* concentrations and phytoplankton biomass in April, July and October 2019 at the stations of the Kharanor reservoir.

1 – chlorophyll-*a*, 2 – phytoplankton

*Соотношение биомассы фитопланктона и концентрации хлорофилла *a**. Анализ данных по биомассе фитопланктона и содержанию хлорофилла *a* показан на рис. 4. При анализе пространственного распределения изучаемых параметров по всей акватории озера наблюдалось хорошее совпадение концентраций хлорофилла *a* и биомассы водорослей в октябре 2019 г. и некоторое расхождение в апреле и июле 2019 г.

Обсуждение

Исследование состава и количественных характеристик фитопланктона, его пигментной характеристики позволяет оценить экологическое состояние водоемов. Использование в качестве характеристик физиологического состояния фитопланктона содержания феофитина, пигментного индекса позволяет более полно оценить процессы, происходящие в сообществе фотосинтетиков (Сиренко, 1988; Бульон, 1983; Минеева, 2004; Трофимова и др., 2006).

Содержание хлорофилла *a* в Харанорском водохранилище подвержено сезонным изменениям с нарастанием значений летом и спадом к осени. Подобная закономерность наблюдается в Волжском и Шошинском плесах Иваньковского водохранилища (Минеева, 2004). В соответствии со средними концентрациями хлорофилла *a* в 2019 г. Харанорское водохранилище относится к ряду мезотрофных водоемов (<10 мкг/л).

Хлорофиллы *a* и *b* дополняют друг друга по улавливанию различных спектров дневного света (Сиренко, 1988). В Харанорском водохранилище в концентрациях хлорофиллов *a* и *b* выявлена противофазность: с увеличением основного пигмента – хлорофилла *a* происходит уменьшение содержания хлорофилла зеленых водорослей (см. табл. 3).

Весной в Харанорском водохранилище доля феофитина в общей сумме хлорофилла *a* и феофитина не превышала 40 %. Осенью варьировала от 11 до 89 % при среднем значении 48 ± 18 %. Полученные соотношения сравнимы с данными, характеризующими водохранилища Верхней Волги (Минеева, Мухутдинов, 2017; Петров и др., 2018). Содержание феофитина в сумме пигментов до 40 % свидетельствует о высоком продукционном потенциале фитопланктонного сообщества. В диапазоне 40–65 % фитопланктон находится в угнетенном состоянии, при повышении более 65 % клетки водорослей не обладают нужным для фотосинтеза по-

тенциалом и отмирают (Foy, 1987; Мошаров и др., 2016).

Каротиноиды играют ключевую роль в сборе света, передаче энергии во время фотосинтеза и защите фотосинтетического аппарата от фотоокислительного повреждения (Минеева, 2004; Priyadarshani, Biswajit, 2012; Mulders et al., 2014). В ряде работ экологическое состояние водоемов оценивается соотношением каротиноидов к хлорофиллу: если оно выше 1, то создаются условия, неблагоприятные для развития водорослей (Ермолаев, 1989; Priyadarshani, Biswajit, 2012; Минеева, 2004). Данное соотношение в Харанорском водохранилище немного выше 1, что указывает на преобладание желтых пигментов над зелеными. В Иваньковском и Угличском водохранилищах это соотношение ниже 1. Изменение соотношения в сторону увеличения в Рыбинском водохранилище объясняется штормовыми погодными условиями, неблагоприятными для развития фитопланктона (Беляева и др., 2018). Преобладание каротиноидов над зелеными водорослями (см. табл. 3) в Харанорском водохранилище показывает нестабильное состояние экосистемы. Нестабильность создается из-за постоянного восполнения его вод из р. Онон. Вода в водохранилище возобновляется 34 раза в год (Андрюк, 2005).

Пигментный индекс работает как маркер отношения гетеротрофного метаболизма в сообществе к автотрофному. Это отношение обычно мало (от 1 до 2) в молодых культурах или во время цветения водорослей, когда дыхание невелико, и составляет 3–5 в стареющих культурах или планктонных сообществах в конце лета при интенсивном дыхании (Одум, 1975). Повышение пигментного индекса более 3 свидетельствует о низкой фотосинтетической активности планктона и увеличении его пигментного разнообразия (Бульон, 1983; Ермолаев, 1989; Минеева, 2004). В Харанорском водохранилище значения $I_{480/664}$ незначительны и изменялись от 1.2 до 1.4 за время исследования, что свидетельствует о физиологической активности планктона.

Зависимость содержания хлорофилла *a* от биомассы фитопланктона показана для ряда водоемов разного трофического статуса. При этом увеличение биомассы фитопланктона не всегда приводит к пропорциональному возрастанию концентраций хлорофилла *a* (Елизарова, 1974; Измestьева, 1989). Одни исследователи связывают это с «физиологическим» состоянием доминиру-

ющих популяций водорослей (Елизарова, 1993). Другие указывают на сукцессионные видовые изменения, связанные с размерами клеток водорослей, которые появляются в фазе роста фитопланктона (White et al., 1988; Kalchev et al., 1996; Filip, Catalan, 2000).

Отмечаемое расхождение концентраций хлорофилла *a* и биомассы водорослей в экосистеме Харанорского водохранилища связано с режимом абиотических факторов разных участков гидросооружений, таких как температура, освещенность, поступление речных вод, а также сезонными характеристиками в развитии фитопланктона. Так, весной расхождения данных отмечаются в местах отбора проб 3, 5 и 10, а летом – в 1, 6, 9 и 13 (см. рис. 4). Полученные результаты характеризуют разнотипность биотопа в сезонном аспекте.

Заключение

Фитопланктон Харанорского водохранилища сформирован зелеными и диатомовыми водорослями, а также цианобактериями, об этом свидетельствует и соотношение их пигментов. Полученные значения индексов видового разнообразия, выравнивания и доминирования для водохранилища указывают на упрощение структуры и среднего биоразнообразия фитопланктонного сообщества. Величина индекса сапробности вод гидросооружений Харанорской ГРЭС в течение разных сезонов изменялась от олиго-бетамезосапробной зоны до олиго-альфамезосапробной зоны. Качество воды соответствовало II–III классу.

Весной по своему трофическому статусу водоем относился преимущественно к категории мезотрофных вод. Качество вод по показателям биомассы фитопланктона и значениям хлорофилла изменялось от клас-

са «предельно чистая» до класса «чистая». В летний период трофический статус соответствовал мезотрофно-эвтрофной категории. Качество воды изменялось от «чистой» до «удовлетворительно чистой». Осенью трофический статус определялся как олиго-мезотрофный. Воды принадлежали к классу качества «предельно чистая» – «чистая».

Неоднородность биотопических характеристик различных участков отбора проб проявляется в вариабельности значений зеленых пигментов. В области сбросного канала ГРЭС экосистема находится под постоянным воздействием температурного фактора. Водоподводящий канал представляет собой узкую протоку, заросшую водной и береговой растительностью. Увеличение содержания хлорофилла *a* в районе насосной станции связано с интенсивным перемешиванием водных масс при подкачке воды из р. Онон, способствующих вымыванию органических веществ из донных отложений. В период наибольшего развития фитопланктона доминируют активные формы фотосинтетических пигментов в продукционных процессах. Осенние концентрации феофитина указывают на начало спада в развитии популяций фитопланктона.

В период засушливого климата последних лет отмечается некоторая нестабильность экосистемы водохранилища в связи с постоянным восполнением его вод из р. Онон. Тем не менее в целом значения пигментного индекса свидетельствуют о физиологической активности первичного звена в продуцировании органического вещества.

Таким образом, проведенные исследования показали, что, несмотря на антропогенное влияние, оказываемое на Харанорское водохранилище, экосистема сохраняет мезотрофный уровень развития.

Библиография

- Алимов А. Ф. Продукционная гидробиология. Л.: Наука, 2013. 339 с.
- Андрюк А. А. Система технического водоснабжения ГРЭС // Водоем-охладитель Харанорской ГРЭС. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2005. С. 27–29.
- Атлас Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа. М.: Федеральная служба геодезии и картографии России, 1997. 48 с.
- Баженова О. П. Фитопланктон Верхнего и Среднего Иртыша в условиях зарегулированного стока. Омск: Изд-во ФГОУ ВПО ОмГАУ, 2005. 248 с.
- Барина С. С. Атлас водорослей – индикаторов сапробности. Владивосток: Дальнаука, 1996. 364 с.
- Барина С. С. Экологические и географические характеристики водорослей-индикаторов // Водоросли-индикаторы в оценке качества окружающей среды. М.: ВНИИ природы, 2000. С. 60–146.
- Барина С. С. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив, 2006. 498 с.
- Беляева П. Г., Минеева Н. М., Сигарева Л. Е. и др. Содержание растительных пигментов в воде и донных отложениях водохранилищ р. Камы // Труды ИБВВ РАН. Борок, 2018. Вып. 81 (84). С. 95–104.

- Бульон В. В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов . Л.: Наука, 1983. 150 с.
- ГОСТ 17.1.4.02-90. Межгосударственный стандарт. Методика спектрофотометрического определения хлорофилла *a* . М.: Изд-во стандартов, 2017. 15 с.
- Елизарова В. А. Содержание фотосинтетических пигментов в единице биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища . Рыбинск: ИБВВ АН СССР, 1974. С. 46–66.
- Елизарова В. А. Хлорофилл как показатель биомассы фитопланктона // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 126–131.
- Ермолаев В. И. Фитопланктон водоемов бассейна озера Сартлан . Новосибирск: Наука, 1989. 96 с.
- Изместьева Л. Р. Связь между биомассой фитопланктона и концентрацией хлорофилла // Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Л.: Наука, 1989. С. 199–202.
- Макрушин А. Б. Биологический анализ качества вод . Л.: ЗИН АН СССР, 1974. 54 с.
- Минеева Н. М. Растительные пигменты в воде Волжских водохранилищ . М.: Наука, 2004. 156 с.
- Минеева Н. М., Мухутдинов В. Ф. Сравнительная оценка содержания хлорофилла в водохранилищах Верхней Волги по данным спектрофотометрического и флуоресцентного методов // Вода: химия и экология. 2017. № 4. С. 3–9.
- Мошаров С. А., Демидов А. Б., Симактова У. В. Особенности процессов первичного продуцирования в Карском море в конце вегетационного периода // Океанология. 2016. Т. 56, № 1. С. 90–100. DOI: 10.7868/S003015741601010X
- Одум Ю. Основы экологии . М.: Мир, 1975. 84 с.
- Оксиюк О. П., Брагинский Л. П., Линник П. Н., Кузьменко М. И., Кленус В. П. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиологический журнал. 1993. Т. 29, № 4. С. 62–76.
- Петров Е. Л., Непорожняя И. А., Калинина Д. Н. Оценка экологического состояния донных отложений водоемов г. Череповца Вологодской области // Международный студенческий научный вестник. 2018. № 4. С. 584–588. URL: <http://www.eduherald.ru/ru/article/view?id=18821> (дата обращения: 30.10.2020).
- Садчиков А. П. Методы изучения пресноводного фитопланктона . М.: Университет и школа, 2003. 159 с.
- Сиренко Л. А. Информационное значение хлорофиллового показателя // Гидробиологический журнал. 1988. Т. 24, № 4. С. 12–16.
- Трофимова В. В., Олейник А. А., Макаревич П. Р. Фотосинтетические пигменты фитопланктона южного колена Кольского залива (Баренцево море) в зимне-весенний период // Вестник Мурманского ГТУ. 2006. Т. 9, № 5. С. 779–784.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидрология: методы системной идентификации . Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
- Filip M., Catalan J. The relationship between phytoplankton biovolume and chlorophyll in a deep oligotrophic lake: decoupling in their spatial and temporal maxima // J. Plankton Res. 2000. Vol. 1. P. 91–106. DOI: 10.1093/plankt/22.1.91
- Foy R. H. A comparison of chlorophyll *a* and carotenoid concentrations as indicators of algal volume // Freshwater Biol. 1987. Vol. 17, № 2. P. 237–250. DOI: 10.1111/j.1365-2427.1987.tb01045.x
- Guiry M. D., Guiry G. M. Algaebase. World-wide electronic publication (Galway: National University of Ireland). URL: <http://www.algaebase.org/> (дата обращения 15.07.2019).
- Kalchev R. K., Beshkova M. B., Boumbarova C. S., Tsvetkova R. L., Saia D. Some allometric and non-allometric between chlorophyll-*a* and abundance variables of phytoplankton // Hydrobiologia. 1996. Vol. 341. P. 235–245. DOI: 10.1007/BF00014688
- Mulders K. J. M., Lamers P. P., Martens D. E., Wijffels R. H. Phototrophic pigment production with microalgae: biological constraints and opportunities // J. Phycol. 2014. Vol. 50. P. 229–242. DOI: 10.1111/jpy.12173
- Priyadarshani I., Biswajit R. Commercial and industrial applications of micro algae – a review // J. Algal Biomass Utiln. 2012. Vol. 3 (4). P. 89–100.
- Sorensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant ecology // Biol. Sci. 1948. Vol. 5. P. 25–39.
- White E. A., Payne G., Pickmore S. Limitation to the usefulness of chlorophyll as a biomass indicator in eutrophication studies // SIL Proceedings, 1922–2010. 1988. Vol. 23. P. 598–601. DOI: 10.1080/03680770.1987.11897987

Благодарности

Работа выполнена в рамках Проекта IX.137.1.3 «Биоразнообразие природных и природно-техногенных экосистем Забайкалья (Центральной Азии) как индикатор динамики региональных изменений климата», № госрегистрации AAAA-A17-117011210078-9.

ASSESSMENT OF THE ECOLOGICAL STATE THE KHARANOR RESERVOIR BY PHYTOPLANKTON AND ITS PIGMENT CHARACTERISTICS

TSYBEKMITOVA

Gazhit Tsybekmitovna

Ph.D., Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology SB RAS,

gazhit@bk.ru

TASHLYKOVA

Natalia Aleksandrovna

Ph.D., Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology SB RAS,

gazhit@bk.ru

Keywords:

phytoplankton
chlorophyll
pheophytin
carotenoids
pigment index
cooling pond
Kharanor hydroelectric
power station

Summary: The ecosystem of water bodies and their general organic productivity are determined by the composition of phytoplankton and its photosynthetic activity. The qualitative and quantitative composition and the ratio of phytoplankton pigments in the Kharanor reservoir were studied according to the data of field studies during the ice-free period. The dominant complex of phytoplankton, represented by 16 species from 6 divisions, was revealed. In the formation of the total biomass, the leading role belonged to green, diatoms and golden algae. The obtained values of the indices of biodiversity, equalization and dominance for the reservoir indicate the simplification of the structure and average biodiversity of the phytoplankton community as well as the monodominance of the phytoplankton complex. The heterogeneity of the biotopic characteristics of different parts of the reservoir is manifested in the variability of the values of green pigments. In the area of the discharge channel of the hydroelectric power station, the ecosystem is under constant influence of the temperature factor. The increase in the content of chlorophyll-a in the area of the pumping station is associated with the intense mixing of water masses when pumping water from the Onon River. The constant mixing of river and lake waters in the reservoir does not contribute to the stabilization of the ecosystem, as indicated by the predominance of carotenoids over green pigments, positive indicators of pheophytin and the ratio of carotenoids/chlorophylls. The values of the pigment index indicate the physiological activity of phytoplankton in the production of organic matter. In general, the ecosystem retains its mesotrophic level of development.

Reviewer: T. I. Kutyavina

Received on: 23 June 2020

Published on: 19 March 2021

References

- Alimov A. F. Production hydrobiology. L.: Nauka, 2013. 339 p.
- Andryuk A. A. The system of technical water supply for the state district power station, Vodoem-ohladitel' Haranorskoy GREP. Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2005. P. 27–29.
- Atlas of the Chita region and the Aginsky Buryat Autonomous Okrug. M.: Federal'naya sluzhba geodezii i kartografii Rossii, 1997. 48 p.
- Barinova S. S. Atlas of algae – indicators of saprobity. Vladivostok: Dal'nauka, 1996. 364 p.
- Barinova S. S. Biodiversity of algae-indicators of the environment. Tel'-Aviv, 2006. 498 p.
- Barinova S. S. Ecological and geographical characteristics of algae indicators, Vodorosli-indikatory v ocenke kachestva okruzhayushey sredy. M.: VNIi prirody, 2000. P. 60–146.
- Bazhenova O. P. Phytoplankton of the Upper and Middle Irtysh in conditions of regulated runoff. Omsk: Izd-vo FGOU VPO OmGAU, 2005. 248 p.
- Belyaeva P. G. Mineeva N. M. Sigareva L. E. Content of plant pigments in water and bottom sediments in reservoirs of the Kama river, Trudy IBVV RAN. Borok, 2018. Vyp. 81 (84). P. 95–104.
- Bul'on V. V. Primary production of plankton in inland water bodies. L.: Nauka, 1983. 150 p.
- Cirenko L. A. Informational value of the chlorophyll index, Gidrobiologicheskii zhurnal. 1988. T. 24, No. 4. P. 12–16.
- Elizarova V. A. Chlorophyll as an indicator of phytoplankton biomass, Metodicheskie voprosy izucheniya

- pervichnoy produktsii planktona vnutrennih vodoemov. SPb.: Gidrometeoizdat, 1993. P. 126–131.
- Elizarova V. A. Content of photosynthetic pigments per unit of phytoplankton biomass of the Rybinsk Reservoir. Rybinsk: IBVV AN SSSR, 1974. P. 46–66.
- Ermolaev V. I. Phytoplankton of reservoirs in the basin of Lake Sartlan. Novosibirsk: Nauka, 1989. 96 p.
- Filip M., Catalan J. The relationship between phytoplankton biovolume and chlorophyll in a deep oligotrophic lake: decoupling in their spatial and temporal maxima, *J. Plankton Res.* 2000. Vol. 1. P. 91–106. DOI: 10.1093/plankt/22.1.91
- Foy R. H. A comparison of chlorophyll a and carotenoid concentrations as indicators of algal volume, *Freshwater Biol.* 1987. Vol. 17, No. 2. P. 237–250. DOI: 10.1111/j.1365-2427.1987.tb01045.x
- GOST 17.1.4.02-90. Interstate standard. Method of spectrophotometric determination of chlorophyll-a. M.: Izd-vo standartov, 2017. 15 p.
- Guiry M. D., Guiry G. M. Algaebase. World-wide electronic publication (Galway: National University of Ireland). URL: <http://www.algaebase.org/> (data obrascheniya 15.07.2019).
- Izmes'teva L. R. Relationship between phytoplankton biomass and chlorophyll concentration, *Ekologiya fitoplanktona Kuybyshevskogo vodohranilisha*. L.: Nauka, 1989. P. 199–202.
- Kalchev R. K., Beshkova M. B., Boumbarova C. S., Tsvetkova R. L., Saia D. Some allometric and non-allometric between chlorophyll-a and abundance variables of phytoplankton, *Hydrobiologia*. 1996. Vol. 341. P. 235–245. DOI: 10.1007/BF00014688
- Makrushin A. B. Biological analysis of water quality. L.: ZIN AN SSSR, 1974. 54 p.
- Mineeva N. M. Muhutdinov V. F. Comparative assessment of chlorophyll content in the reservoirs of the Upper Volga according to spectrophotometric and fluorescent methods, *Voda: himiya i ekologiya*. 2017. No. 4. P. 3–9.
- Mineeva N. M. Plant pigments in the water of the Volga river reservoirs. M.: Nauka, 2004. 156 p.
- Mosharov S. A. Demidov A. B. Simakova U. V. Peculiarities of the primary production process in the Kara Sea at the end of the vegetation season, *Okeanologiya*. 2016. T. 56, No. 1. P. 90–100. DOI: 10.7868/S003015741601010X
- Mulders K. J. M., Lamers P. P., Martens D. E., Wijffels R. H. Phototrophic pigment production with microalgae: biological constraints and opportunities, *J. Phycol.* 2014. Vol. 50. P. 229–242. DOI: 10.1111/jpy.12173
- Odum Yu. Fundamentals of Ecology. M.: Mir, 1975. 84 p.
- Oksiyuk O. P. Braginskiy L. P. Linnik P. N. Kuz'menko M. I. Klenus V. P. Complex ecological classification of the quality of land surface waters, *Gidrobiologicheskii zhurnal*. 1993. T. 29, No. 4. P. 62–76.
- Petrov E. L. Neporozhnyaya I. A. Kalinina D. N. Assessment of the ecological state of bottom sediments of water bodies in the city of Cherepovets, Vologda Oblast, *Mezhdunarodnyy studencheskiy nauchnyy vestnik*. 2018. No. 4. P. 584–588. URL: <http://www.eduherald.ru/ru/article/view?id=18821> (data obrascheniya: 30.10.2020).
- Priyadarshani I., Biswajit R. Commercial and industrial applications of micro algae – a review, *J. Algal Biomass Util.* 2012. Vol. 3 (4). P. 89–100.
- Sadchikov A. P. Methods of studying freshwater phytoplankton. M.: Universitet i shkola, 2003. 159 p.
- Shitikov V. K. Rozenberg G. S. Zinchenko T. D. Quantitative hydrology: methods of system identification. Tol'yatti: IEVB RAN, 2003. 463 p.
- Sorensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant ecology, *Biol. Sci.* 1948. Vol. 5. P. 25–39.
- Trofimova V. V. Oleynik A. A. Makarevich P. R. Photosynthetic pigments of phytoplankton in the southern knee of the Kola Bay (Barents Sea) in winter-spring, *Vestnik Murmanskogo GTU*. 2006. T. 9, No. 5. P. 779–784.
- White E. A., Payne G., Pickmore S. Limitation to the usefulness of chlorophyll as a biomass indicator in eutrophication studies, *SIL Proceedings*, 1922–2010. 1988. Vol. 23. P. 598–601. DOI: 10.1080/03680770.1987.11897987



«МАМА» РОССИЙСКОЙ ТЕРРАРИУМИСТИКИ

ЧЕРЛИН

Владимир Александрович

д. б. н., Дагестанский государственный университет,
cherlin51@mail.ru

Получена: 15 марта 2021 года

Подписана к печати: 17 марта 2021 года

В издательстве Петрозаводского госуниверситета только что опубликована книга В. А. Черлина «Валентина Алексеевна Иголкина – "мама" российской террариумистики – и ее время».

Валентина Алексеевна Иголкина работала в Ленинградском зоопарке более 40 лет, из которых около 30 лет была руководителем отдела рептилий – террариума. В книге история ее жизни, становления как биолога, герпетолога, первого в Ленинграде дипломированного специалиста в области содержания в неволе рептилий излагается через воспоминания близких для нее людей, через их взаимоотношения.

Ее взросление пришлось на 60-е годы. Это было знаменательное время, в течение которого в зоопарке, куда она пришла на работу изначально в качестве рабочего по уходу за животными, сформировался замечательный коллектив талантливых, ярких, свободлюбивых молодых людей, обладавших незаурядным интеллектом. Атмосфера этого сообщества соответствовала государственной политике хрущевской оттепели с легким налетом модной в те годы молодежной идеологии хиппи и вместе с тем – шлейфом прежних культурных традиций. Иголкина окончила обучение на биофаке ЛГУ и защитила диплом, тема которого – биология пресмыкающихся и их содержание в неволе. У нее были замечательные научные учителя и наставники: от биологического факультета ЛГУ Лев Исаакович Хозацкий и Павел Викторович Терентьев, один из ведущих в мире специалистов по герпетологии Роберт Мертенс и ведущий советский герпетолог Илья Сергеевич Даревский, известные советские террариумисты и популяризаторы аквариумистики и террариумистики в СССР

Марк Давидович Махлин и Борис Борисович Быков, а также сотрудник Московского зоопарка, доктор биологических наук, зоолог и физиолог, ученый и специалист по содержанию в неволе рептилий Виктор Венецианович Черномордилов. В результате такого воспитания, научного и профессионального совершенствования Валентина Алексеевна Иголкина стала серьезным специалистом в зоопарковском деле в целом и в террариумной практике в частности. Почти о каждом из этих замечательных, неординарных людей, которые ее окружали, в книге приведен отдельный рассказ.

Террариумистика в Советском Союзе не была массовым увлечением. Но самое главное, что В. А. Иголкиной удалось сделать за долгие годы ее работы в террариуме Ленинградского зоопарка: она почти с нуля создала прекрасную коллекцию, замечательный отдел, вокруг которого собралась группа молодых людей, искренне влюбленных в змей, ящериц, черепах и крокодилов, в природу. Некоторые из этих людей стали в дальнейшем профессиональными герпетологами и террариумистами мирового уровня. Сама Валентина Алексеевна не была самым значимым и общепризнанным «светилом» в герпетологии и террариумистике в СССР. Но в своем отделе Иголкина создала «тепличную среду», в которой свободно развивались научные и профессиональные таланты молодых людей, сотрудников отдела или тех, кто просто вошел в этот круг любителей рептилий и амфибий. В ее отделе, в созданной ею «школе» воспиталось, профессионально и по-человечески созрело большинство герпетологов и террариумистов Ленинграда (Санкт-Петербурга). Все они, так или иначе, благодарны ей, кто за опыт, кто за воспи-

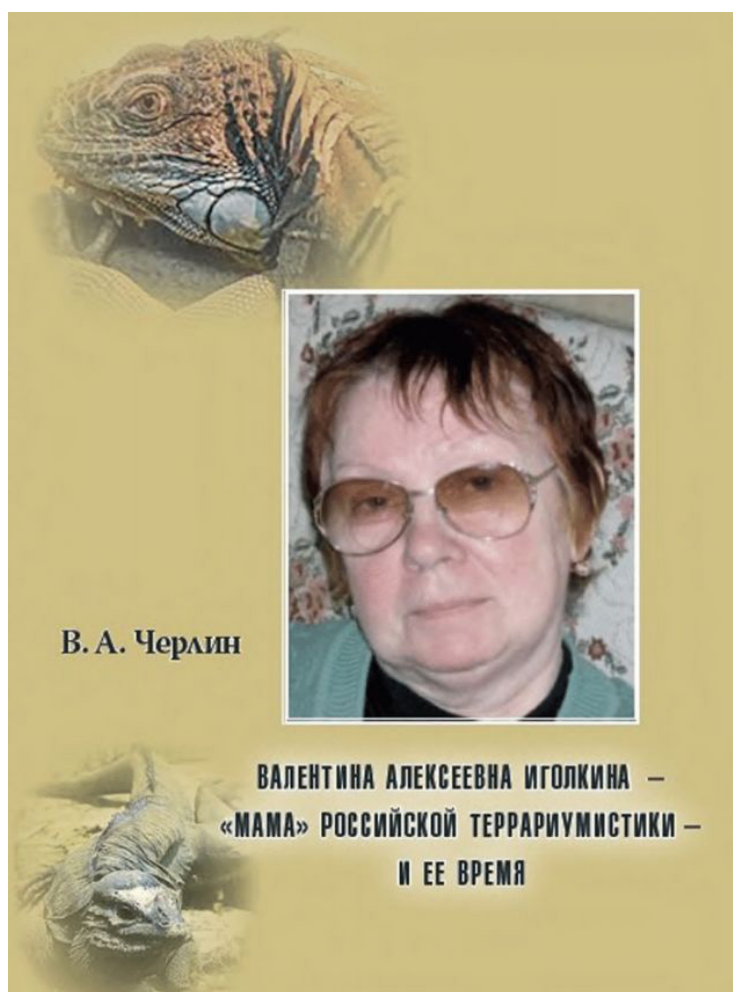
тание, кто за поддержку, а кто-то просто за дружбу.

История террариума Ленинградского зоопарка сложная, полная коллизий, радостных и тяжелых, порой – трагических событий, замысловатого переплетения судеб, но она яркая, запоминающаяся. И в ее центре – непростая, но очень живая фигура его фактического создателя, руководителя, воспитателя, наставника – Валентины Алексеевны Иголкиной.

Собственная судьба Валентины Алексеевны была непростой и во многом поучительной. Она прошла через радости юности, период активной профессиональной деятельности, через беды, потери самых близких... Ее хваткий ум, строгий и прагматичный внутренний настрой, стойкость, целеустремленность, сильный характер, высокие моральные требования к себе сделали ее неординарной, творческой и привлекательной лич-

ностью. Конфликт с руководством зоопарка, вынужденный уход с работы, глубокая обида нанесли ей серьезную душевную травму, которую она тяжело переживала до самого своего ухода в 2018 году.

Валентина Алексеевна Иголкина – человек, оставивший глубокий след в истории Ленинградского зоопарка, в судьбах многих людей, бывших с ней просто знакомыми или близкими друзьями. Именно о такой, живой Валентине Алексеевне, со своими плюсами и минусами, со своими радостями и печалью, хитросплетениями судьбы и профессиональными достижениями приводится эмоциональный рассказ в книге. Пусть память об этом неординарном человеке еще долго живет среди герпетологов и террариумистов, среди тех людей, которые имели удовольствие общаться с ней, дружить и любить.



Библиография

Черлин В. А. [Валентина Алексеевна Иголкина – «мама» российской террариумистики – и ее время](#). Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2020. 127 с.

MOTHER OF RUSSIAN TERRARIOPHILIA

CHERLIN
Vladimir Alexandrovich

D.Sc., Dagestan state university, cherlin51@mail.ru

Received on: 15 March 2020

Published on: 17 March 2021

References

Cherlin V. A. Valentina Alekseevna Igolkina – “mother” of Russian terrarium keeping – and her time. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2020. 127 p.